

# Révision de *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874 du Stampien (= Rupélien) de Limagne (centre de la France), espèce type du genre *Prolebias* (poisson téléostéen, Cyprinodontiformes)

Jean GAUDANT

Muséum national d'Histoire naturelle,  
Département Histoire de la Terre, USM 203 et UMR 7207 CNRS,  
57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
et 17 rue du Docteur Magnan, F-75013 Paris (France)  
[jean.gaudant@orange.fr](mailto:jean.gaudant@orange.fr)

Gaudant J. 2012. — Révision de *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874 du Stampien (= Rupélien) de Limagne (centre de la France), espèce type du genre *Prolebias* (poisson téléostéen, Cyprinodontiformes). *Geodiversitas* 34 (2): 409-423. <http://dx.doi.org/10.5252/g2012n2a9>

## RÉSUMÉ

La révision de *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874, l'espèce type du genre *Prolebias* Sauvage, 1874, un poisson Cyprinodontiforme du Stampien (= Rupélien) supérieur (Oligocène) des environs de Corent (Limagne, Puy-de-Dôme), a permis d'en préparer une étude anatomique détaillée et d'en proposer une diagnose émondée. La présence dans le niveau fossilifère de coccolithophoridées et de dinoflagellés a conduit certains auteurs à suggérer l'incursion d'eau marine dans le bassin au cours du Stampien. Cependant, le fait que toutes les espèces du genre *Prolebias* actuellement connues sous forme de squelettes en connexion peuplaient des eaux douces ou saumâtres s'accorde mal avec cette hypothèse. La présence de *Prolebias stenoura* paraît au contraire compatible avec celle d'un lac méromictique peu profond, dont la partie superficielle était périodiquement alimentée par des apports saisonniers d'eau douce permettant le développement de cette espèce.

## MOTS CLÉS

Poissons,  
Teleostei,  
Cyprinodontiformes,  
Oligocène,  
paléoenvironnement,  
espèce type.

## ABSTRACT

*A revision of Prolebias stenoura Sauvage, 1874 from the Stampian (= Rupelian) of Limagne (central France), type species of the genus Prolebias (Teleostean fish, Cyprinodontiform).*

The revision of *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874, the type species of the genus *Prolebias* Sauvage, 1874, a cyprinodontid fish from the Upper Stampian (= Rupelian) (Oligocene) of the surroundings of Corent (Limagne, central France), has made possible the preparation of a detailed anatomical study and of an emended diagnosis. The occurrence of coccolithophorids and of dinoflagellates has determined several authors to suggest an incursion of marine waters into this basin during the Stampian. However, the fact that all the species of the genus *Prolebias* hitherto known by articulated skeletons have been living in fresh and brackish waters is, on the contrary, more in agreement with the hypothesis of a shallow meromictic lake, the superficial part of which was filled by seasonal rains, suitable for the life of this species.

## KEY WORDS

Fishes,  
Teleostei,  
cyprinodontiforms,  
Oligocene,  
palaeoenvironment,  
type species.

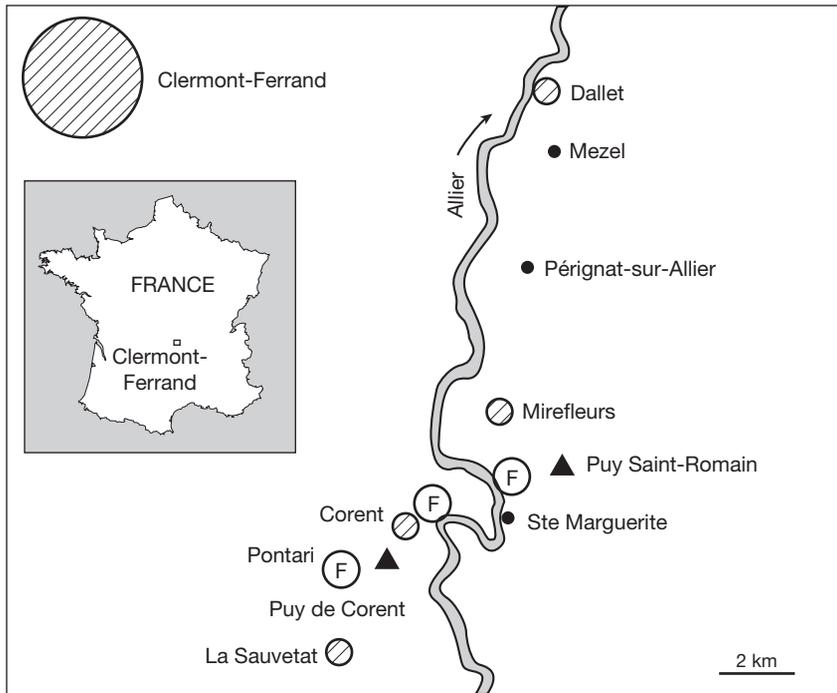


Fig. 1. — Carte de localisation des gisements étudiés (F).

## INTRODUCTION

Dans sa *Notice sur les poissons tertiaires de l'Auvergne*, Sauvage (1874: 172, 173) fit remarquer que, au sein du genre *Lebias* Cuvier, 1817, « l'espèce du Puy-de-Corent, que tous les paléontologistes ont rapportée au *Lebias cephalotes* [...] doit constituer un type nouveau que nous proposerons de nommer *Lebias stenoura* ». Un peu plus loin, Sauvage (1874) rapportait au genre nouveau *Prolebias*, créé à cette occasion, une douzaine d'espèces attribuées à l'origine au genre *Lebias* dont les véritables représentants sont caractérisés par la possession de « petites dents échancrées », ce qui n'est le cas, ni chez *Lebias cephalotes* Agassiz, 1839, ni chez *Lebias stenoura* Sauvage, 1874. Il définit donc le nouveau genre *Prolebias* par la diagnose suivante: « Poissons à os de la mâchoire solidement unis; sexes semblables; ventrales présentes et grandes; dents sur une seule rangée, étroites et aiguës, nullement échancrées; dorsale opposée à l'anale et située très en arrière;

écailles grandes. » Il désigna en outre comme espèce type « *Prolebias stenoura* Sauv. ». Sauvage considérait que dix autres espèces tertiaires faisaient partie du même genre, notamment *Lebias aymardi* Sauvage, 1869, de Ronzon, *Lebias gobio* Münster, 1839 (*in* Agassiz 1839), des lignites de Senssen (Fichtelgebirge, Allemagne), *Lebias meyeri* Agassiz, 1839, de l'argile plastique de Francfort, devenue récemment l'espèce type du genre *Aphanolebias* Reichenbacher & Gaudant, 2003, *Lebias crassicaudus* Agassiz, 1839, des marnes miocènes des environs de Senigallia et de Racalmuto (Italie) et *Lebias gaudryi* Sauvage, 1873, des « marnes à soufre » de Racalmuto, qui sont en réalité des représentants du genre actuel *Aphanius* Nardo, 1827, comme l'ont montré Sorbini & Tirapelle Rancan (1980), *Lebias oustaleti* Sauvage, 1874, des « lignites » de Menat, qui est en fait une espèce du genre *Thaumaturus* Voigt, 1934, un représentant de l'ordre des Salmoniformes (Gaudant 1979; Gaudant & Meunier 2004). Quant aux espèces *Lebias perpusillus* Agassiz, 1839, *L. crassus* Winkler, 1861 et

