

**SUR LES POISSONS FOSSILES (TELEOSTEENS, CYPRINIDAE)
DES GYPSES TUROLIENS DU FOSSE DE TERUEL:
ESSAI D'APPROCHE PALEOECOLOGIQUE**

J. Gaudant (*)

RÉSUMÉ

La révision des Poissons fossiles turoliens de Los Aljezares de Teruel (Espagne) conduit à considérer qu'ils appartiennent au genre actuel *Rutilus* RAFINESQUE. Ces Poissons sont donc désignés comme *R. pachecoi* (ROYO GÓMEZ). La présence de Cyprinidae dans les gypses turoliens du fossé de Teruel indique clairement que le dépôt de ceux-ci s'est produit dans des eaux continentales à faible salinité.

MOTS CLES: Anatomie, Cyprinidae, Miocène, Paléoécologie, Poissons, *Rutilus*, Teruel.

RESUMEN

La revisión de los peces fósiles turolienses de Los Aljezares de Teruel conduce a considerarlos como pertenecientes al género actual *Rutilus* RAFINESQUE. Estos peces son designados como *R. pachecoi* (ROYO GÓMEZ). La presencia de Ciprínidos en los yesos turolienses de la cuenca de Teruel indica claramente que el depósito de éstos se ha producido en aguas continentales de escasa salinidad.

PALABRAS CLAVE: Anatomía, Ciprínidos, Mioceno, Paleocología, Peces, *Rutilus*, Teruel.

ABSTRACT

The revision of the Turolian fossil fishes from Los Aljezares, near Teruel (Spain) leads one to establish that they belong to the Recent genus *Rutilus* RAFINESQUE. So, they must be named *R. pachecoi* (ROYO GÓMEZ). The occurrence of Cyprinid fishes in the Turolian gypsum of Teruel basin clearly indicates that the sedimentation has taken place in continental waters with low salt-content.

KEY WORDS: Anatomy, Cyprinids, Miocene, Palaeoecology, Fishes, *Rutilus*, Teruel.

Introduction

La présence de Poissons Cyprinidae dans les gypses turoliens du fossé de Teruel a longtemps constitué une sorte de défi paléoécologique qui justifiait que fût entreprise la révision du matériel décrit à l'origine par Royo Gómez (1921) sous le nom de *Leuciscus pachecoi*. Historiquement, il semble que ce soit Calderón (1877) qui, le premier, signala sous le nom *Clupea gervaisii* BOTELLA (1), la présence de Poissons fossiles dans les carrières de gypse de Teruel. Quelques années plus tard, Cortázar (1885) citait également le

genre *Clupea*, imité en cela par Mallada (1892) qui mentionnait à Teruel *Clupea gervaisii* BOTELLA (1).

Le matériel étudié dans cet article est principalement conservé au Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (M.N.C.N.), à l'Instituto Geológico y Minero de España (I.G.M.E.) et au Département de Paléontologie du British Museum (Natural History) (B.M.N.H.). D'après Royo Gómez, les Poissons fossiles proviennent de la partie supérieure du banc de gypse saccharoïde qui était exploité dans les anciennes carrières —aujourd'hui abandonnées— de Los Alje-

(1) Il faut lire *Clupea gervaisii*.

(*) 17, rue du Docteur Magnan, 75013 Paris.

zares, à 1 km environ à l'Est de Teruel. Il faut en outre mentionner ici la présence, dans les collections paléontologiques du Colegio "La Salle", à Teruel, d'un spécimen répertorié sous le numéro 4266, qui proviendrait des gypses qui étaient exploités à Cuevas Labradas, à une douzaine de kilomètres au N-NE de Teruel.

L'âge des niveaux fossilifères a été précisé récemment par Adrover (1975) qui, se fondant sur l'examen de la faune mammalogique, attribue les gypses de Los Aljezares à la biozone MN 12 définie par Mein (1975), c'est-à-dire au Turolien inférieur.

Description anatomique

Tous les Poissons récoltés dans les gypses de Los Aljezares appartiennent à une même espèce de Poissons Cyprinidae. Il en est de même pour l'unique spécimen de Cuevas Labradas.

Forme du corps.—L'espèce étudiée dans cette note est caractérisée par sa taille médiocre: la longueur totale des spécimens examinés n'excède pas 95 mm (2) pour une longueur standard de 80 mm. Le corps est assez élancé puisque sa hauteur maximale est généralement comprise environ 4 fois dans la longueur standard, alors que la longueur de la tête représente 25 à 30% de cette même dimension. La caudale, fourchue à son extrémité, est relativement petite puisque la longueur de ses rayons les plus développés n'excède pas 1/5 de la longueur standard.

La tête.—Bien qu'elle soit observable sur plusieurs spécimens, en particulier sur les pièces inventoriées M.N.C.N.-ALJ 6 et B.M.N.H. P. 12396, il n'est pas possible d'en donner une description complète. Ainsi, il a été impossible de préciser l'anatomie du toit crânien qui n'est jamais fossilisé à l'état isolé. De même, la série infraorbitaire n'a laissé que peu de traces, bien qu'on puisse estimer que le diamètre horizontal de l'orbite représentait approximativement le tiers de la longueur de la tête.

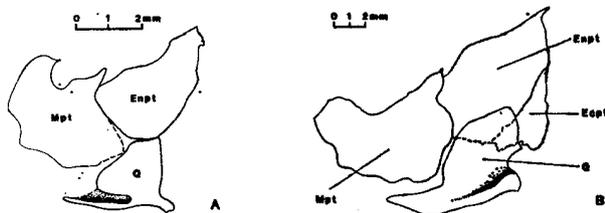


Fig. 1.—Régions ptérygo-carrées de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus rutilus* (L.).

A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après le spécimen B.M.N.H. P. 12396.

B: *Rutilus rutilus* (L.).

Ecpt: ectoptérygoïde; Enpt: entoptérygoïde; Mpt: métaptérygoïde; Q: carré.

La région ptérygo-carrée (fig. 1) est visible sur les spécimens M.N.C.N.-ALJ 6, B.M.N.H. P. 12396 et P.12396e. On y remarque notamment la forme du carré (Q) caractérisé par son processus articulaire très marqué et par le grand développement de son processus postérieur, séparé du corps de l'os par une échancrure. Contre le bord antérieur du carré s'accole l'ectoptérygoïde qui semble avoir été relativement étroit et effilé en pointe vers l'avant. L'entoptérygoïde (Enpt) a la

(2) Royo Gómez (1921) indique toutefois une longueur pouvant atteindre 12 cm.

forme d'un demi-ovale tandis que le métaptérygoïde (Mpt) possède une échancrure dorsale bien marquée.

