# Présence d'un Osmeridae: *Enoplophthalmus* schlumbergeri Sauvage, 1880 dans l'Oligocène inférieur des environs de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence, France)

### Jean GAUDANT

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, USM203, UMR 7207 CNRS, case postale 38, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France) jean.gaudant@orange.fr

Gaudant J. 2013. — Présence d'un Osmeridae: *Enoplophthalmus schlumbergeri* Sauvage, 1880 dans l'Oligocène inférieur des environs de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence, France). *Geodiversitas* 35 (2): 345-357. http://dx.doi.org/10.5252/g2013n2a4

### RÉSUMÉ

L'étude d'un matériel fossile collecté assez récemment a permis de décrire l'anatomie de l'espèce *Enoplophthalmus schlumbergeri* Sauvage, 1880, un Osmeridae de l'Oligocène inférieur du synclinal d'Apt-Céreste-Forcalquier (Vaucluse et Alpes-de-Haute-Provence). Notre étude a montré que cette espèce est étroitement apparentée à l'espèce actuelle *Mallotus villosus* (Müller, 1776), qui vit principalement dans l'Atlantique Nord, le Pacifique Nord et l'océan Glacial arctique. Comme celle-ci, elle présente un dimorphisme sexuel qui affecte la nageoire anale. La coexistence de cette espèce avec *Dapalis macrurus* (Agassiz, 1836), une espèce de poissons fossiles apparentée aux Chandidae actuels de la région indo-australienne, renforce la théorie de l'«équabilité saisonnière» selon laquelle, pendant l'Éocène et l'Oligocène, les climats étaient moins tranchés qu'ils ne le sont actuellement.

# MOTS CLÉS Osmeridae, Enoplophthalmus, Oligocène, Provence, Sud de la France, dimorphisme sexuel, signification paléoclimatique.

### **ABSTRACT**

An Osmeridae, Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880, in the Early Oligocene of Céreste surroundings (Alpes-de-Haute-Provence, France).

The study of a newly collected fossil material has given the opportunity for describing the anatomy of the species *Enoplophthalmus schlumbergeri* Sauvage, 1880, an osmerid from the Early Oligocene of the Apt-Céreste-Forcalquier syncline (Vaucluse, Alpes-de-Haute-Provence, France). Our study has shown that this species is directly related to the extant species *Mallotus villosus* (Müller, 1776), which is mainly living in the northern parts of the Atlantic and Pacific oceans and in the glacial Arctic Ocean. Like it, it exhibits a sexual dimorphism concerning the anal fin. Its coexistence with *Dapalis macrurus* (Agassiz, 1836), a species of fossil fishes which is related to the recent chandids of the Indo-Australian area, reinforces the "seasonal equability" theory, according to which the climates were less strictly defined during Eocene and Oligocene times than they are presently.

## KEY WORDS Osmeridae, Enoplophthalmus, Oligocene, Provence, South France, sexual dimorphism,

palaeoclimatological significance.

### INTRODUCTION

Dans sa Notice sur les poissons tertiaires de Céreste (Basses-Alpes), Sauvage (1880) a décrit sous le nom d'Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880 un unique spécimen de poisson téléostéen récolté par deux ingénieurs forestiers, Paul Fliche (1836-1908) et Eugène Goret (1846-1903). Ceux-ci avaient en effet constitué une collection de fossiles comportant environ 120 poissons, provenant principalement de Céreste, pour le pavillon des Forêts de l'Exposition universelle qui s'est tenue à Paris en 1878. Sauvage (1878) avait initialement reconnu dans ce matériel deux espèces de poissons: Prolebias goreti Sauvage, 1878 et *Perca flichei* Sauvage, 1878 (un synonyme postérieur de Dapalis macrurus (Agassiz, 1836)), dont il prépara une diagnose pour le Guide du géologue à l'Exposition universelle de 1878.

L'unique spécimen original d'Enoplophthalmus schlumbergeri avait été communiqué à Sauvage par Charles Schlumberger qui, ingénieur du génie maritime affecté à Nancy, était en contact avec Paul Fliche, lequel enseignait la botanique à l'École nationale des eaux et forêts de Nancy. Sauvage (1880: 440) nous apprend en effet qu'il a été « heureux de pouvoir décrire la collection que M. Schlumberger a bien voulu mettre à notre disposition ». Sauvage, qui considérait ce poisson comme un représentant de la famille des Cobitidae, dont Agassiz (1839) et Winkler (1861) avaient décrit des représentants fossiles dans le Miocène moyen d'Öhningen (Allemagne), tenta de caractériser le genre Enoplophthalmus Sauvage, 1880 par la diagnose suivante:

« Corps allongé; tête petite, une épine bifide appartenant au sous-orbitaire et placée derrière l'œil. Dorsale courte, située en arrière de l'attache des ventrales; anale longue, se prolongeant jusque près de la caudale, qui est tronquée » (Sauvage 1880: 449, 450). Deux de ces caractères sont contestables: l'épine bifide du sousorbitaire, de surcroît placée derrière l'œil, qui résulte de la volonté de considérer ce fossile comme un représentant de la famille des Cobitidae, et la forme tronquée de la caudale alors que celle-ci est nettement fourchue, comme le montre la figure qu'il donne de ce poisson (Sauvage 1880: pl. XII, fig. 3). Quant à la diagnose spécifique de l'espèce *E. schlumbergeri* elle repose principale-

ment sur la composition de la colonne vertébrale (59 vertèbres se décomposant en 35 abdominales et 24 caudales), et celle des nageoires: 12 rayons à la dorsale, 8 gros rayons aux ventrales (pelviennes) et 13 rayons aux pectorales. On mentionnera également l'observation de différences significatives entre le squelette caudal axial de ce poisson et celui d'une loche actuelle, *Nemacheilus barbatula* (Linnaeus, 1758).

Compte tenu de l'imprécision relative de la diagnose proposée par Sauvage (1880) et de l'absence du moindre spécimen dans les collections publiques, l'identité réelle de ce poisson demeurait énigmatique lorsqu'un amateur parisien, M. Michel Delamare, nous fit voir quelques spécimens de sa collection dont la forme allongée du corps et le grand développement de la nageoire anale incitaient à penser qu'il pouvait s'agir de représentants de l'espèce Enoplophthalmus schlumbergeri. Plus encore, M. Michel Delamare nous accompagna sur le terrain pour nous montrer le lieu précis où il avait recueilli les spécimens qu'il nous avait présentés. Il s'agissait d'un petit affleurement entre champ et garrigue, situé sur le territoire de la commune de Saint-Martin-de-Castillon (Vaucluse), près de la ferme de Glorivette, à environ 5 km à l'ouest-sud-ouest de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence) (Fig. 1). C'est au cours des fouilles que nous avons réalisées ensemble en juillet 1977 (Gaudant 1978) qu'avait été découvert dans les couches sus-jacentes le squelette d'un brochet que nous avons décrit sous le nom d'*Esox primaevus* (Gaudant, 1978). Les spécimens d'Enoplophthalmus schlumbergeri ont été récoltés dans un niveau fossilifère d'environ 30 cm d'épaisseur, associés à des représentants de l'espèce Dapalis macrurus (Agassiz, 1836). Ce niveau appartient à la Formation de Campagne-Calavon. Le matériel recueilli au cours de ces fouilles est conservé à Paris, au Muséum national d'Histoire naturelle, sous les numéros MNHN.F.SMC1 à SMC35. Jusqu'à ce jour, il avait seulement donné lieu à une étude préliminaire (Gaudant 1985).

L'âge de ces niveaux peut être estimé en se fondant sur la découverte à environ 2 km au S-SE de Céreste, c'est-à-dire dans une position lithostratigraphique comparable (voir carte, feuille Reillanne, n° 968, de la Carte géologique de France à 1/50000), d'un squelette de Theridomyidae (rongeur) appartenant

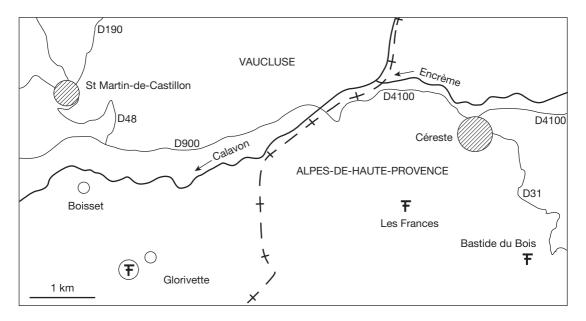


Fig. 1. — Carte des environs de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence, France) montrant la position des principaux gisements oligocènes de poissons fossiles.



Fig. 2. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880, vue générale du spécimen MNHN.F.SMC15 (Don Michel Delamare). Échelle : 5 mm.



Fig. 3. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880, vue générale de l'holotype, spécimen MNHN.F.SMC14 (Don Michel Delamare). Échelle : 5 mm.

à l'espèce *Pseudoltinomys gaillardi* Lavocat, 1951 (Schmidt-Kittler & Storch 1985), dont les auteurs précisent qu'il a été découvert par un collectionneur qui cherchait des insectes fossiles, ce qui permet de rapporter ce fossile au «Calcaire de Campagne-Calavon». Ces auteurs soulignent que cette espèce est également présente dans deux gisements classiques de l'Oligocène basal: Ronzon et Hoogbutsel, ainsi qu'à Aubrelong 1 et dans les Lower Hamstead beds de l'île de Wight. Cela conduit à rapporter le rongeur de Céreste au niveau repère MP 21 et, par analogie de position, les couches qui ont livré les *Enoplophthalmus schlumbergeri* de Glorivette à l'Oligocène basal.