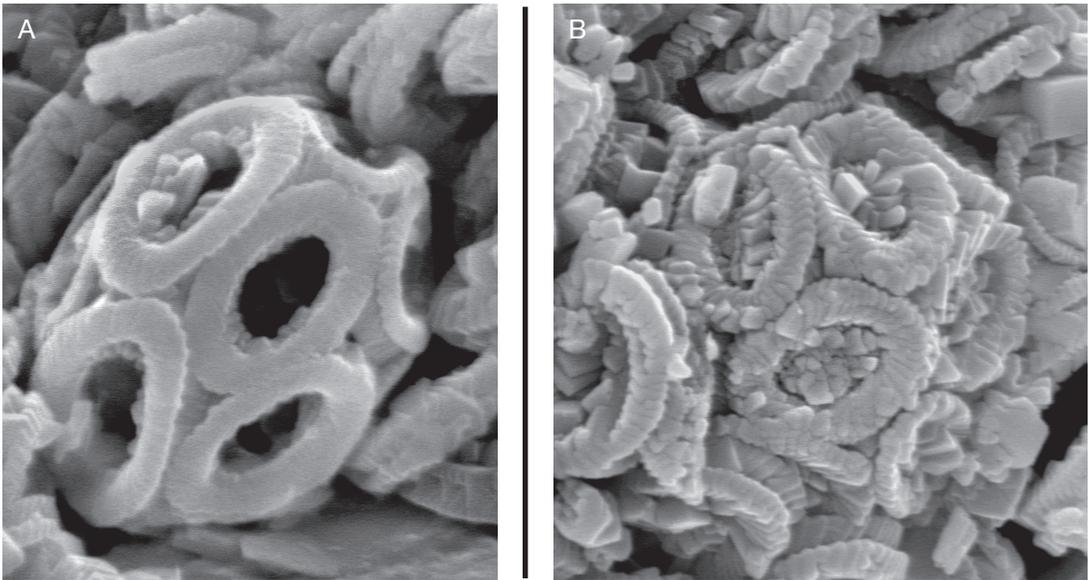


FIG. 2. — Coccolithophoridées (*Reticulofenestra floridana* Roth & Hay, 1967) fossilisées dans un échantillon de quelques millimètres d'épaisseur ayant livré un spécimen de *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. **A**, coccosphère; **B**, accumulation de coccolithes (Électrophotographie: C. Chancogne). Échelle: 0,01 mm.

*L. minimus* Winkler, 1861, toutes trois du Miocène moyen d'Éningen, elles appartiennent en réalité à la famille des Umbridae (Gaudant, 1980). Enfin, en ce qui concerne *L. furcatus* Winkler, 1861, également d'Éningen, il ne s'agit pas d'un Cyprinodontidae mais d'un Cyprinidae (Gaudant, 1980).

#### ABRÉVIATIONS

Le matériel examiné dans le cadre de cette étude est conservé dans les collections paléontologiques de l'université Claude Bernard de Lyon (FSL), du musée Henri Lecoq de Clermont-Ferrand (MHL-CLFE), du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN.F) et du Natural History Museum de Londres (NHM).

#### MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Outre une petite collection réunie autrefois à Corent par Édouard Rodde de Chalaniat, acquise assez récemment par le musée Henri Lecoq de Clermont-Ferrand, le matériel étudié se compose principa-

lement d'une cinquantaine de pièces de Corent (NHM P28 491, 28 491a à 28 491z et P57 051 à P57 079 provenant de la collection de l'abbé Croizet, acquise au XIX<sup>e</sup> siècle par le NHM, d'une douzaine de spécimens de Corent et de quelques autres provenant de Pontari, qui ont été transférés de l'université de Clermont-Ferrand à l'université Claude Bernard de Lyon (FSL370 099 à 370 116) et de trente pièces récoltées par l'auteur à Sainte-Marguerite, qui sont conservées dans les collections paléontologiques du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN.F.PTF698 à 727).

Les étiquettes qui accompagnent le matériel des anciennes collections indiquent qu'elles sont constituées de spécimens provenant des carrières qui étaient exploitées autrefois près du village de Corent et également de l'ancienne carrière de Pontari, située à l'extrémité sud-ouest du puy de Corent. Actuellement, il est encore possible de récolter de nouveaux spécimens sur l'autre rive de l'Allier, au pied du Puy Saint-Romain, notamment dans le talus de la route départementale D1 unissant Pérignat-sur-Allier au hameau des Longues, un peu au-dessous de l'ancienne



FIG. 3. — *Potamides lamarckii* Brongniart, 1810. Moulage en élastomère d'un individu fossilisé en creux dans les laminites à poissons et coccolithophoridées de Sainte-Marguerite. Échelle: 5 mm.

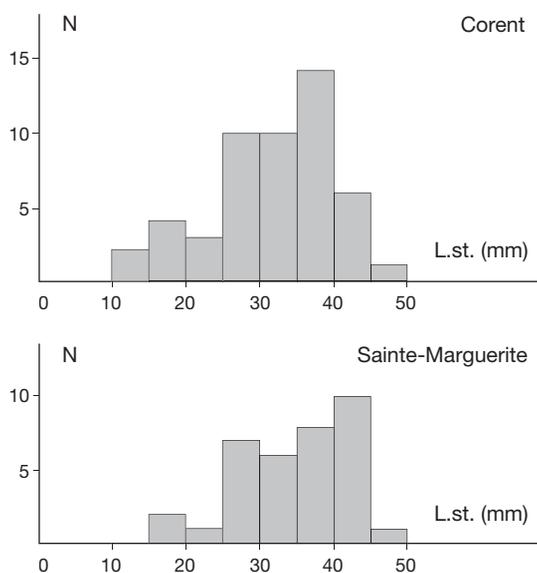


FIG. 4. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. Histogramme des longueurs standard (L.st.) observées à Corent (collection Croizet conservée à Londres, au Natural History Museum) et à Sainte-Marguerite (collection de l'auteur conservée dans les collections paléontologiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

carrière située au débouché du vallon des Bouys, qui alimentait un four à chaux (Fig. 1). Bien qu'il soit situé sur le territoire de la commune de Mirefleurs, ce gisement est connu sous le nom de Sainte-Marguerite, du nom de l'établissement thermal voisin. Il livre des poissons dont la qualité de conservation n'égale pas celle des meilleurs spécimens provenant de Corent. Les poissons y sont fossilisés dans des sédiments calcaires qui ont été qualifiés, selon les auteurs, de « calcaires en plaquettes » (Giraud 1902), de « marnes feuilletées » (Pécoil 1938) ou de « schistes papyracés » (Gorin 1974, 1975).

Quelques spécimens ont également été recueillis dans les marnes grises de l'ancien four à chaux de Perrier (Giraud 1902; Priem 1914), ainsi qu'à Issoire, comme en témoignent quatre spécimens conservés dans les collections paléontologiques du MNHN (spécimens MNHN.F.PTE197 à 201).

Le premier, Dangeard (1931) attira l'attention sur le fait que des lits blancs intercalés entre les feuilletés de calcaire en plaquettes sont constitués « d'anciennes boues à coccolithes ». Certaines de ces intercalations « contiennent à peu près uniquement des coccolithes souvent encore groupés en coccosphères très bien conservées ». Plus récemment, Noël *et al.* (1993a) étudièrent les coccolithes de ces niveaux au microscope électronique à balayage et reconnurent la présence de deux taxons dans les échantillons de Sainte-Marguerite. Nous avons à notre tour examiné avec cet appareil les lamines claires de plaquettes marneuses ayant livré des poissons fossiles et y avons constaté qu'elles renferment à la fois des accumulations de coccolithes et des coccosphères pratiquement intactes (Fig. 2).

#### ÂGE DES NIVEAUX FOSSILIFÈRES

Selon Giraud (1902), les marnes et calcaires à intercalations de gypse renfermant une faune composée de *Prolebias stenoura*, *Potamides lamarckii* Brongniart, 1810 (Fig. 3) et *Cypris* sp. se seraient déposés dans une lagune saumâtre pendant le Stampien (= Rupélien) inférieur. Pécoil (1938) adhérait à cette interprétation. Toutefois, dans son étude palynostratigraphique du Paléogène de la Grande Limagne, Gorin (1974, 1975) attribua ces