On notera que, dans l'ensemble, la région ptérygo-carrée des Poissons fossiles de Los Aljezares de Teruel présente beaucoup de similitudes avec celle de l'espèce actuelle *Rutilus rutilus* (L.). On notera toutefois que, sur les fossiles, le métaptérygoïde est plus massif et que la région antéro-ventrale du carré n'est pas évidée, comme c'est le cas chez *Rutilus rutilus* (L.).

Les spécimens M.N.C.N.-ALJ 6 et B.M.N.H. P. 12396d permettent d'observer la mâchoire supérieure (fig. 2). On y voit le prémaxillaire dont le processus ascendant représente approximativement le tiers de la longueur du processus alvéolaire. Le maxillaire qui possède un bord inférieur faiblement concave, est caractérisé par la taille relativement réduite de sa tête articulaire et par la forme tronquée du processus postmaxillaire dont la hauteur maximale représente environ une fois et demie celle de la tête articulaire.

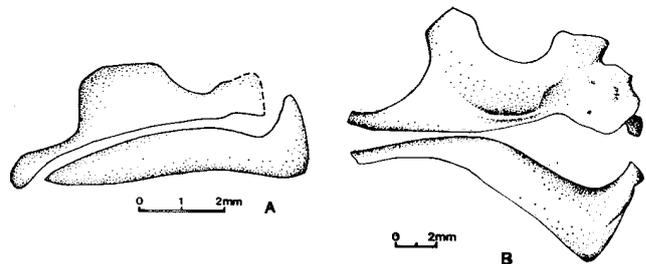


Fig. 2.—Mâchoires supérieures de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus rutilus* (L.).

A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après les spécimens B.M.N.H. P. 12396d et 12396e.

B: *Rutilus rutilus* (L.).

Le maxillaire des Cyprinidae fossiles de Los Aljezares de Teruel diffère sensiblement de celui des espèces actuelles du genre *Rutilus* RAFINESQUE. La principale différence concerne la forme du processus postmaxillaire qui est à la fois plus haut et pointu chez *R. rutilus* (L.) et *R. alburnoides* (STEINDACHNER). On notera en outre que le maxillaire des fossiles de Teruel se termine postérieurement par un processus étroit, légèrement dilaté à son extrémité, qui constitue près du tiers de la longueur de l'os. Chez *R. rutilus* (L.) et *R. alburnoides* (STEINDACHNER), ce processus, sensiblement plus court, est au contraire terminé en pointe vers l'arrière.

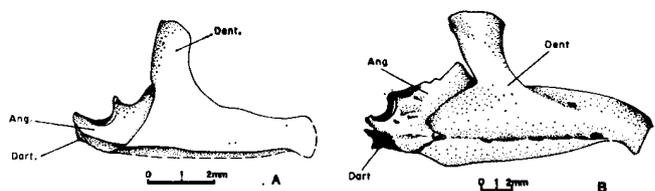


Fig. 3.—Mandibules de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus rutilus* (L.).

A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après le spécimen B.M.N.H. P. 12396a.

B: *Rutilus rutilus* (L.).

Ang: angulaire; Dart: dermarticulaire; Dent: dentaire.

La mandibule (fig. 3) peut être étudiée sur le spécimen B.M.N.H. P. 12396a. Sa longueur est comprise environ 2 fois et demie dans la longueur de la tête. L'articulation de

l'angulaire avec le carré prend place approximativement sur la verticale passant par le bord antérieur de l'orbite. Le dentaire (*Dent*) est caractérisé par son bord oral qui s'élève progressivement vers l'arrière pour constituer un processus coronoïde dont la hauteur maximale représente près de la moitié de la longueur de la mandibule. En arrière du dentaire, on remarque un angulaire (*Ang*) très court dont le bord dorsal dessine une concavité régulière en arrière de laquelle se situe la cavité dans laquelle prend place le processus articulaire du carré. Un dermarticulaire (*Dart*), de petite taille est également présent.

A la différence de l'espèce actuelle *R. rutilus* (L.), on notera que chez les Cyprinidae fossiles de Teruel, le dentaire possède un processus coronoïde dont le bord postérieur est coupé verticalement à l'arrière. En outre, l'angulaire de ces Poissons paraît plus réduit que celui de *R. rutilus* (L.).

De l'arc hyoïde on ne connaît pratiquement que l'hyomandibulaire, visible par sa face interne sur le spécimen M.N.C.N.-ALJ 6. On y distingue nettement sa tête articulaire triangulaire et le foramen du tronc hyomandibulaire du nerf facial (VII). La branche verticale de l'os, relativement étroite, est inclinée vers l'avant. Elle détermine un angle d'environ 60° avec le bord supérieur de la tête articulaire. Une lamelle osseuse prend appui à la fois sur le bord antérieur de la tête articulaire et sur la branche verticale de l'os.

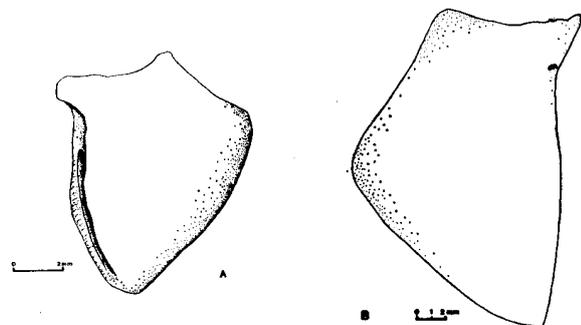


Fig. 4.—Opercules de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus rutilus* (L.).

A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après le spécimen M.N.C.N.-ALJ 8.
B: *Rutilus rutilus* (L.).

L'opercule (fig. 4; Pl. I, fig. 4) est l'os le mieux connu de la région operculaire. Il est conservé à l'état isolé sur le spécimen M.N.C.N.-ALJ 8. Il est caractérisé par son angle antéro-dorsal bien marqué, au-dessous duquel le bord antérieur de l'os est faiblement convexe, tandis que le bord antéro-dorsal est affecté d'une légère concavité. L'angle supérieur, très saillant, prend place un peu en arrière de la verticale passant par le milieu de l'os. Le contour postérieur se décompose en deux éléments: sa partie supérieure, faiblement concave, se raccorde au bord inférieur, légèrement convexe, par l'intermédiaire de l'angle postérieur, relativement effacé.