### DESCRIPTION ANATOMIQUE

Enoplophthalmus schlumbergeri est une espèce au corps allongé dont la longueur standard pouvait atteindre environ 70 mm (Figs 2; 3). La hauteur du corps égale généralement environ 12 à 14 % de la longueur standard, bien qu'elle puisse exceptionnellement atteindre jusqu'à 18 % chez certains individus. La nageoire caudale, relativement petite, est fourchue. La nageoire dorsale, qui débute un peu en avant du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux, est opposée aux nageoires pelviennes.

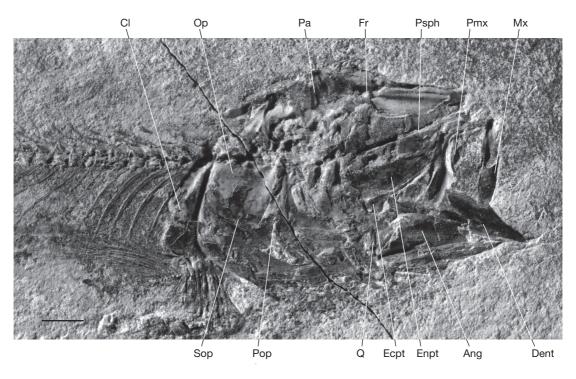


Fig. 4. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880, tête du spécimen MNHN.F.SMC16 (Don Michel Delamare). Abréviations: Ang, angulaire; CI, cleithrum; Dent, dentaire; Ecpt, ectoptérygoïde; Enpt, entoptérygoïde; Fr, frontal; Mx, maxillaire; Op, opercule; Pa, pariétal; Pmx, prémaxillaire, Pop, préopercule; Psph, parasphénoïde; Q, carré; Sop, sousopercule. Échelle: 2 mm.

La nageoire anale, qui est grande, débute peu en avant des <sup>2</sup>/<sub>3</sub> de la longueur du corps. Elle devait être opposée à une nageoire adipeuse qui n'a laissé aucune trace dans le sédiment.

### La tête

La tête (Figs 4; 5) a une forme modérément allongée: sa hauteur n'atteint pas les ¾ de sa longueur. Le toit crânien est principalement constitué par les frontaux, très longs, qui sont traversés longitudinalement par le canal supraorbitaire. Contrairement à la situation connue chez *Mallotus villosus* (Müller, 1776) (Chapman 1941), il n'existe pas de fontanelle entre les frontaux. En arrière prennent place les pariétaux qui sont un peu plus larges que longs et qui sont accolés dans le plan sagittal.

L'orbite est relativement grande: son diamètre horizontal égale environ un tiers de la longueur de la tête. Elle est traversée en son milieu par le parasphénoïde qui s'incline faiblement vers l'arrière. Comme le montre le spécimen MNHN.F.SMC16, l'entoptérygoïde occupe la majeure partie de la région inférieure de l'orbite. Il ne semble pas avoir porté de dents. Les restes du métaptérygoïde, audessous duquel prend place le carré, sont visibles sur le spécimen SMC1.

L'ouverture buccale est relativement grande puisque l'articulation de la mandibule prend approximativement place au-dessous du bord postérieur de l'orbite. La mâchoire supérieure est caractérisée par le grand développement du maxillaire qui est un os allongé dont le bord oral est faiblement arqué et dont l'extrémité antérieure est évidée pour permettre l'articulation du prémaxillaire. Celui-ci est un petit os allongé légèrement renflé à sa partie antérieure, comme le montre le spécimen MNHN.F.SMC18. Un supramaxillaire effilé vers l'avant et à contour postérieur arrondi est visible sur le spécimen SMC1.

La mandibule, dont la longueur égale approximativement la moitié de la longueur de la tête, est

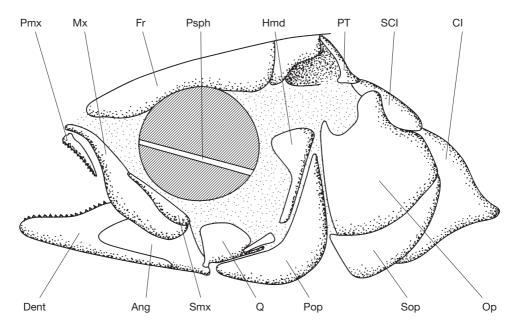


Fig. 5. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880. Reconstitution de la tête. Principalement d'après le spécimen MNHN.F.SMC16. Abréviations : Ang, angulaire ; CI, cleithrum ; Dent, dentaire ; Fr, frontal ; Hmd, hyomandibulaire ; Mx, maxillaire ; Op, opercule ; Pmx, prémaxillaire ; Pop, préopercule ; Psph, parasphénoïde ; PT, posttemporal ; Q, carré ; SCI, supracleithrum ; Smx, supramaxillaire ; Sop, sousopercule.