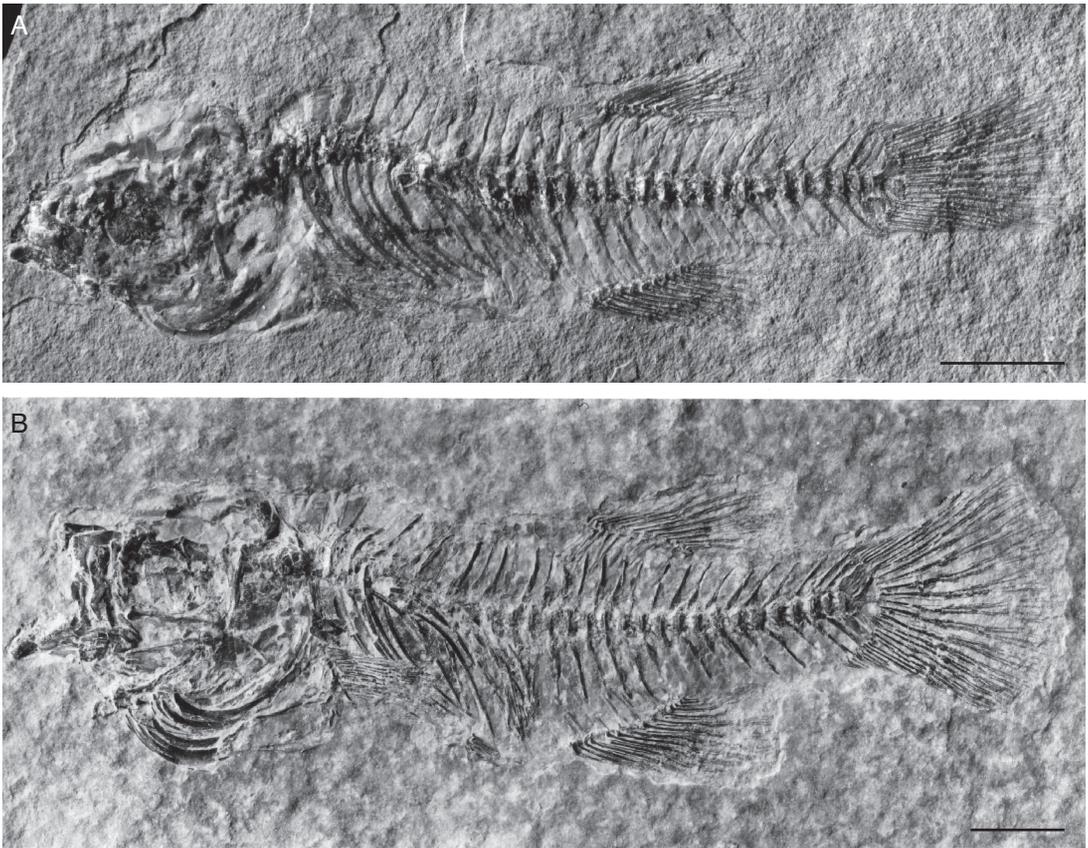


FIG. 5. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874: **A**, vue générale du spécimen MHLCLFE-RdF2-P59 (collection de Chalaniat); **B**, vue générale du spécimen NHM P 28491n (collection Croizet). Échelles : 5 mm.

couches à ses sous-zones IIIa à IIIId qu'il rapporta au Stampien (= Rupélien) supérieur. Plus récemment, Hugueney (*in* Bodergat *et al.* 1999) a identifié au-dessous du niveau fossilifère à *Prolebias stenoura*, un rongeur théridomorphe, *Issiodoromys cf. minor* caractéristique de la zone mammalogique MP 24 (base du Stampien [= Rupélien] supérieur).

#### DESCRIPTION ANATOMIQUE DE *PROLEBIAS STENOURA*

*Prolebias stenoura* est une espèce de petite taille dont la longueur standard était inférieure à 50 mm. L'examen de plus d'une trentaine de spécimens recueillis au pied du puy Saint-Romain, nous a

montré que leur longueur standard varie de 18 à 48 mm, avec une fréquence maximale observée entre 25 et 45 mm (Fig. 4). Par comparaison, le matériel de Corent provenant de l'ancienne collection Croizet conservée à Londres, dans les collections paléontologiques du Natural History Museum, confirme exactement l'observation précédente, avec cependant un pic plus marqué entre 35 et 40 mm. Cette espèce (Fig. 5) possède un corps allongé, la hauteur maximale du corps égalant environ le quart de la longueur standard. La tête constitue un peu moins du tiers de la longueur standard.

#### LA TÊTE

La tête (Fig. 6), massive, a une hauteur qui est supérieure à 80 % de sa longueur. L'orbite, dont

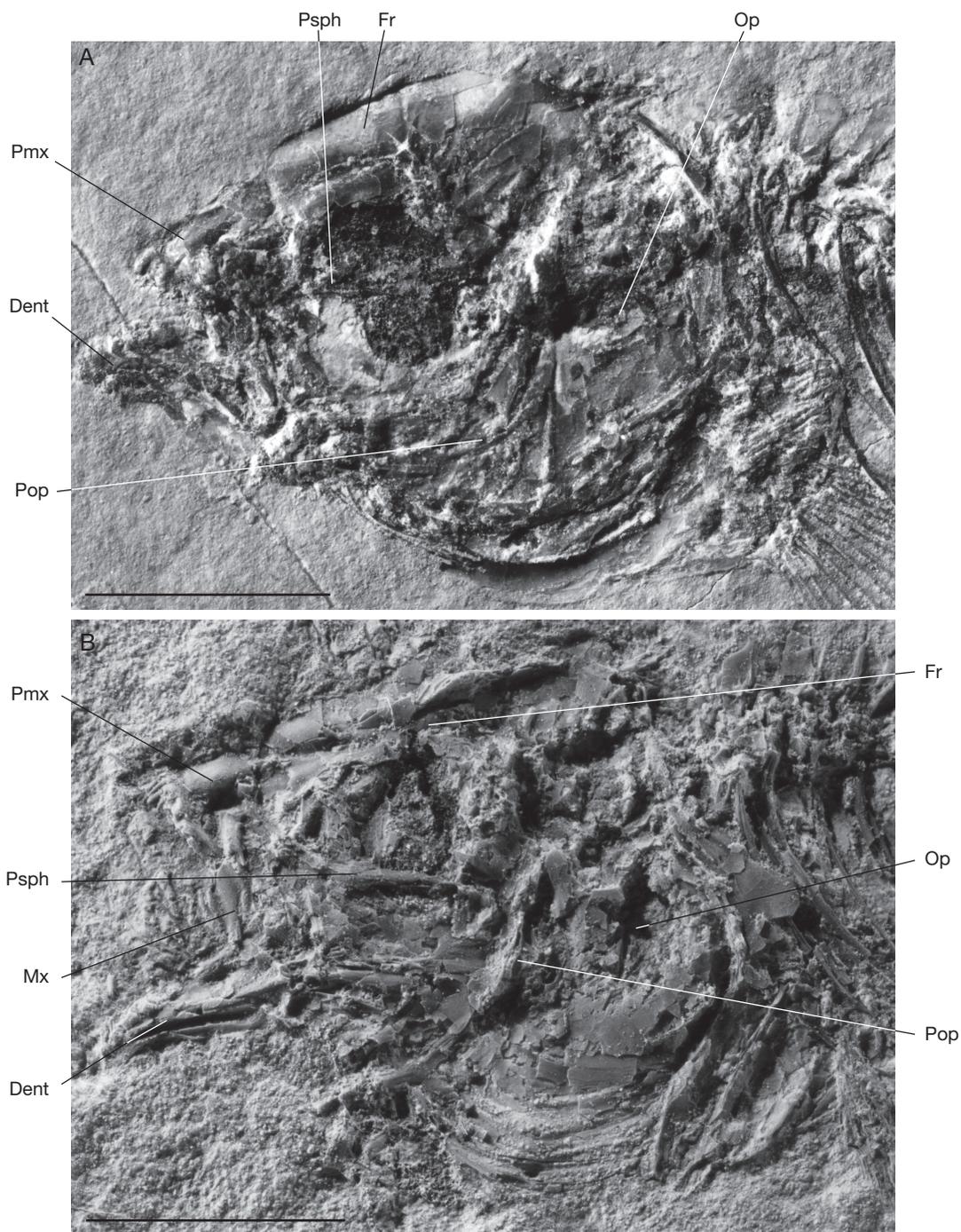


FIG. 6. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874: **A**, tête du spécimen MHLCLFE-RdF2-P58 (collection de Chalaniat); **B**, tête du spécimen MHLCLFE-RdF2-P54 (collection de Chalaniat). Abréviations : **Dent**, dentaire; **Fr**, frontal; **Mx**, maxillaire; **Op**, opercule; **Pmx**, prémaxillaire; **Pop**, préopercule; **Psph**, parasphénoïde. Échelles : 5 mm.

le diamètre horizontal égale environ  $\frac{1}{3}$  de la longueur de la tête, est traversée à mi-hauteur par le parasphénoïde. Au-dessus prend place le frontal, bien visible sur le spécimen MHLCLFE-RdF2-P58 (collection Édouard de Chalaniat). Les pariétaux semblent manquer. La cavité buccale, oblique, est relativement courte, l'articulation avec le carré prenant approximativement place sur la verticale passant par le bord antérieur de l'orbite. La longueur de la tête égale environ 2,5 fois celle de la mandibule. Le bord oral du dentaire est garni de deux rangées de dents coniques arquées, comme le montre le spécimen MHLCLFE-RdF2-P54, sur lequel de petites dents coniques sont visibles entre les bases des dents plus fortes qui garnissent le bord externe du processus oral du dentaire. La partie antérieure du bord oral du prémaxillaire montre également deux dents coniques allongées, alors qu'on en observe quatre à l'avant du processus oral du prémaxillaire du spécimen MHLCLFE-RdF2-P58. Le maxillaire, allongé et étroit est également visible sur ce spécimen.