On notera que l'opercule des Cyprinidae fossiles de Los Aljezares de Teruel diffère sensiblement de celui de *R. rutilus* (L.) par sa plus grande largeur qui, mesurée sans tenir compte de l'angle antéro-dorsal, atteint approximativement les 3/4 de sa hauteur, contre un peu moins des 2/3 chez *R. rutilus* (L.). Toutefois, l'opercule de *R. alburnoides* (STEINDACHNER) est encore plus développé puisque sa largeur maximale atteint les 4/5 de sa hauteur. Par ailleurs, une différence plus significative permettant d'opposer l'opercule des Cyprinidae fossiles de Teruel à celui des espèces actuelles du genre *Rutilus* RAFINESQUE tient au fait que, chez les premiers, l'angle supérieur de l'os est situé beaucoup plus haut alors

qu'il prend pratiquement place sur l'horizontale passant par l'angle antéro-dorsal chez les espèces actuelles *R. rutilus* (L.) et *R. alburnoides* (STEINDACHNER).

Le sousopercule s'articule avec l'opercule par une suture oblique inclinée à 40° par rapport au bord antérieur de l'os. Le contour postéroventral du sousopercule est régulièrement arrondi.

L'interopercule est relativement bien conservé sur le spécimen B.M.N.H. P. 12 396. C'est un os falciforme dont le bord dorsal est faiblement concave et dont l'angle postéro-dorsal est saillant.

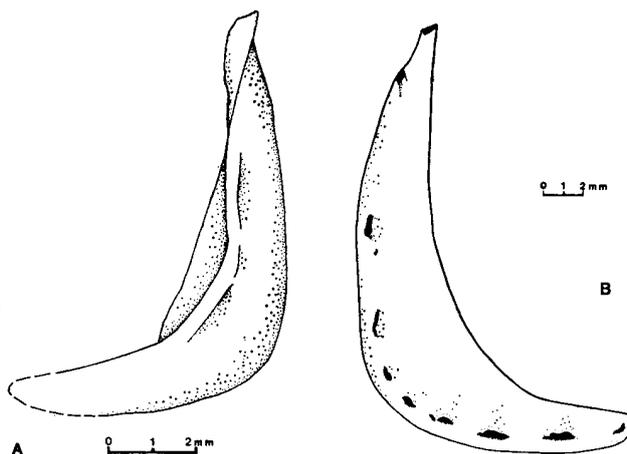


Fig. 5.—Préopercules de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus rutilus* (L.).

A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après le spécimen B.M.N.H. P. 12 396.
B: *Rutilus rutilus* (L.).

Le préopercule (fig. 5) est caractérisé par sa branche horizontale relativement courte puisque sa longueur représente un peu moins des 3/4 de celle de la branche verticale avec laquelle elle détermine un angle d'environ 115° mesuré le long du bord antérieur de chaque branche. Le contour postéro-ventral de l'os est régulièrement arrondi.

On notera que les proportions du préopercule des Cyprinidae fossiles de Teruel sont comparables à celles observées chez l'espèce actuelle *R. rutilus* (L.). En revanche, chez *R. alburnoides* (STEINDACHNER), la branche horizontale, très développée, est aussi longue que la branche verticale.

L'appareil pharyngien.—Plusieurs os pharyngiens ont été observés sur les pièces inventoriées M.N.C.N.-ALJ 1, ALJ 9 et ALJ 31 (fig. 6 A, B; Pl. II, fig. 5). Deux des os pharyngiens fossilisés sur la première de ces pièces permettent d'examiner leur face interne. Ces os falciformes sont caractérisés par l'étirement relatif de leur branche horizontale, sensiblement plus longue que la branche ascendante et qui se termine vers l'avant par une extrémité élargie en spatule (partiellement brisée sur le spécimen figuré Pl. II, fig. 5). Bien qu'aucune dent ne soit conservée *in situ*, on peut observer leurs alvéoles, au nombre de 5, disposés en une rangée unique. Cette disposition est donc similaire à celle observée chez les espèces actuelles du genre *Rutilus* RAFINESQUE. Comme le montre le spécimen M.N.C.N.-ALJ 31, sur lequel un os pharyngien est visible par sa face latéro-externe, l'angle postéro-ventral de cet os est sensiblement plus développé que chez *R. rutilus* (L.). En dépit de cette différence, une ressemblance certaine unit les os pharyngiens des Cyprinidae fossiles de Teruel et ceux de *R. rutilus* (L.). Au contraire,

les os pharyngiens de *R. alburnoides* (STEINDACHNER) sont caractérisés par le grand développement de leur branche horizontale dont la longueur est approximativement double de celle de la branche ascendante.

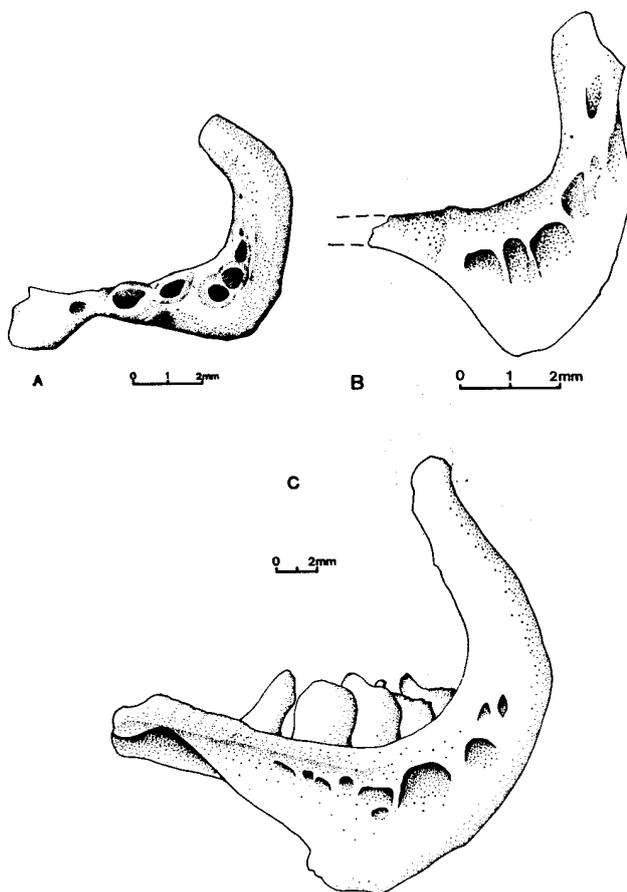


Fig. 6.—Os pharyngiens de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus rutilus* (L.).