caractérisée par son dentaire allongé dont la hauteur maximale égale environ un tiers de la longueur. Son bord oral rectiligne s'élève progressivement vers l'arrière à partir de sa région symphysaire relativement basse. Plus en arrière, la hauteur de l'os demeure approximativement constante. L'angulaire est toujours médiocrement conservé.

Il est remarquable que, sur la plupart des individus étudiés, le bord oral du maxillaire, du prémaxillaire et du dentaire ne semble pas porter de dents. Il est à noter qu'un fait similaire a été observé par Hubbs (1925) en période de frai sur les individus mâles d'un Osmeridae actuel: *Thaleichthys pacificus* (Richardson, 1836) Il existe toutefois des dents assez développées, relativement espacées, disposées en une seule rangée sur le bord oral du dentaire du spécimen MNHN.F.SMC3.

En arrière de l'orbite, le spécimen MNHN.F. SMC1 montre la tête articulaire triangulaire de l'hyomandibulaire. Le symplectique est également fossilisé sur ce spécimen. La partie ventrale de l'arc hyoïde est observable sur le spécimen SMC3, sur

lequel on distingue nettement le cératohyal proximal triangulaire et le cératohyal distal aliforme avec le bord ventral duquel s'articulent quelques rayons branchiostèges acinaciformes, tandis que les rayons branchiostèges postérieurs, qui s'articulent avec le cératohyal proximal, sont quelque peu élargis.

Le préopercule possède deux branches approximativement égales qui déterminent entre elles un angle d'environ 100° mesuré au niveau du canal préoperculaire. L'opercule, de forme générale quadrangulaire et dont la hauteur égale approximativement la largeur, a été observé isolé sur la pièce MNHN.F.SMC9D. Son bord dorsal est fortement évidé (Fig. 6). Au-dessous de lui prend place le sousopercule subrectangulaire dont la hauteur est comprise environ deux fois et demie dans la hauteur de l'opercule, comme le montre le spécimen SMC1.

### LE CORPS

La colonne vertébrale comporte 56 à 59 vertèbres qui se décomposent en 31-34 abdominales et 24-28 postabdominales. Les centra abdominaux sont

faiblement allongés. Ceux de la région abdominale portent des neurapophyses dont les composants droit et gauche ne sont pas fusionnés dans le plan sagittal.

On dénombre 27 ou 28 paires de côtes pleurales grêles dont l'extrémité distale des plus longues n'atteint pas le bord ventral de la cavité abdominale. La longueur de celles qui sont situées en arrière des nageoires pelviennes diminue progressivement vers l'arrière.

La nageoire caudale, qui est profondément fourchue, est relativement petite car sa longueur est comprise environ cinq à six fois dans la longueur standard. Elle comporte 19 rayons principaux dont 17 sont à la fois articulés et bifurqués. Dorsalement et ventralement prennent place respectivement 8 ou 9 et une dizaine de rayons marginaux.

Elle est soutenue par un squelette caudal axial composé de quatre éléments (Fig. 7). A l'arrière prend place le centrum uro-terminal (PU1 + U1) qui se prolonge vers l'arrière par un uroneural (Un) très redressé, qui détermine avec l'axe de la colonne vertébrale un angle d'environ 130° Le centrum postérieur supporte six hypuraux, précédés ventralement par le parhypural (PHy), long et étroit. L'hypural inférieur (Hy1), triangulaire, est relativement large. Il est surmonté par le second hypural (Hy2) qui, au contraire, est étroit. Quatre hypuraux (Hy3 à Hy6) contribuent au soutien du lobe dorsal de la nageoire caudale. Leur taille se réduit progressivement vers le haut. Au-dessus de l'extrémité distale de l'uroneural prennent place deux épuraux accolés (Ep). En avant du centrum uro-terminal, trois centra préuraux libres (PU2 à PU4) assurent également le soutien de la nageoire caudale. Leurs neurapophyses (a.n. PU2 à a.n. PU4) sont allongées. Tel est également le cas des hémapophyses portées par les deux centra préuraux libres postérieurs (a.h. PU2 et a.h. PU3).