De la région operculaire, on connaît principalement la partie inférieure de l'opercule sous laquelle prennent place le sousopercule et environ six rayons branchiostèges. Plus en avant, le préopercule est caractérisé par sa branche horizontale très développée dont la longueur égale presque celle de la branche ascendante.

#### LE CORPS

La colonne vertébrale comporte le plus souvent 30 ou 31 vertèbres, dont 17 à 19 (20) postabdominales, 18 étant nettement le nombre le plus fréquent (Fig. 7). Comme le montrent les spécimens MHLCLFE-RdF2-P58 et P54 (Fig. 6A, B), les vertèbres abdominales antérieures supportent une neurapophyse plus ou moins aplatie dans le plan sagittal.

Les côtes pleurales, longues et robustes, sont sessiles. Elles sont au nombre d'environ 10 ou 11 paires.

La nageoire caudale, en forme de palette à contour postérieur assez fortement convexe, est composée d'une douzaine de rayons principaux à la fois articulés et bifurqués, en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement, environ 7 à 10 rayons marginaux.

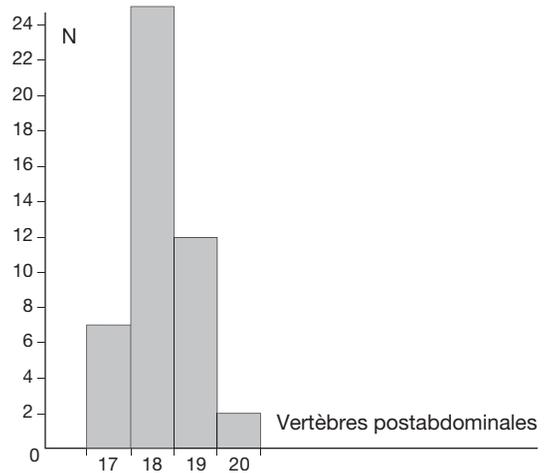


FIG. 7. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. Histogramme du nombre de vertèbres postabdominales.

Le squelette caudal axial (Fig. 8) est composé de quatre éléments. À l'arrière prend place le complexe uro-terminal auquel est fusionnée la plaque hypurale supérieure (Fig. 8 [Hy 3+4]). Il supporte ventralement un parhypural allongé (Phy) au-dessus duquel prend place une plaque hypurale inférieure triangulaire assez large (Fig. 8 [Hy 1+2]). Il est surmonté par un épural unique. Les trois centra pré-uraux libres supportent chacun une neurapophyse et une hémaphyse allongées qui soutiennent les rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale occupe une position assez reculée car la distance antédorsale égale généralement 62 à 67 % de la longueur standard. Elle est pratiquement opposée à la nageoire anale qui débute approximativement sur la même verticale (Fig. 9). Toutefois, dans la moitié des cas environ, la nageoire dorsale débute légèrement en arrière de la nageoire anale, alors que dans  $\frac{1}{3}$  des cas, s'observe la disposition inverse. La nageoire dorsale, qui se compose généralement de 12 ou 13 rayons, débute par deux courts rayons auxquels fait suite le plus long rayon de la nageoire, dont la longueur égale 67 à 75 % de la hauteur du corps, mesurée à l'origine de cette nageoire. Plus en arrière prennent place 9 ou 10 rayons, à la fois articulés et bifurqués, dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

TABLEAU 1. — Mensurations en millimètres de quelques spécimens de *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. Abréviations: **NHM**, spécimen de la collection Croizet conservé à Londres, au Natural History Museum; **Rdf**, spécimens de la collection de Chalaniat conservés au musée Henri Lecoq de Clermont-Ferrand.

	<b>NHM 28491n</b>	<b>Rdf2-P54</b>	<b>Rdf2-P58</b>	<b>Rdf2-P59</b>
Longueur totale	53	43	–	42,5
Longueur standard	43,5	35	33	35
Hauteur maximale du corps	12	8	7,5	9
Longueur de la tête	14	11	9,5	10,5
Distance antédorsale	28	24	20,5	23
Distance antéanale	27,5	23	21	22,5
Distance antépectorale	14,5	12,5	11	11
Distance antépelvienne	22,5	18,5	17,5	18
Longueur de la dorsale	8	6	5,5	6
Longueur de l'anale	8	6,5	6	5,5
Longueur des pectorales	6,5	–	–	–
Longueur des pelviennes	3	2,5	2,5	2
Longueur basale de la dorsale	5,5	4,5	4,5	4,5
Longueur basale de l'anale	6,5	5	4,5	5
Longueur du pédicule caudal	8,5	6,5	–	6,5
Hauteur du pédicule caudal	6	4,5	–	4,5

La nageoire dorsale est soutenue le plus souvent par 11 à 13 ptérygiophores (Fig. 10) de taille modérée, dont l'extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des neurapophyses vertébrales correspondantes.

Un peu plus grande que la nageoire dorsale, la nageoire anale, qui est opposée à celle-ci, débute souvent légèrement en avant de la verticale passant par l'origine de la dorsale. La distance antéanale égale 56-58 % de la longueur standard. Composée de 14 à 17 rayons, elle débute par deux courts rayons qui précèdent le plus long rayon de la nageoire, en arrière duquel on dénombre 11 à 14 rayons à la fois articulés et bifurqués (12 étant le nombre le plus fréquent); leur longueur diminue progressivement vers l'arrière. Son endosquelette de la nageoire anale est généralement formé de 14 ou 15 ptérygiophores (Fig. 11) dont, à l'exception des deux ou trois derniers, l'extrémité proximale s'intercale assez profondément entre les extrémités distales des hémapophyses.

Les nageoires pectorales qui sont insérées en position basse sur le flanc, comportent une quinzaine de rayons. Leur longueur égale environ les  $\frac{3}{4}$  de la distance pectoro-pelvienne.

De petite taille, les nageoires pelviennes sont insérées un peu plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales. Elles sont composées de six

rayons dont la longueur n'égale pas la moitié de la distance séparant leur base de l'origine de l'anale.

Le corps est couvert de grandes écailles cycloïdes dont la surface est ornée de circuli concentriques et dont le champ antérieur porte des radii disposés en éventail.

Les mensurations de quatre spécimens de *Prolebias stenoura* ont été regroupées dans le Tableau 1.