- A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). Os pharyngien droit. Face interne. D'après le spécimen M.N.C.N.-ALJ 9.
 B: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). Os pharyngien gauche. Face externe. D'après le spécimen M.N.C.N.-ALJ 31.
 C: *Rutilus rutilus* (L.). Os pharyngien gauche. Face externe.

Un certain nombre de dents pharyngiennes ont également pu être étudiées sur des squelettes en connexion provenant de Los Aljezares de Teruel (fig. 7A; Pl. II, figs. 1-4). Quatre dents ont été observées en association sur la pièce B.M.N.H. P. 12 396. On y distingue une dent antérieure (notée 5 dans le système proposé par Rutte, 1962), de petite taille et caractérisée par la possession d'un crochet sous lequel prend place une petite aréa masticatrice (fig. 7A, 1). Les trois autres dents semblent avoir été des dents postérieures. L'une d'elles (fig. 7A, 4) est remarquablement conservée. Il s'agit soit de la dent la plus postérieure (notée 1 dans le système proposé par Rutte), soit de celle qui précède directement (notée 2). Elle est fossilisée de profil, ce qui permet d'observer son crochet bien marqué sous lequel prend place une aréa masticatrice allongée, déprimée en gouttière, qui détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 60°. L'aréa masticatrice est limitée vers l'avant par une rangée

de 4 gros tubercules auxquels fait suite du côté externe un tubercule de taille sensiblement plus réduite situé à l'extrémité de l'aréa masticatrice. Il est vraisemblable que la dent incomplète représentée (fig. 7A, 2) correspond à un stade d'usure avancée du type précédent. Enfin, l'extrémité distale d'une dent (fig. 7A, 3) dont l'aréa masticatrice détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle proche de 75°, correspond probablement à une dent susceptible d'être notée 2 ou 3.

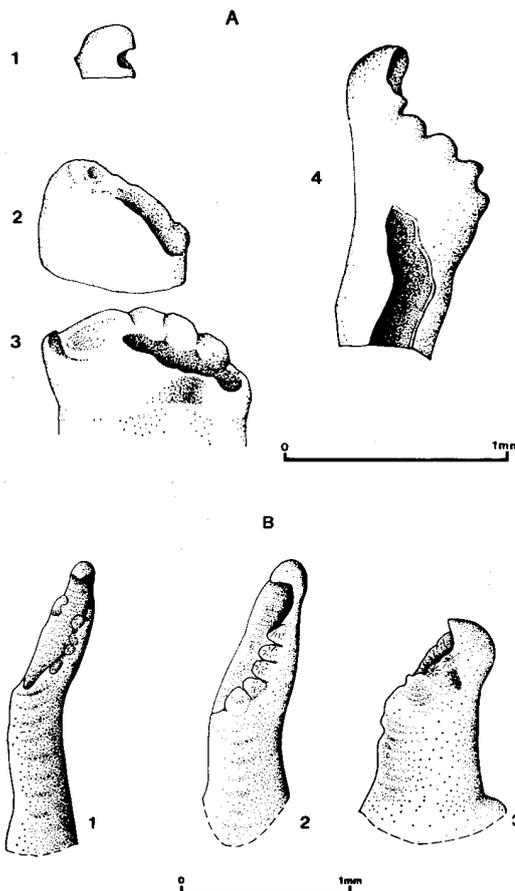


Fig. 7.—Dents pharyngiennes de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) et de *Rutilus alburnoides* (STEINDACHNER).

- A: *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après le spécimen B.M.N.H. P. 12 396. - 1: dent antérieure (notée 5); 2: dent postérieure (notée 1 ou 2); 3: dent médiane (notée 2 ou 3); 4: dent postérieure (notée 1 ou 2).
 B: *Rutilus alburnoides* (STEINDACHNER). - 1: dent postérieure (notée 1); 2: dent médiane (notée 3); 3: seconde dent antérieure (notée 4).

Plusieurs dents pharyngiennes ont été prélevées sur la pièce inventoriée M.N.C.N.-ALJ 5 (Pl. II, figs. 1-4). Outre deux dents qui occupaient une position postérieure sur l'os pharyngien et que l'on peut tenter d'interpréter comme des dents 1 (Pl. II, fig. 4) et 2 (Pl. II, fig. 3), nous avons pu observer des dents dépourvues d'aréa masticatrice (Pl. II, figures 1-2). Il s'agit de dents à couronne massive terminée par un crochet bien marqué. Sous le crochet prennent place deux à quatre tubercules coniques à extrémité émoussée, disposés dans l'axe de la face externe de la couronne. Ces dents dépourvues d'aréa masticatrice devaient occuper une position

relativement antérieure et sont susceptibles d'être notées 4 (?). Il n'est cependant pas possible de savoir avec certitude si le nombre différent de tubercules portés par ces dents tient à la variabilité ou s'il indique au contraire une position différente des dents sur l'os pharyngien.

La morphologie des dents pharyngiennes des Cyprinidae fossiles de Los Aljezares de Teruel diffère sensiblement de celle des dents homologues de l'espèce actuelle *Rutilus rutilus* (L.). Chez cette dernière, on constate en effet qu'aucune dent, excepté la plus postérieure (notée 1), ne possède une aréa masticatrice bordée d'une rangée de gros tubercules, comme c'est le cas pour les fossiles du fossé de Teruel. En revanche, une certaine ressemblance existe entre les dents pharyngiennes des Poissons fossiles du fossé de Teruel et celles de l'espèce actuelle *R. alburnoides* (STEINDACHNER). En effet, chez cette dernière, toutes les dents, à l'exception de la plus antérieure (notée 5) possèdent, sous le crochet, une aréa masticatrice plus ou moins développée. Cette aréa qui est relativement courte sur la seconde dent antérieure (notée 4) est, au contraire, beaucoup plus grande sur les dents postérieures (notées 3, 2 et 1). Elle est limitée vers l'avant par une série de tubercules arrondis d'assez grande taille. Sur les dents notées 3 et 4, deux gros tubercules sont en outre présents sur le bord externe de la couronne, à l'extrémité de l'aréa masticatrice. On notera toutefois, qu'à la différence des Cyprinidae fossiles de Teruel, toutes les dents pharyngiennes de *R. alburnoides* (STEINDACHNER) possèdent une aréa masticatrice.