La nageoire dorsale est insérée un peu en avant du milieu de la longueur du corps: la distance antédorsale égale environ 45,5 % de la longueur standard (spécimen MNHN.F.SMC4D). Composée de 10 à 12 rayons, elle débute par un ou deux courts rayons en arrière desquels prend place un long rayon articulé dont la longueur égale approximativement la hauteur du corps mesurée à son point d'insertion. Postérieurement, on dénombre 8 ou 9 rayons à la

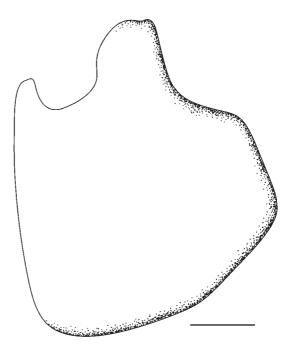


Fig. 6. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880. Vue latérale d'un opercule isolé. Spécimen MNHN.F.SMC9D. Échelle : 1 mm.

fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est constitué de 9 ou 10 ptérygiophores dont l'extrémité proximale n'atteint pas l'extrémité distale des neurapophyses correspondantes. Comme le montre le spécimen MNHN.F.SMC9D, le ptérygiophore antérieur paraît avoir été trifide.

La nageoire adipeuse n'a laissé aucune trace dans le sédiment.

La nageoire anale occupe une position reculée puisque la distance antéanale égale environ 63,5 % de la longueur standard (specimen MNHN.F.SMC4D). Elle débute ainsi nettement en arrière de la verticale passant par la base du dernier rayon de la dorsale. De grande taille, elle comporte 25 à 28 rayons dont la longueur des plus longs n'égale pas la hauteur du corps mesurée au niveau de la base de son premier rayon. Ses deux ou trois premiers rayons, assez courts, sont uniquement articulés alors que les suivants, qui sont au nombre de 23 à 25 sont à la fois articulés et bifurqués.

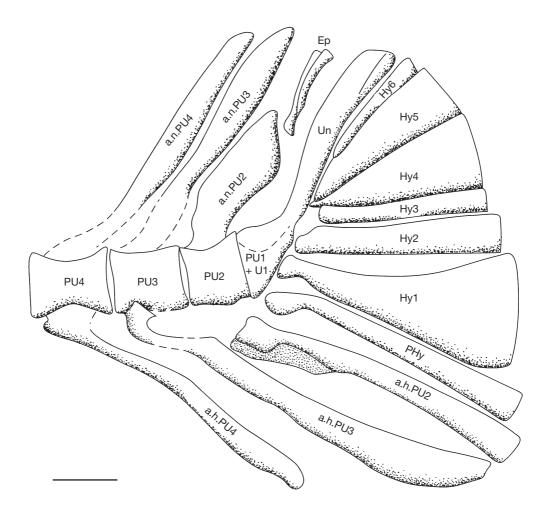


Fig. 7. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880. Squelette caudal axial du spécimen MNHN.F.SMC9D. Abréviations : a.h.PU2, a.h.PU3, a.h.PU4, hémapophyses portées par les trois centra préuraux libres postérieurs ; a.n.PU2, a.n.PU3, a.n.PU4, neurapophyses portées par les trois centra préuraux libres postérieurs ; Ep, épuraux ; Hy1 à Hy6, hypuraux ; PHy, parhypural ; PU1 + U1, centrum uro-terminal ; PU2, PU3, PU4, centra préuraux libres ; Un, uroneural ; Échelle : 1 mm.

L'endosquelette de la nageoire anale est composé de 26 ou 27 ptérygiophores de longueur modérée puisque l'extrémité proximale des premiers d'entre eux, qui sont les plus longs, atteint à peine l'extrémité distale des hémapophyses correspondantes.

En comparant les différents spécimens dont la nageoire anale est bien conservée, il apparaît que certains d'entre eux – comme c'est le cas sur le spécimen MNHN.F.SMC9D – se singularisent à la fois par la plus grande épaisseur de certains de leurs rayons à la fois articulés et bifurqués

(principalement du 3° au 7°) et par la morphologie particulière de leurs ptérygiophores qui sont épaissis et dont l'extrémité proximale est légèrement dilatée. Par analogie avec la situation connue au sein de l'espèce actuelle *Mallotus villosus* (Müller, 1776) (Vladykov 1941; Rosen 1974: fig. 36), on peut en inférer qu'il s'agit d'individus mâles (Fig. 8B). D'autres individus, au contraire, comme le montre le spécimen MNHN.E.SMC17, possèdent une nageoire anale composée de rayons normaux et un endosquelette formé de ptérygio-



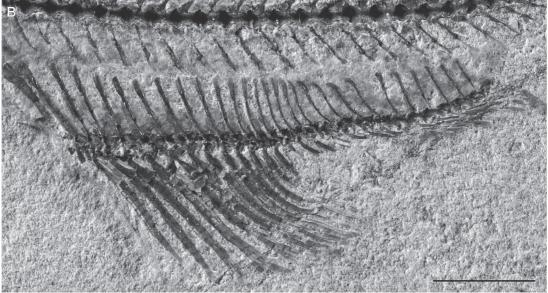


Fig. 8. — Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880. Nageoire anale de deux spécimens montrant le dimorphisme sexuel affectant cette espèce: A, individu femelle, spécimen MNHN.F.SMC17; B, individu mâle montrant l'épaississement de certains rayons, spécimen MNHN.F.SMC9D. Échelles: 5 mm.

phores grêles. Il s'agit très vraisemblablement d'individus femelles (Fig. 8A).