#### DIAGNOSES DU GENRE *PROLEBIAS* ET DE SON ESPÈCE TYPE, *PROLEBIAS* *STENOURA*

Une diagnose du genre *Prolebias* a été proposée par Woodward (1901). Nous proposons de l'émender comme suit :

Tronc fusiforme comprimé latéralement; pédicule caudal trapu. Tête à museau obtus; ouverture buccale relativement petite, oblique; prémaxillaire non projeté vers l'avant et probablement non protractile, dents orales coniques, apparemment disposées en une rangée. Colonne vertébrale généralement composée de 11-12 + 16-19 (20-21) vertèbres. Processus transverses des vertèbres abdominales très courts. Nageoires pelviennes relativement petites, généralement situées plus près de l'anale que des pectorales. Nageoires dorsale et anale directement opposées dans

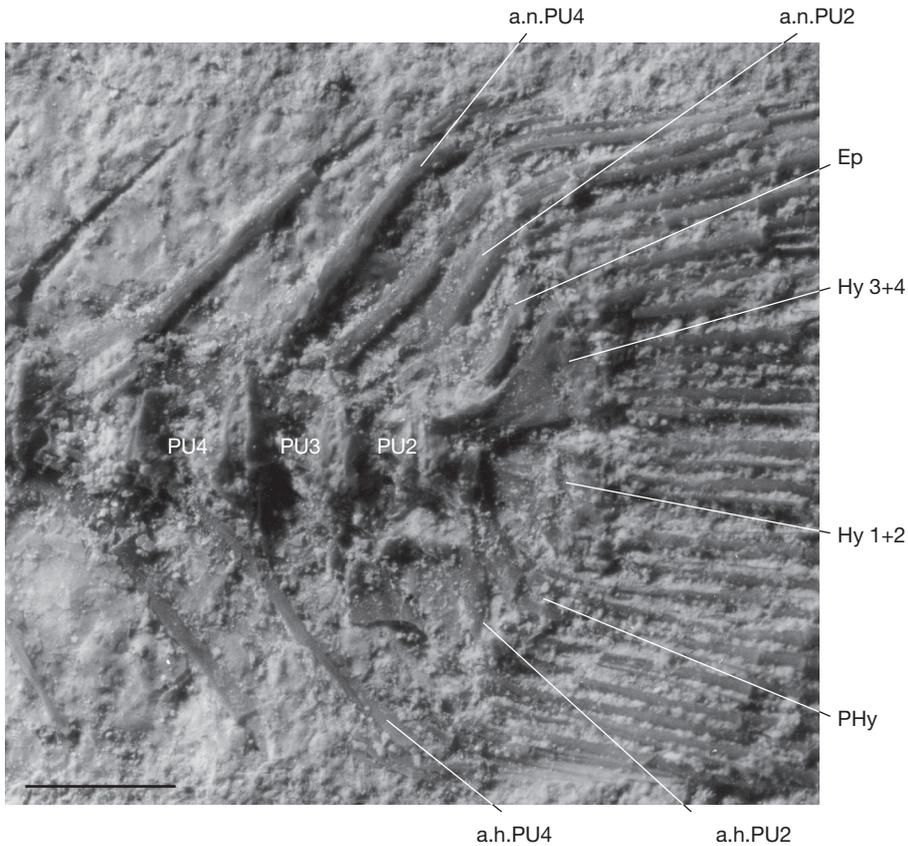


FIG. 8. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. Squelette caudal axial du spécimen MHLCLFE-RdF2-P 59 (Collection de Chalanat). Abréviations : **a.h.PU2**, hémaphopphyse portée par le premier centrum préural libre; **a.h.PU4**, hémaphopphyse portée par le troisième centrum préural libre; **a.n.PU2**, neurapophyse portée par le premier centrum préural libre; **a.n.PU4**, neurapophyse portée par le troisième centrum préural libre; **Ep**, épurale; **Hy 1+2**, plaque hypurale inférieure; **Hy 3+4**, plaque hypurale supérieure; **PHy**, parhypurale; **PU2-PU4**, centra préuraux. Échelle : 1 mm.

la moitié postérieure du corps. Nageoire anale non modifiée; nageoire caudale tronquée postérieurement. Grandes écailles cycloïdes. Sexes apparemment semblables.

Au sein du genre *Prolebias*, l'espèce type *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874 peut être définie comme suit :

« *Prolebias* dont la longueur standard est inférieure à 50 mm. Hauteur du corps égale au quart de la longueur standard. Colonne vertébrale composée de 30 ou 31 vertèbres, dont 17 à 19 (20) postabdominales. Nageoire caudale en palette à contour postérieur convexe. Nageoire dorsale opposée à la nageoire anale bien que débutant un peu en arrière par rapport à celle-ci; 12-13 rayons

soutenus par 11 à 13 ptérygiophores. Nageoire anale comportant 11 à 14 rayons soutenus par 14-15 ptérygiophores. Nageoires pectorales relativement grandes: 15 rayons environ. Nageoires pelviennes petites, composées de 6 rayons, situées légèrement plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales. »

**NÉOTYPE.** — Spécimen NHM P. 28491n, conservé à Londres au Natural History Museum (collection Croizet).

**GISEMENT TYPE.** — Marnes « papyracées » (finement laminées) des environs de Corent (Puy-de-Dôme, France).

**ÂGE.** — Base du Stampien (= Rupélien) supérieur (biozone mammalienne MP 24).

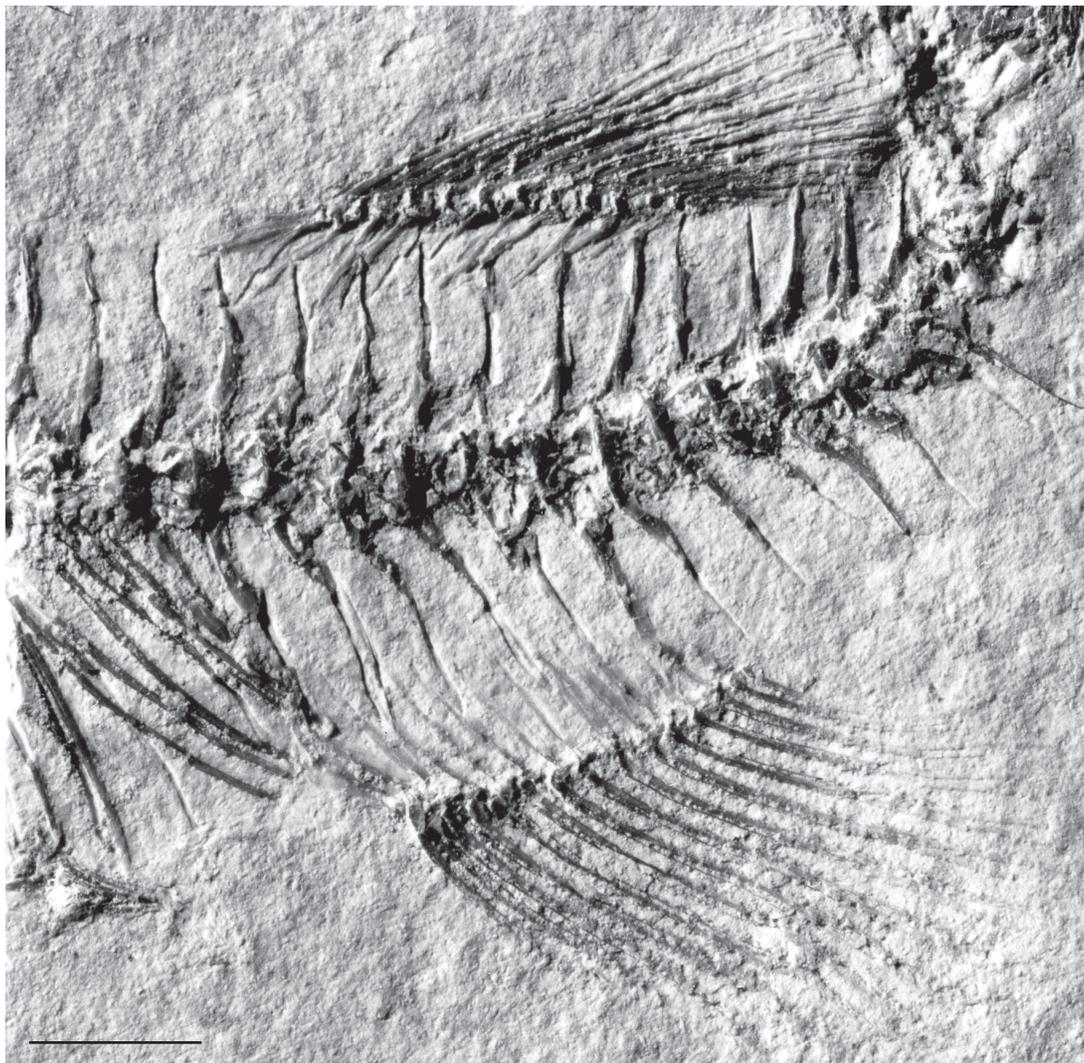


FIG. 9. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874, nageoires dorsale et anale du spécimen MHLCLFE-RdF2-P58 (collection de Chalaniat). On notera que les deux premiers ptérygiophores de la nageoire dorsale supportent les deux premiers rayons de la nageoire. Échelle : 2 mm.