Remarque.—Il convient de rapprocher des dents pharyngiennes des Cyprinidae fossiles turoliens du fossé de Teruel, celles du Miocène moyen de Póvoa de Santarém que nous avons décrites il y a quelques années sous le nom *Leuciscus antunesi* GAUDANT (Gaudant, 1977). Ces dernières possèdent en effet, comme celles de Teruel, un arête principale constituée par une série de gros tubercules alignés. Bien que certaines différences puissent être remarquées entre les dents de Póvoa de Santarém et celles du fossé de Teruel, il est vraisemblable qu'elles soient congénériques.

Le corps.—La colonne vertébrale se compose de 36 à 38 vertèbres. Les quatre centra antérieurs sont modifiés pour constituer l'appareil de Weber, observable sur le spécimen B.M.N.H. P. 12 396b, en arrière duquel on dénombre 16 ou 17 vertèbres abdominales libres, tandis que 16 à 18 vertèbres composent la région postabdominale. Les centra portent des neurapophyses et, dans la région postabdominale, des hémapophyses bien développées dont l'extrémité distale atteint approximativement les 3/4 de la distance séparant les bords supérieur et inférieur des centra, respectivement des contours dorsal et ventral de l'animal. Les centra vertébraux sont tous relativement allongés, en particulier ceux de la région postabdominale.

Les côtes, très longues, sessiles, sont au nombre d'environ 15 paires. Seules les paires postérieures, à la fois plus courtes et plus grêles, s'articulent avec des parapophyses dont les dernières sont bien développées. Les os intermusculaires: *epineuralia* et *epipleuralia* — ces derniers présents uniquement dans la région postabdominale — possèdent une région proximale bifide.

La nageoire caudale.—Echancrée à son extrémité distale, elle n'est pas profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux représente environ les 3/4 de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle se compose de 19 rayons principaux dont 17 à la fois articulés et bifurqués. A l'avant de chaque lobe, on dénombre 6 à 8 rayons marginaux dont la longueur s'accroît progressivement de l'avant vers l'arrière.

Le squelette caudal axial est en tous points conforme à celui des autres Cyprinidae (fig. 8). Il est de type uroterminal, le centrum préural postérieur étant fusionné au cen-

trum ural antérieur pour constituer un complexe uro-terminal (*PU 1 + U 1*) prolongé vers l'arrière par un pleurostyle (*PI*) relevé à 130° par rapport à l'axe de la colonne vertébrale. A ce complexe s'ajoute le second hypural (*Hy 2*), long et étroit, qui lui est fusionné par sa région basale. On dénombre 6 hypuraux (*Hy 1* à *Hy 6*) dont 4 (le dernier très réduit) concourent au soutien du lobe dorsal de la caudale. L'hypural antérieur (*Hy 1*), relativement long et étroit, puisque sa largeur maximale représente moins du tiers de sa longueur, s'articule avec la région antéro-ventrale du complexe uro-terminal. Plus en avant, prend également place le parhypural (*PHy*), relativement long et étroit. En outre, trois vertèbres préurales libres (*PU 2* à *PU 4*) concourent, par leurs apophyses neurales et hémales allongées, au soutien des rayons marginaux situés à l'avant de chaque lobe. L'hémapophyse la plus postérieure (*a. h. PU 2*) est caractérisée par un aplatissement sensible dans le plan sagittal. Dorsalement, la partie antérieure du complexe uro-terminal porte un arc neural réduit, légèrement aplati dans le plan sagittal (*a. n. PU 1*). Un épural unique (*Ep*) en forme de baguette allongée, disposé parallèlement au pleurostyle, lui fait suite distalement. En avant de l'épural, trois neurapophyses allongées soutiennent les rayons marginaux dorsaux les plus antérieurs.

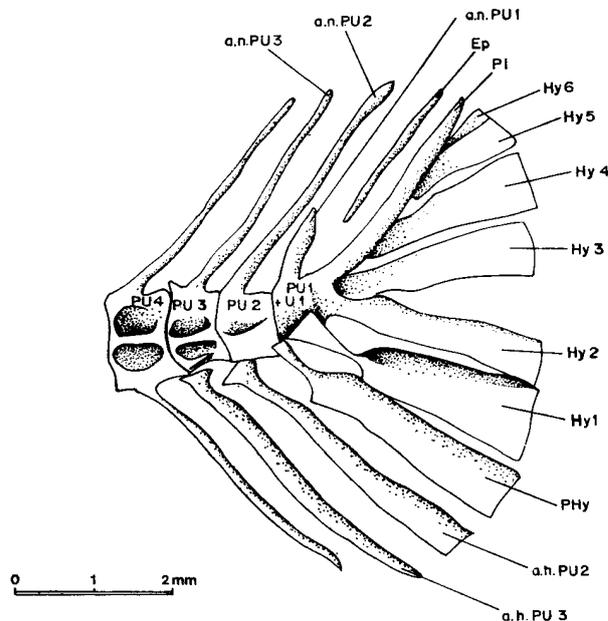


Fig. 8.—Squelette caudal axial de *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). D'après le spécimen B.M.N.H. P. 12 396.

a. h. PU 2: apophyse hémale portée par le dernier centrum préural libre; *a. h. PU 3*: apophyse hémale portée par l'avant-dernier centrum préural libre; *a. n. PU 1*: arc neural porté par le complexe uro-terminal; *a. n. PU 2*: apophyse neurale portée par le dernier centrum préural libre; *a. n. PU 3*: apophyse neurale portée par l'avant-dernier centrum préural libre; *Ep*: épural; *Hy 1* à *Hy 6*: hypuraux; *PHy*: parhypural; *PI*: pleurostyle; *PU 1 + U 1*: complexe uro-terminal; *PU 2*, *PU 3*, *PU 4*: centra préurales libres.

La nageoire dorsale.—Insérée au milieu du dos de l'animal, elle est pratiquement opposée aux nageoires pelviennes et débute soit juste en avant, soit un peu en arrière de la verticale passant par l'origine de celles-ci. Elle est constituée de 9 ou 10 rayons, dont 7 ou 8 bifurqués. On distingue à l'avant un unique rayon grêle qui n'est ni articulé, ni bifurqué, et

dont la longueur atteint presque la moitié de celle du second rayon. Celui-ci, qui est articulé mais n'est pas bifurqué, est le plus grand de la nageoire. Sa longueur atteint approximativement les 2/3 de la hauteur maximale du corps. Les premiers lépidotriches bifurqués sont pratiquement aussi longs que ce dernier. Toutefois, la longueur des rayons suivants diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale se compose de 7 ou 8 axonostes proximaux. Le plus antérieur, bifide, est constitué par une lamelle osseuse soutenue par deux baguettes orientées vers le bas et vers l'avant. Il prend place entre les 8^e et 9^e neurapophyses portées par les centra abdominaux libres. Les axonostes proximaux suivants sont constitués d'une baguette osseuse sur laquelle prend appui une lamelle triangulaire disposée dans le plan sagittal.