Les nageoires pectorales sont de taille modérée: comme le montre le spécimen MNHN.F.SMC16, l'extrémité distale de leurs plus longs rayons n'atteint pas la moitié de la distance séparant leur base de celle des pelviennes. Elles comportent 11 à 14 rayons dont le plus long est seulement articulé, contrairement aux autres qui sont à la fois articulés et bifurqués.

Les nageoires pelviennes, qui sont un peu plus courtes que les pectorales, sont insérées légèrement en arrière de la verticale passant par l'origine de la dorsale. Elle est formée de 8 ou 9 rayons dont l'un est uniquement articulé alors que les autres sont à la fois articulés et bifurqués. Elles sont soutenues par des os pelviens dont la taille et la robustesse semble avoir varié d'un individu à l'autre, comme le montre par exemple une comparaison des os pelviens des spécimens MNHN.F.SMC15 (Fig. 2) et SMC14 (Fig. 3).

Le corps semble avoir été couvert de petites écailles cycloïdes dont l'empreinte est rarement fossilisée.

### Diagnose

À l'issue de la description anatomique du matériel d'*Enoplophthalmus schlumbergeri* recueilli sur le site de Glorivette, il est possible de caractériser cette espèce par la diagnose suivante:

« Osmeridae au corps effilé dont la hauteur maximale est comprise de 5,5 à 8 fois dans la longueur standard. Colonne vertébrale composée de 56-59 vertèbres dont 31-34 abdominales et 23-27 postabdominales. Nageoire caudale profondément fourchue, composée de 19 rayons principaux, dont 17 bifurqués, auxquels s'ajoutent, dorsalement et ventralement, une douzaine de rayons marginaux. Squelette caudal composé de quatre vertèbres dont trois vertèbres préurales libres. Centrum terminal supportant six hypuraux; présence de deux épuraux. Nageoire dorsale composée de 10 à 12 rayons, dont 8-9 bifurqués, insérée un peu en avant du milieu du corps. Endosquelette comportant 9-10 ptérygiophores. Nageoire anale grande, occupant une position reculée; 26 à 28 rayons dont 23-25 bifurqués. Endosquelette formé de 26-27 ptérygiophores. Dimorphisme sexuel affectant l'endosquelette de la nageoire anale. Nageoires pectorales relativement

petites; 11 à 14 rayons. Nageoires pelviennes insérées peu en avant de la dorsale; 8-9 rayons. Corps couvert de petites écailles cycloïdes.»

### NÉOTYPE

L'holotype de l'espèce *Enoplophthalmus schlumbergeri* n'ayant pu être retrouvé, il a été nécessaire de désigner comme néotype le spécimen MNHN.F.SMC14 (Fig. 3).

### RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Enoplophthalmus schlumbergeri étant l'espèce-type du genre Enoplophthalmus, c'est par rapport à elle qu'ont été définies les autres espèces de ce genre connues dans l'Oligo-Miocène d'Europe occidentale. L'espèce Enoplophthalmus alsaticus Gaudant, 1984, de l'Oligocène basal d'Altkirch (Haut-Rhin) en diffère principalement par sa colonne vertébrale plus courte, qui ne comporte que 50 à 52 vertèbres et par sa nageoire anale moins grande, composée de 22 ou 23 rayons soutenus par une vingtaine de ptérygiophores (Gaudant & Burkhardt 1984). Les squelettes porteurs d'otolithes d'Enoplophthalmus robustus (Weiler, 1963) découverts dans les Couches à Hydrobies inférieures [Untere Hydrobien Schichten], d'âge miocène inférieur du bassin de Mayence, possèdent également une colonne vertébrale comportant 50 à 52 (54 ?) vertèbres et une nageoire anale relativement petite qui comportait seulement 17 (?) à 20 rayons soutenus par 17-18 ptérygiophores (Gaudant & Reichenbacher 1998). Enfin, les Osmeridae de l'Oligocène terminal de Rott (Allemagne) décrits initialement comme Osmerus solitarius Troschel, 1854 se distinguent par une colonne vertébrale composée de 53-54 vertèbres et par une nageoire anale qui ne devait pas comporter plus d'une vingtaine de rayons (Gaudant 2002).