#### RAPPORTS DE *PROLEBIAS STENOURA* AVEC LES AUTRES ESPÈCES OLIGOCÈNES DU GENRE *PROLEBIAS* REPRÉSENTÉES PAR DES SQUELETTES EN CONNEXION

Cinq critères principaux sont utilisables pour distinguer les différentes espèces oligocènes. Ce sont : la position relative et la composition des nageoires dorsale et anale, la position des nageoires pelviennes,

la composition de la colonne vertébrale et la configuration du squelette caudal axial.

Le premier critère permet d'isoler les espèces *Prolebias meridionalis* Gaudant, 1978, de l'Oligocène supérieur de Manosque (Gaudant 1978) et de Dauphin-Saint-Maime (Alpes-de-Haute-Provence) et l'espèce apode *Prolebias goreti* Sauvage, 1878, de l'Oligocène inférieur des environs de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence) (Sauvage 1880). En effet, chez

ces deux espèces, la nageoire dorsale débute en avant de la verticale passant par l'origine de l'anale, alors que la situation est inverse chez toutes les autres espèces de ce genre.

*Prolebias stenoura* partage avec *P. meridionalis* la possession de nageoires dorsale et anale comportant un nombre plus élevé de rayons et de ptérygiophores que toutes les autres. Ses nageoires dorsale et anale comportent en effet respectivement 12 ou 13 rayons pour 11 à 13 ptérygiophores et 14 à 16 rayons pour 14 ou 15 ptérygiophores. Pour sa part, *Prolebias meridionalis* est caractérisée par des nageoires dorsale et anale composées toutes deux de 15 ou 16 rayons soutenus par 15 ou 16 ptérygiophores. Au contraire, les espèces : *P. aymardi* Sauvage, 1869, *P. rhenanus* Gaudant, 1981 et *P. delphinensis* Gaudant, 1989, toutes trois datées de l'Oligocène basal, possèdent des nageoires plus petites : nageoire dorsale comportant une dizaine de rayons et 8 à 11 ptérygiophores ; nageoire anale composée de 10 à 13 rayons soutenus par 10 à 12 ptérygiophores. Sur la base de ce critère, *Prolebias catalaunicus* Gaudant, 1982, de l'Oligocène inférieur de Catalogne diffère faiblement de ces trois espèces.

Chez *Prolebias stenoura*, les nageoires pelviennes sont insérées un peu plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales : la distance pelvo-anale égale 36 à 43 % de la distance pectoro-anale alors qu'elle est seulement de 20 à 35 % chez les trois espèces de l'Oligocène basal et chez *Prolebias catalaunicus*.

La colonne vertébrale de *P. stenoura* se compose de 30 ou 31 vertèbres, dont 17 à 19 postabdominales, contre 27-28, dont 16-17 postabdominales, chez *Prolebias meridionalis*, et 27-29, dont généralement 17 ou 18 postabdominales, chez les trois espèces de l'Oligocène basal. Pour sa part, *Prolebias catalaunicus* en possède 28 ou 29, dont 16 ou 17 postabdominales.

Le squelette caudal axial de *Prolebias stenoura* est caractérisé par l'existence de deux plaques hypurales distinctes, comme c'est également le cas chez *Prolebias meridionalis*, alors que les trois espèces de l'Oligocène basal possèdent une plaque hypurale unique, comme c'est également le cas chez *Prolebias catalaunicus*, bien que, dans ce cas, la suture entre les deux plaques fusionnées soit encore visible.

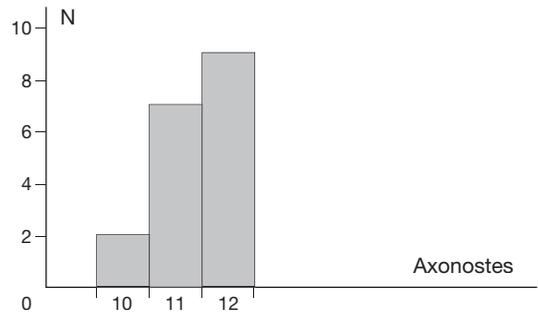


FIG. 10. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. Histogramme du nombre d'axonostes proximaux de la nageoire dorsale.

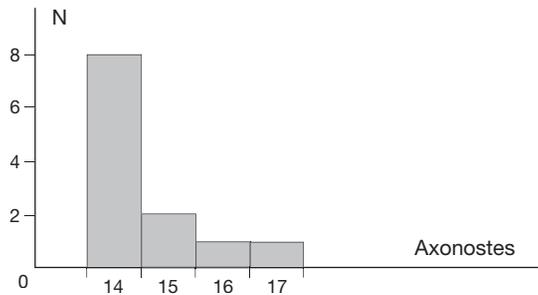


FIG. 11. — *Prolebias stenoura* Sauvage, 1874. Histogramme du nombre d'axonostes proximaux de la nageoire anale.

#### REMARQUE

On observera que deux espèces oligocènes n'ont pas été prises en compte ci-dessus : *Prolebias cephalotes* Agassiz, 1839, de l'Oligocène terminal d'Aix-en-Provence et *Prolebias malzi* Reichenbacher & Gaudant, 2003 de l'Oligocène supérieur du sondage Dudenhofen I (Fossé rhénan supérieur, Allemagne). Ces deux espèces se distinguent en effet par la position très avancée des nageoires pelviennes qui sont insérées plus près de la base des pectorales que de l'origine de l'anale : chez la première, la distance pelvo-anale égale 58 à 70 % de la distance pectoro-anale, contre 54 à 59 % chez la seconde. Cette constatation conduit à établir un rapprochement avec la situation connue chez certains cyprinodontiformes n'appartenant pas à la famille des Cyprinodontidae, comme par exemple *Procatopus* Boulenger, 1904 (Parenti 1981 : fig. 53), et à jeter un doute sur l'appartenance de ces deux espèces fossiles à la famille des Cyprinodontidae.

AFFINITÉS DE *PROLEBIAS STENOURA*

Bien que Parenti (1981: 522) ait considéré le genre *Prolebias* comme un représentant de la famille des Cyprinodontidae, son espèce type, *Prolebias stenoura*, possède au moins trois caractères anatomiques qui sont incompatibles avec cette attribution. Ce sont :

1) la possession, dans le squelette caudal, de deux plaques hypurales séparées, alors que, selon Parenti (1981), elles sont fusionnées en une grande plaque hypurale unique chez tous les genres actuels de Cyprinodontidae ;

2) l'existence d'une grande nageoire anale comportant iii + 11-14 rayons alors que les Cyprinodontidae actuels ont une nageoire anale composée, selon Parenti (1981), de i-ii + 8-11 rayons, exception faite du genre sud-américain actuel *Orestias Valenciennes*, 1839, dont la nageoire anale est formée de i + 13 rayons ;

3) le mode d'insertion des deux premiers rayons de la nageoire dorsale qui sont supportés par les deux premiers ptérygiophores, alors que, chez les Cyprinodontidae et dans plusieurs autres familles de poissons cyprinodontiformes, les deux premiers ptérygiophores ne supportent que le premier rayon de la nageoire dorsale.

Malheureusement, la plupart des autres caractères anatomiques permettant de caractériser les différentes familles de Cyprinodontiformes ne sont pas observables sur les fossiles des environs de Corent, notamment en raison de l'état de conservation généralement médiocre de leur tête. Néanmoins, les trois caractères énumérés précédemment permettent de suggérer un rapprochement avec certains représentants de la famille des Aplocheilidae et plus particulièrement avec le genre africain actuel *Epiplatys* Gill, 1862, caractérisé, selon Parenti (1981), par son squelette caudal axial comportant deux plaques hypurales distinctes, par une grande nageoire anale comportant iii-iv + 12 rayons et par une nageoire dorsale formée de iv + 7 rayons et dont les deux premiers ptérygiophores supportent les deux premiers rayons.