La nageoire anale.—Elle débute nettement en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche de la dorsale et se compose généralement de 8 rayons, dont 6 sont à la fois articulés et bifurqués. Le rayon antérieur n'est ni articulé, ni bifurqué. Sa longueur égale approximativement celle de l'article basilaire du second rayon. Ce dernier, qui est le plus développé de la nageoire, a une longueur approximativement égale à celle du premier lépidotriche à la fois articulé et bifurqué, et qui est un peu inférieure à la hauteur du corps mesurée au niveau de son insertion. La longueur des rayons suivants diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale se compose généralement de 7 axonostes proximaux constitués d'une lamelle osseuse triangulaire renforcée par un épaississement en baguette. Leur longueur diminue progressivement vers l'arrière. L'axonoste proximal antérieur possède une région antéro-distale légèrement dilatée vers l'avant.

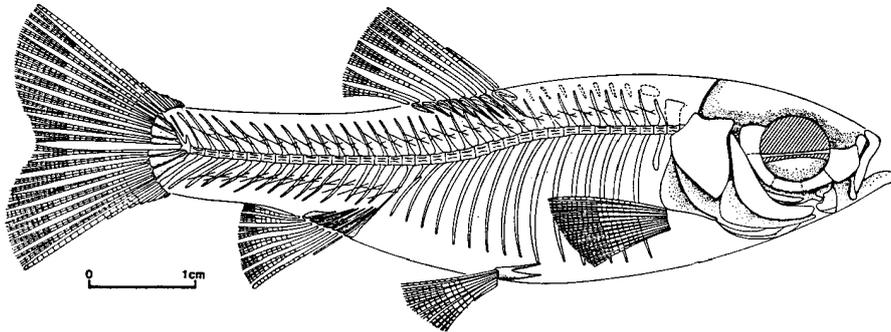


Fig. 9.—*Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ). Reconstitution.

La ceinture scapulaire et les nageoires pectorales.—On connaît relativement mal la ceinture scapulaire dont le cleithrum, le supracléithrum et le postcleithrum ventral sont toutefois visibles sur le spécimen I.G.M.E. 191M. De même, la scapula, une partie du coracoïde et les 4 radiaux assurant l'articulation des rayons de la nageoire pectorale, ont été observés sur le spécimen B.M.N.H. P. 12 396d.

Les nageoires pectorales sont insérées en position basse sur le flanc. Elles se composent d'environ 13 rayons de taille modérée puisque l'extrémité distale des plus longs rayons n'atteint pas la partie antérieure des os pelviens.

La ceinture et les nageoires pelviennes.—Les os pelviens, bifides vers l'avant, sont de taille modérée. Ils supportent les nageoires pelviennes qui sont toujours insérées un peu plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales. Les pelviennes se composent de 8 ou 9 rayons; le rayon dorsal n'est pas bifurqué.

Les écailles.—De type cycloïde, les écailles sont générale-

ment en trop mauvais état pour être décrites avec précision. Sur la pièce inventoriée B.M.N.H. P. 12 396a, nous avons toutefois pu dénombrer une vingtaine de radii sur leur champ postérieur. En revanche, il n'a pas été possible de déterminer si des radii étaient également présents sur leur champ antérieur.

Aucune trace de ligne latérale n'a pu être observée, alors que celle-ci est présente chez les espèces actuelles du genre *Rutilus* RAFINESQUE.

Analyse taxonomique

La description précédente ne laisse subsister aucun doute quant à l'attribution des Poissons fossiles turoliens du fossé de Teruel à la famille des Cyprinidae, comme suffisent à le démontrer la présence d'un appareil de Weber, la morphologie des os pharyngiens et des dents qu'ils portent, et la structure du squelette caudal axial. Il est en outre possible de préciser leur position au sein de cette famille. En effet, leur attribution au genre *Leuciscus* CUVIER par ROYO GÓMEZ (1921) remonte à une époque où l'on considérait encore les Gardons (rapportés actuellement au genre *Rutilus* RAFINESQUE) comme des représentants de ce genre. C'est pourquoi cet auteur a décrit les Poissons fossiles de Los Aljezares de Teruel sous le nom *Leuciscus pachecoi*, bien qu'il ait pu constater que les dents pharyngiennes étaient disposées en une seule rangée.

Une comparaison avec les espèces actuelles du genre *Rutilus* RAFINESQUE conduit à montrer que, par ses caractères méristiques, l'espèce fossile du fossé de Teruel leur est très comparable. Ainsi, la colonne vertébrale a-t-elle une com-

position similaire à celle de *R. alburnoides* (STEINDACHNER) et de *R. rubilio* (BONAPARTE) chez lesquelles nous avons dénombré, outre celles qui sont modifiées pour constituer l'appareil de Weber, respectivement 17 + 17 et 17 + 16 vertèbres. On notera cependant que chez *R. rutilus* (L.) le nombre de vertèbres s'élève à 20 + 18.

La composition des nageoires impaires des Cyprinidae fossiles de Teruel est assez proche de celle de *R. alburnoides* (STEINDACHNER) puisque leur dorsale se compose de 9 ou 10 rayons contre 10 chez cette dernière. Toutefois, l'anale de l'espèce fossile est un peu plus petite avec 8 rayons contre 10 à 12 chez *R. alburnoides* (STEINDACHNER). Une différence plus marquée existe par rapport à *R. rutilus* (L.) et *R. rubilio* (BONAPARTE) dont la dorsale comporte de 12 à 14 rayons. Ces mêmes valeurs se rapportent également à l'anale de *R. rutilus* (L.), tandis qu'on dénombre 11 à 14 rayons à l'anale de *R. rubilio* (BONAPARTE).

En plus des caractères méristiques, la morphologie des dents pharyngiennes permet de rapprocher les Cyprinidae fossiles de Los Aljezares de Teruel de l'espèce actuelle *R.*

alburnoides (STEINDACHNER), comme l'a signalé Doadrio (1981).