## POSITION SYSTÉMATIQUE

L'état de conservation des spécimens d'*Enoploph-thalmus schlumbergeri* découverts dans les couches calcaires oligocènes affleurant près de la ferme de Glorivette n'a permis d'observer qu'une faible partie

des caractères permettant d'en faire des représentants de la famille des Osmeridae. On peut toutefois noter que la forme élancée de leur corps, le nombre de leurs vertèbres qui est supérieur à 50, et l'absence d'orbitosphénoïde et d'os intermusculaires, permettent de s'assurer de cette attribution. La famille des Osmeridae étant divisée en deux sous-familles: les Osmerinae et les Hypomesinae, c'est à cette dernière, telle qu'elle est définie par McAllister (1963), qu'il convient de rapporter *Eno*plophthalmus schlumbergeri. En effet, cette espèce possède des frontaux relativement étroits, dépourvus d'expansion latérale, un dentaire dont le bord oral s'élève assez sensiblement vers l'arrière, un posttemporal dont la branche supérieure est bien développée, contrairement à la branche inférieure qui est réduite, et une nageoire anale longue comportant plus de 25 rayons. Plus particulièrement, parmi les Hypomesinae, c'est de l'espèce actuelle Mallotus villosus Müller, 1776 que l'espèce fossile de Provence doit être rapprochée car elle est, comme celle-ci, affectée d'un dimorphisme sexuel affectant les rayons de la nageoire anale (Gaudant 1985). Cette opinion est partagée par Wilson & Williams (1991, 2010) qui considèrent que les genres actuels Hypomesus Gill, 1863 et Mallotus Cuvier, 1829 sont « des genres relativement primitifs » au sein de la famille des Osmeridae.

## SIGNIFICATION PALÉOÉCOLOGIQUE

La découverte dans la Formation de Campagne-Calavon, d'âge oligocène basal des environs de Céreste, d'un gisement de poissons fossiles renfermant un nombre relativement important d'Enoplophthalmus schlumbergeri mérite qu'on s'y attarde. En effet, la collection constitué par Fliche et Goret, qui comptait environ 120 spécimens, était constituée principalement de Dapalis macrurus (Agassiz, 1836) et d'un nombre plus faible de Prolebias goreti Sauvage, 1878. Elle ne semble avoir renfermé qu'un seul représentant juvénile d'Enoplophthalmus schlumbergeri Sauvage, 1880. Or, le site étudié dans le présent article, dont la superficie est seulement de quelques mètres carrés, nous en a livré une trentaine de

spécimens, associés à quelques *Dapalis macrurus*. De plus, cette population est composée à la fois de femelles et de mâles comme le révèle la morphologie particulière de quelques rayons élargis de l'anale de certains spécimens. On peut donc raisonnablement penser que le gisement proche de la ferme de Glorivette correspondait à une frayère car, selon Prokhorov (1965), qui a étudié l'espèce actuelle *Mallotus villosus* (Müller, 1776), la différenciation morphologique des rayons de la nageoire anale, propre aux individus mâles, disparaît après la période de frai.

En dépit de ses ressemblances morphologiques avec l'espèce actuelle *Mallotus villosus*, qui est une espèce marine euryhaline car, au Canada, en période de frai, on la trouve dans la partie inférieure du cours du Saint-Laurent, *Enoplophthalmus schlumbergeri* était une espèce lacustre, comme l'indiquent son association avec *Dapalis macrurus* dans les mêmes niveaux, ainsi que la découverte d'un brochet, *Esox primaevus* Gaudant, 1978 dans les couches directement superposées à celles qui ont livré les Osmeridae fossiles.

Il est intéressant de noter que la présence d'un Osmeridae dans l'Oligocène inférieur de Provence pose un problème d'interprétation paléoclimatologique. En effet, la répartition des Osmeridae actuels est limitée aux régions septentrionales des océans Atlantique et Pacifique et à l'océan Glacial arctique, c'est-à-dire à des régions dont les températures moyennes de janvier sont inférieures à 0°C, si l'on prend comme référence l'espèce actuelle avec laquelle Enoplophthalmus schlumbergeri présente les affinités les plus étroites : Mallotus villosus, qui vit exclusivement au Nord du 40<sup>e</sup> parallèle (Klyukanov 1970). Or, comme nous l'avons signalé, à Glorivette, l'espèce Enoplophthalmus schlumbergeri est associée à Dapalis macrurus, un représentant de la famille des Chandidae (ou Ambassidae), dont l'aire de répartition actuelle inclut principalement la péninsule indienne (Pakistan, Inde, Bangladesh, Myanmar [Birmanie], Sri Lanka), l'Indonésie, la Nouvelle-Guinée et l'Australie. Toutes ces régions sont caractérisées par des climats de type tropical ou équatorial dans lesquels la température moyenne de janvier est égale ou supérieure à 15°C. Leur

coexistence dans les mêmes couches prouve donc que la répartition de ces poissons en fonction du climat s'est sensiblement modifiée au cours du temps entre l'Oligocène inférieur et l'Actuel.