MILIEU DE VIE DE *PROLEBIAS STENOURA*

Giraud (1902), Pécoil (1938) et Bodergat *et al.* (1999) ont publié des coupes détaillées du puy Saint-Romain qui permettent de replacer les niveaux fossilifères dans

l'ensemble de la série oligocène. Les poissons sont fossilisés dans des marnes en plaquettes renfermant des restes végétaux, des ostracodes de rares insectes et des moules négatifs de *Potamides lamarckii* (Fig. 3), qui alternent avec des bancs calcaires (couche n°4 de Pécoil [1938]).

Or, quelques années auparavant, Dangeard (1931, 1932, 1933) avait étudié le contenu micropaléontologique des sédiments des environs de Corent et Sainte-Marguerite. Il découvrit ainsi que les lits blancs qui alternent avec les lamines beiges dans lesquelles sont fossilisés les organismes cités ci-dessus, sont « d'anciennes boues à coccolithes » qui, parfois, « contiennent à peu près uniquement des coccolithes souvent encore groupés en coccosphères très bien conservées » (Dangeard 1931). L'année suivante, Dangeard (1932) poursuivit ses observations et identifia dans les anciennes carrières de Corent les espèces *Coccolithus pelagicus* (Wallich, 1877) et *Pontosphaera huxleyi* Lohmann, 1902 et, dans les anciennes carrières situées « un peu au nord de la source minérale de Sainte-Marguerite », l'espèce *Coccolithus leptoporus* (Murray & Blackman, 1898). Il déduisit de ces observations que « la présence de lits à coccolithes abondants dans le Sud de la Limagne plaide en faveur d'une communication facile des lagunes oligocènes avec celles de la région rhodanienne », évoquant même une communication plus ou moins facile avec la mer. Peu après, Dangeard (1933) mentionna encore la découverte à Sainte-Marguerite de foraminifères miliolidés (*Quinqueloculina* d'Orbigny, 1826) dans un calcaire gréseux, ce qui le conduisit à envisager des « influences marines très nettes ».

Noël *et al.* (1993a) ont étudié au microscope électronique à balayage les « craies à coccolithes » de Sainte-Marguerite et y ont mis en évidence l'existence de lamines monospécifiques à *Coccolithus pelagicus* ou à *Reticulofenestra floridana* (Roth & Hay *in* Hay *et al.* 1967). Ils interprétèrent leur présence comme traduisant l'existence d'un milieu méromictique dû à l'existence d'un corps d'eau profond salé plus dense que le corps d'eau superficiel. Ils conclurent en soulignant « la difficulté – voire l'impossibilité – qu'il y a à imputer ces couches soit à un milieu marin, soit à un milieu continental ». Dans un second article (Noël *et al.* 1993b), ces auteurs remarquèrent en outre qu'en Limagne, « les faciès papyracés se placent au-dessus des couches évaporitiques, même quand celles-ci

sont plusieurs fois récurrentes » et ils ajoutèrent que « l'hypothèse méromictique est [...] celle qui rend compte le mieux de l'archivage très fidèle et non perturbé des enregistrements climatiques contrastés – vraisemblablement saisonniers – les plus fins ».

Plus récemment, Briot & Poidevin (1998) affirmèrent que « la reconnaissance de période à bas  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  coïncidant avec la prolifération d'organismes euryhalins impose des venues d'eaux marines, soit au Rupélien moyen, soit au Rupélien supérieur », une thèse que développèrent ensuite Bodergat *et al.* (1999). Ces auteurs se fondaient notamment sur la présence dans la coupe de Sainte-Marguerite d'un « plancton laguno-marin » composé de deux espèces de dinoflagellés identifiées par Gorin (1975) : *Gonyaulacista cf. giuseppei* Morgenroth, 1966 et *Cyclonephelium pastielsi* Deflandre & Cookson, 1955, mais aussi de deux espèces de coccolithophoridées : *Coccolithus pelagicus* et *Reticulofenestra floridana* déterminées par Noël *et al.* (1993a), d'une espèce de foraminifères, *Haynesina germanica* (Ehrenberg, 1840) et d'une espèce de gastéropodes, *Potamides lamarckii*. Ces auteurs ont par ailleurs utilisé abusivement l'espèce *Prolebias stenoura* comme argument susceptible d'indiquer « une probabilité de connexions avec la mer » en faisant référence à la présence de l'espèce *P. cephalotes* dans les marnes gypsifères d'Aix-en-Provence qui, si elles se sont bien déposées dans un bassin en connexion avec la mer, appartiennent à une série sédimentaire comportant des bancs de gypse dont l'analyse isotopique a montré qu'il ne s'agit pas de gypses précipités à partir d'une eau marine oligocène mais provenant d'une reprécipitation de sulfates permo-triasiques (Fontes *et al.* 1980). En outre, Briot *et al.* (2001) ont reconnu que la valeur des rapports  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  obtenus sur les tests de *Potamides lamarckii* oligocènes du bassin d'Aurillac les a conduits à admettre qu'ils ne sont pas d'origine marine.

La présence d'un plancton considéré comme d'origine marine dans le Stampien supérieur de Sainte-Marguerite est à rapprocher de l'existence au puy de Mur, à une dizaine de kilomètres au N-NE de Sainte-Marguerite, et à une altitude comprise entre 465 et 475 m, d'une diatomite d'âge soit oligocène supérieur, soit miocène inférieur (Gaudant 1993), dans laquelle Gasse & Gouhier (1971) ont identifié 12 formes de diatomées polyhalobes, 8 formes méso-

halobes et 17 espèces et variétés oligohalobes. Bien qu'Ehrlich (1968) ait précédemment exclu « l'origine lacustre, même hydrothermale du dépôt », tout en reconnaissant que la composition de cette flore diatomitique « ne permet cependant pas de conclure à une origine marine, en l'absence de formes pélagiques caractéristiques », Gasse & Gouhier (1971) considéraient que c'était plutôt « à l'existence de sources minéralisées qu'il faudrait attribuer la présence de diatomées très exigeantes en sel ». C'est vers ce type d'explication qu'il conviendrait probablement de s'orienter, comme l'ont suggéré Noël *et al.* (1993a, b), pour expliquer la présence de dinoflagellés, de coccolithophoridées et de foraminifères dans le Stampien de Sainte-Marguerite. Dans cette hypothèse, la présence de *Prolebias stenoura* pourrait ainsi être interprétée comme suggérant l'existence d'une tranche d'eau superficielle douce ou faiblement saumâtre, constituée par des apports saisonniers d'eau douce d'origine météorique.

## CONCLUSION

La révision de l'espèce type du genre *Prolebias* a permis de préciser la diagnose de cette espèce et donné l'occasion de distinguer, au sein de ce genre, l'existence de trois principaux groupes d'espèces. Elle a également offert une opportunité d'attirer l'attention sur les conditions très particulières d'environnement qui régnaient en Limagne au Stampien (= Rupélien) supérieur pendant le dépôt des niveaux fossilifères à poissons.

## Remerciements

L'auteur remercie Didier Molin (Paris) qui l'a conduit sur le terrain pour lui indiquer l'emplacement du gisement de poissons de Saint-Marguerite, Peter Forey (NHM), Abel Prieur (FSL) et Stéphane Pelucchi (MHL CLFE) qui lui ont facilité l'accès aux collections et autorisé le prêt de certains spécimens.