En dépit des similitudes qui permettent de rapprocher les fossiles du fossé de Teruel de l'espèce actuelle *R. alburnoides* (STEINDACHNER), plusieurs différences significatives permettent cependant de les distinguer. Ce sont notamment la forme de l'opercule et du préopercule et la morphologie de certaines dents pharyngiennes dépourvues d'aréa masticatrice. C'est pourquoi nous désignons sous le nom *Rutilus pachecoi* (ROYO GÓMEZ) les Cyprinidae fossiles du fossé de Teruel. Cette espèce peut être définie par la diagnose suivante:

"Cyprinidae de taille petite à moyenne, dont la longueur totale ne semble pas avoir dépassé 12 cm et dont la hauteur maximale est comprise de 3,5 à 5 fois dans la longueur standard. Tête grande, dont la longueur représente 25 à 30% de cette même dimension. Opercule caractérisé par son angle supérieur saillant. Dents pharyngiennes du type "en crochet", disposées en une seule rangée de 5. Colonne vertébrale composée de 36 à 38 vertèbres: 4 modifiées pour constituer l'appareil de Weber, 16-17 abdominales et 16-18 postabdominales. Environ 15 paires de côtes longues, atteignant le bord ventral de la cavité abdominale. Nageoire caudale fourchue dont la longueur représente environ le 1/5 de la longueur standard; 6-8+I+9/8+I+6-8 rayons. Nageoire dorsale débutant à l'aplomb des nageoires pelviennes; II+7-8 rayons supportés par 7-8 axonostes proximaux. Anale en position reculée; II+6 rayons supportés par 7 axonostes proximaux. Pectorales de taille modérée; 13 lépidotriches. Pelviennes insérées un peu plus près de l'anale que des pectorales; 9 rayons. Ecailles cycloïdes dont le champ postérieur est orné de radii. Ligne latérale probablement absente".

Signification paléocéologique

La présence de Cyprinidae dans les gypses turoliens du fossé de Teruel est particulièrement significative d'un point de vue paléocéologique car cette famille est constituée fondamentalement par des espèces plus ou moins exclusivement dulcaquicoles. On sait cependant que certains Cyprinidae actuels peuvent s'aventurer dans des eaux saumâtres dont la concentration demeure généralement inférieure à 10‰, comme l'a noté Gourret (1897) pour les espèces *Tinca tinca* (L.), *Barbus barbatus* (L.), *Scardinius erythrophthalmus* (L.) et *Leuciscus cephalus* (L.). Parfois, comme c'est le cas dans le bassin de la Baltique, on rencontre encore des Cyprinidae dans des eaux dont la salinité s'élève jusqu'à 18‰. Tel est le cas pour *Rutilus rutilus* (L.) et *Abramis brama* (L.) (Nellen, 1965).

Ces données écologiques permettent donc d'établir que la précipitation des gypses turoliens du fossé de Teruel s'est produite dans des conditions de concentration saline compatibles avec la biologie des Cyprinidae (3). En effet, dans un même bloc de gypse fossilifère, on peut parfois observer des niveaux superposés renfermant des squelettes de Poissons, ce qui prouve que la population de *Rutilus pachecoi* ROYO GÓMEZ continuait à proliférer, alors même que le gypse précipitait. Néanmoins, des hectombes se produisaient périodiquement, comme le démontre le fait que les Poissons sont parfois littéralement serrés les uns contre les autres à la surface de certains blocs fossilifères (Royo Gómez, 1921, pl. III). Ces hectombes

résultaient vraisemblablement de phénomènes de désoxygénation des eaux du lac induits par une élévation brutale de la température ambiante, comme cela peut encore s'observer de nos jours pendant les périodes de canicule. Par ailleurs, le mode de conservation des Poissons étudiés conduit à penser que la sédimentation s'est produite dans un milieu calme car les Poissons sont fossilisés sous forme de squelettes en connexion, ce qui implique un enfouissement sur place, sans transport post-mortem. Cette interprétation est confirmée par l'absence d'orientation préférentielle des individus à la surface des blocs fossilifères.

Aucun indice d'émergence n'a été observé, contrairement à ce que pensait Hernández-Pacheco (1916) qui expliquait la mort des Poissons par l'assèchement complet du lac de Teruel.

En conclusion, il est donc permis de penser que les Cyprinidae fossiles de Los Aljezares de Teruel vivaient dans un lac alimenté par des eaux qui s'étaient chargées en sulfate de calcium en ruisselant sur les affleurements de Keuper gypsifère, très développés sur le bassin versant (4). Un déficit hydrologique important se produisant pendant la saison sèche avait pour effet de concentrer les eaux du lac turolien et d'entraîner la précipitation du gypse.

Remerciements

L'auteur est heureux d'adresser ses remerciements à M. le Professeur E. Aguirre et à MM. les Docteurs I. Quintero et C. Patterson qui l'ont autorisé à étudier le matériel décrit dans cet article. Il est également reconnaissant envers le Docteur I. Doadrio qui a mis à sa disposition un matériel ostéologique de *R. alburnoides* (STEINDACHNER), qui s'est révélé très précieux pour déterminer les affinités des Cyprinidae fossiles du fossé de Teruel.

L'illustration de cet article a été préparée par M. J. Dyon.

Bibliographie

- ADROVER, R.
1975. Principales yacimientos paleomastológicos de la provincia de Teruel y su posición estratigráfica relativa. *Trabajos sobre Neógeno Cuaternario*, 4, 31-48.
- CALDERÓN, S.
1877. Adición al Catálogo de los Vertebrados fósiles de España. *Act. Soc. Esp. Hist. nat.*, 27-32.

(3) On sait que, dans les eaux continentales non chlorurées, la précipitation du gypse débute lorsque la concentration saline atteint 2‰.

(4) Cette interprétation est confirmée par les résultats de l'analyse isotopique d'un échantillon de gypse fossilifère de Los Aljezares de Teruel. D'après J.-C. FONTES (communication personnelle), les sulfates sont caractérisés par les valeurs $\delta^{18}O = +14,10\text{‰}$ et $\delta^{34}S = +12,95\text{‰}$. Cette dernière est compatible avec les données relatives aux gypses triasiques.