Joël Dyon (Paris) et Denis Serrette (Paris) sont respectivement les auteurs de l'illustration graphique et des photographies. Olga Otero, Annemarie Ohler et deux référés anonymes ont également aidé à améliorer la première version de ce manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- AGASSIZ L. 1839. (ed.) — De la famille des cyprinodontes, in *Recherches sur les poissons fossiles*. Petitpierre, Neuchâtel, Tome V (2): 47-56.
- BODERGAT A.-M., BRIOT D., HUGUENEY M., POIDEVIN J.-L., PICOT L., GIRAUD F., BERGER J.-P., LÉVY A. & POIGNANT A. 1999. — Incursions marines dans l'environnement lacustre du rift oligocène de Limagne (Massif central, France) : apport des organismes halophiles et des isotopes du strontium ; datation par les mammifères. *Bulletin de la Société géologique de France* 170 (4): 499-511.
- BRIOT D. & POIDEVIN J.-L. 1998. — Stratigraphie <sup>87</sup>Sr/<sup>86</sup>Sr de quelques laminites carbonatées du Rupélien supérieur du fossé de Limagne : incursions marines dans le rift du Massif central français ? *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série Sciences de la Terre et des Planètes* 326: 479-483.
- BRIOT D., POIDEVIN J.-L. & HUGUENEY M. 2001. — Apports de l'étude isotopique Sr et Nd des sédiments cénozoïques de Limagne à la compréhension du fonctionnement du rift du Massif central français. *Bulletin de la Société géologique de France* 172 (1): 17-24.
- DANGEARD L. 1931. — Sur la présence de lits à coccolithes et coccosphères dans la série oligocène lagunolacustre de la Limagne. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 192: 1745-1746.
- DANGEARD L. 1932. — Les craies et les calcaires à coccolithes de la Limagne. *Bulletin de la Société géologique de France* 5 (2): 67-82.
- DANGEARD L. 1933. — Sur la présence de foraminifères dans l'Oligocène du Massif central. *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France* 1933: 12-13.
- EHRlich A. 1968. — Révision du gisement à diatomées oligocène du puy de Mur (Puy-de-Dôme). *Bulletin de la Société géologique de France* 7 (10): 510-515.
- FONTES J.-C., GAUDANT J. & TRUC G. 1980. — Données paléocécologiques, teneurs en isotopes lourds et paléohydrologie du bassin gypsifère oligocène d'Aix-en-Provence. *Bulletin de la Société géologique de France* 7 (22): 491-500.
- GASSE F. & GOUHIER J. 1971. — Nouvelles données stratigraphiques et micropaléontologiques sur le gisement à diatomées du Puy de Mur (Puy-de-Dôme). *Bulletin historique et scientifique de l'Auvergne* 85: 145-157.
- GAUDANT J. 1978a. — L'ichthyofaune des marnes messiniennes de Senigallia (Marche, Italie) : signification paléocécologique et paléogéographique. *Geobios* 11: 913-919.
- GAUDANT J. 1978b. — Sur une nouvelle espèce de poissons téléostéens cyprinodontiformes de l'Oligocène des environs de Manosque (Alpes-de-Haute-Provence). *Géologie méditerranéenne* 5: 281-289.
- GAUDANT J. 1979. — Mise au point sur l'ichthyofaune paléocène de Menat (Puy-de-Dôme). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série D*, 288: 1461-1464.
- GAUDANT J. 1980. — Mise au point sur l'ichthyofaune miocène d'Öhningen (Baden, Allemagne). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série D*, 291: 1033-1036.
- GAUDANT J. 1981. — Un nouveau Cyprinodontidae (poisson téléostéen) de l'Oligocène inférieur de Kleinkems (Pays de Bade, Allemagne) : *Prolebias rhenanus* nov. sp. *Sciences géologiques, Bulletin* 34: 3-12.
- GAUDANT J. 1982. — *Prolebias catalaunicus* nov. sp. : une nouvelle espèce de poissons Cyprinodontidae de l'Oligocène de Sarreal (province de Tarragona, Catalogne). *Estudios geológicos* 38: 95-102.
- GAUDANT J. 1988. — Les cyprinodontiformes (poissons téléostéens) oligocènes de Ronzon, Le Puy-en-Velay (Haute-Loire) : anatomie et signification paléocécologique. *Geobios* 21: 773-785.
- GAUDANT J. 1989. — Découverte d'une nouvelle espèce de poissons cyprinodontiformes (*Prolebias delphinensis* nov. sp.) dans l'Oligocène du bassin de Montbrun-les-Bains (Drôme). *Géologie méditerranéenne* 16: 355-370.
- GAUDANT J. 1991. — *Prolebias hungaricus* nov. sp. une nouvelle espèce de poissons Cyprinodontidae des diatomites miocènes de Szurdokpüsköpi (comté de Nógrád, Hongrie). *Magyar Allami Földtani Intézet Évi Jelentése* 1989-ról: 481-493.
- GAUDANT J. 1993. — Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune oligo-miocène du Puy de Mur (Puy-de-Dôme). *Géologie de la France* 4: 25-37.
- GAUDANT J. 2009. — Occurrence of the genus *Aphanius* Nardo (Cyprinodontid fishes) in the Lower Miocene of the Cheb basin (Czech Republic), with additional notes on *Prolebias egeranus* Laube. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 177 (8): 83-90.
- GAUDANT J. & REICHENBACHER B. 2002. — Anatomie et affinités des *Prolebias* aff. *weileri* von Salis (poissons téléostéens, Cyprinodontidae) du Miocène inférieur à moyen du Randecker Maar (Würtemberg, Allemagne). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, (B), 331: 1-11.
- GAUDANT J. & MEUNIER F. J. 2004. — Un test pour déterminer la position systématique du genre *Thaumaturus* Reuss (poisson téléostéen) : l'approche paléohistologique. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 252: 79-93.
- GIRAUD J. 1902. — Études géologiques sur la Limagne (Auvergne). *Bulletin du Service de la Carte géologique de France* 13 (87), 410 p.
- GORIN G. 1975. — Étude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne (Massif central). *Bulletin du Bureau de Recherche géologique minière*, sect. I, 3: 147-181.
- GORIN G. 1974. — *Étude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne (Massif central, France) avec application de la statistique et de l'informatique*. Thèse, Faculté des sciences de l'Université de Genève, 314 p., 22 pls.

- NOËL D., BUSSON G. & CORNÉE A. 1993a. — Importance et signification des coccolithophoridées dans des dépôts lagunaires de l'Oligocène inférieur (Stampien-Rupélien) de France. *Revue de Micropaléontologie* 36 (1): 29-43.
- NOËL D., BUSSON G., CORNÉE A. & MANGIN A.-M. 1993b. — Les coccolithophoridées fossiles ne peuvent plus être considérées comme caractéristiques du seul environnement pélagique. *Bulletin de la Société géologique de France* 164 (3): 493-502.
- PARENTI L. 1981. — A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 168 (4): 335-557.
- PÉCOIL R. 1938. — Étude stratigraphique des terrains oligocènes du massif du Puy Saint-Romain (Limagne d'Auvergne). *Revue des Sciences naturelles d'Auvergne* 4 (2): 68-82.
- POMEL A. 1853. — *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier*. J.-B. Baillière, Paris, 193 p.
- PRIEM F. 1914. — Sur des poissons fossiles des terrains tertiaires d'eau douce et saumâtre de France et de Suisse. *Mémoires de la Société géologique de France, Paléontologie* 50: 1-17, 4 pls.
- REICHENBACHER B. & GAUDANT J. 2003. — On *Prolebias meyeri* (Agassiz) (Teleostei, Cyprinodontiformes) from the Oligo-Miocene of the Upper Rhinegraben area, with the establishment of a new genus and a new species. *Eclogae geologicae Helveticae* 96: 509-520.
- SALIS K. VON 1967. — Geologische und sedimentologische Untersuchungen in Molasse und Quartär südöstlich Wollhusen (Entlebuch, Kt. Luzern). *Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft Luzern* 21: 1-106.
- SAUVAGE H. E. 1873. — Mémoire sur la faune ichthyologique de la période tertiaire et plus spécialement sur les poissons fossiles d'Oran (Algérie) et sur ceux découverts par M. R. Alby à Licata en Sicile. *Annales des Sciences géologiques* 4: 1-272.
- SAUVAGE H. E. 1874. — Notice sur les poissons tertiaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 8: 171-198.
- SAUVAGE H. E. 1880. — Notice sur les poissons tertiaires de Céreste (Basses-Alpes). *Bulletin de la Société géologique de France* 3 (8): 439-451.
- SORBINI L. & TIRAPELLE RANCAN R. 1980. — Messinian fossil fish of the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 29: 143-154.
- WINKLER T. C. 1861. — Description de quelques nouvelles espèces de poissons fossiles des calcaires d'eau douce d'Enningen. *Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem* 2 (14): 1-64.
- WOODWARD A. S. 1901. — *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History)*. British Museum (Natural History), London, 4: xxxviii + 636.

Soumis le 24 avril 2010;  
 accepté le 31 mars 2011.