- CORTÁZAR, D.
1885. Bosquejo físico-geológico y minero de la provincia de Teruel. *Bol. Com. Mapa geol. España*, 12, 263-607.
- DOADRIO, I.
1981. Restos de ictiofauna del Mioceno de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios geol.*, 37, 353-354.
- GAUDANT, J.
1977. Contributions à la Paléontologie du Miocène continental du bassin du Tage. II Observations sur les dents pharyngiennes de Poissons Cyprinidés-Póvoa de Santarém. *Ciências da Terra*, 3, 129-141.
- GOURRET, P.
1897. Les étangs saumâtres du midi de la France et leurs pêcheries. *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool.*, 5, 1-386.
- HERNÁNDEZ-PACHECO, E.
1916. (sans titre). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat.*, 16, 220.
- MALLADA, L.
1892. Catálogo general de las especies fósiles encontradas en España. *Bol. Com. Mapa geol. España*, 18, 1-253.
- MEIN, P.
1975. Résultats du groupe de travail des Vertébrés: Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des Mammifères. In J. SENES (Ed.), *Report on Activity of the Reg. Comm. Mediterr. Neogene Stratigr. working groups (1971-1975)*, Bratislava, 78-81.
- NELLEN, W.
1965. Beiträge zur Brackwasserökologie der Fische im Ostseeraum. *Kieler Meeresforsch.*, 21, 192-198.
- ROYO GÓMEZ, J.
1921. Los peces fósiles de Los Aljezares de Teruel. *R. Soc. Esp. Hist. nat.*, tomo del 50º aniv., 19-23.
- RUTTE, E.
1962. Schlundzähne von Süßwasserfischen. *Palaeontographica*, 120, 165-212.

Recibido el 16 de noviembre de 1984.
Aceptado el 20 de diciembre de 1984.

PLANCHE I

Rutilus pachecoi (ROYO GÓMEZ)

- Fig. 1.—Vue générale du spécimen I.G.M.E. 191M, conservé à l'Institut Geológico y Minero de España, Madrid.
- Fig. 2.—Vue générale du spécimen M.N.C.N.-ALJ 1, conservé au Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Fig. 3.—Joue du spécimen M.N.C.N.-ALJ 6, conservé au Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
Dent: dentaire; *Ecpt*: ectoptérygoïde; *Enpt*: entoptérygoïde; *Hmd*: hyomandibulaire; *Mpt*: métaptérygoïde; *Mx*: maxillaire; *Op*: opercule; *Pmx*: prémaxillaire; *Pop*: préopercule; *Q*: carré; *Sop*: sousopercule.
- Fig. 4.—Opercule isolé du spécimen M.N.C.N.-ALJ 8, conservé au Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

(Fig. 1: cliché L. ARANCÓN; figs. 2-4: clichés D. SERRETTE.)

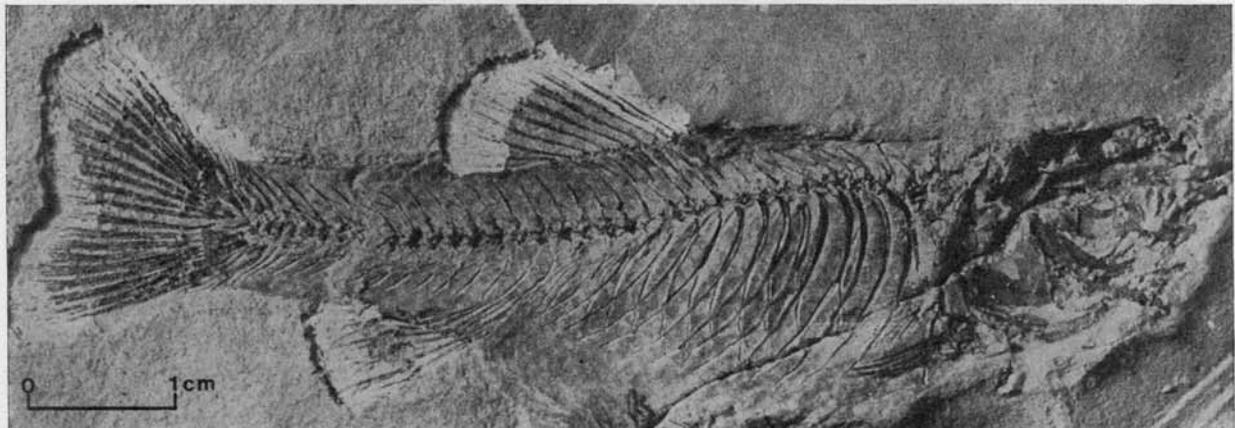
PLANCHE II

Rutilus pachecoi (ROYO GÓMEZ)

- Fig. 1.—Dent pharyngienne isolée prélevée sur le spécimen M.N.C.N.-ALJ 5. Cette dent occupait probablement une position relativement antérieure: dent notée 4 (?).
- Fig. 2.—*Idem*.
- Fig. 3A, B.—Dent pharyngienne isolée prélevée sur le spécimen M.N.C.N.-ALJ 5. Cette dent occupait une position relativement postérieure: dent notée 2.
- Fig. 4.—Dent pharyngienne isolée prélevée sur le spécimen M.N.C.N.-ALJ 5. Cette dent occupait une position postérieure: dent notée 1.
- Fig. 5.—Région operculaire et os pharyngien droit du spécimen M.N.C.N.-ALJ 1, conservé au Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
Cl: cleithrum; *Fr*: frontal; *Iop*: interopercule; *Op*: opercule; *Pop*: préopercule; *os ph.*: os pharyngien.

(Figs. 1-4: électrophotographies S. LAROCHE; fig. 5: cliché D. SERRETTE.)

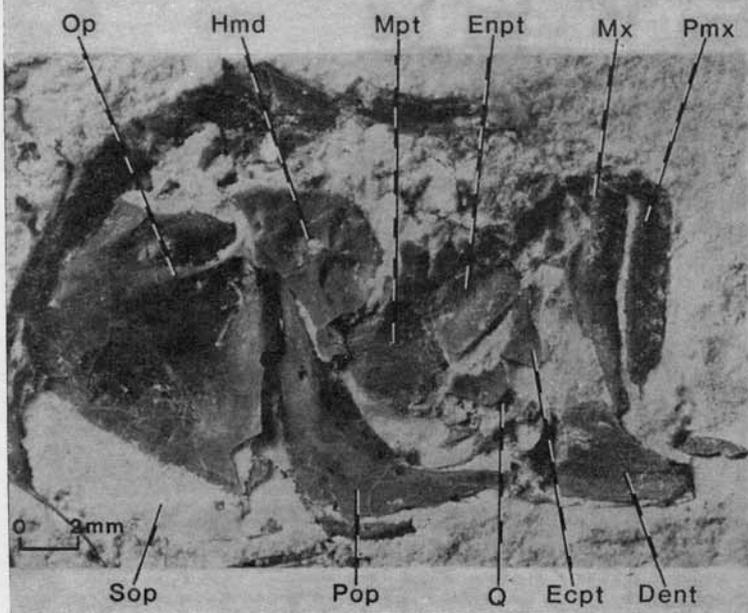
PLANCHE I



1



2



3



4