On est donc en présence d'un nouvel exemple de ce que l'on peut qualifier de « dilemme de Wheeler», par référence aux hypothèses alternatives formulées par cet auteur pour expliquer la coexistence, dans l'ambre fossile de la Baltique, de fourmis de climats tempérés avec des espèces thermophiles. Wheeler (1914) supposait alors que cette coexistence pouvait s'expliquer par le mélange d'espèces ayant vécu durant deux épisodes climatiques successifs, l'un froid et l'autre chaud. Un demi-siècle plus tôt, Heer (1860: trad. fr. 1861), qui avait déjà envisagé cette hypothèse, avait également supposé « qu'un fleuve descendu de la Suède actuelle se jetait près de Dantzig dans la mer tertiaire» et que « ce fleuve pouvait facilement amener de l'ambre à l'état de résine de lieux éloignés et des montagnes de la Suède, de sorte que les restes organisés contenus dans l'ambre ont pu provenir d'une aire étendue, des lieux bas comme des contrées montueuses ».

Plus près de nous, Daley (1972: 182) proposa d'expliquer le mélange d'espèces végétales tempérées et thermophiles observé dans la flore de l'Éocène supérieur du Sud de l'Angleterre en admettant qu'il devait exister à cette époque une plus grande uniformité de température à l'échelle mondiale et que « la variation saisonnière était probablement moins marquée qu'elle l'est actuellement à des latitudes semblables ».

C'est donc la notion d'« équabilité saisonnière », dont l'importance a été soulignée récemment par Archibald & Farrell (2003), qui paraît la plus susceptible de rendre compte de la coexistence improbable, dans les eaux du lac oligocène de Céreste, de deux espèces de poissons dont les plus proches parents actuels vivent dans des zones climatiques très éloignées. Cette notion repose sur l'hypothèse selon laquelle le facteur qui détermine la répartition des organismes n'est pas la température moyenne annuelle mais la température moyenne du mois le plus froid, ce qui conduit à supposer que celle-ci était alors sensiblement supérieure à ce qu'elle est aujourd'hui dans les océans Atlantique et Pacifique

au Nord du 40° parallèle, au point d'être compatible avec les conditions de vie de l'espèce *Dapalis macrurus* dont les proches parents actuels vivent sous des climats tropicaux ou équatoriaux.

### Remerciements

L'auteur adresse ses très vifs remerciements à M. Michel Delamare grâce à qui il lui a été possible de réaliser la présente étude. En effet, alors qu'il n'existait aucun spécimen d'*Enoplophthalmus schlumbergeri* conservé dans les collections publiques, Michel Delamare lui a communiqué plusieurs spécimens récoltés par ses soins, avant de le conduire sur le site de Glorivette et d'y participer à des fouilles au cours desquelles fut également découvert un squelette d'*Esox primaevus*. Les deux rapporteurs, Bettina Reichenbacher et Giorgio Carnevale, ont également fait bénéficier l'auteur de leurs remarques judicieuses.

L'illustration a été préparée par M. Joël Dyon.

### RÉFÉRENCES

AGASSIZ L. 1838-1844. — Recherches sur les poissons fossiles. Petitpierre, Neuchâtel, T. 5 (2), 160 p.

ARCHIBALD B. & FARRELL B. D. 2003. — Wheeler's dilemna. Acta zoologica cracoviensis 46 (suppl.- Fossil Insects): 17-23.

CHAPMAN W.M. 1941. — The osteology and relationships of the Osmerid fishes. *Journal of Morphology* 69: 279-301.

DALEY B. 1972. — Some problems concerning the Early Tertiary climate of southern Britain. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology* 11: 177-190.

GAUDANT J. 1978. — Découverte du plus ancien représentant connu du genre Esox L. (Poisson téléostéen, Esocoidei) dans le Stampien moyen du bassin d'Apt (Vaucluse). Géologie méditerranéenne 5: 257-268.

GAUDANT J. 1985. — Mise en évidence d'Osmeridae (Poissons téléostéens, Salmoniformes) dans l'Oligocène lacustre d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 300 (II): 79-82.

GAUDANT J. 2002. — Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune des lignites feuilletés oligocènes de Rott, Orsberg et Stösschen am Minderberg (Siebengebirge, Allemagne). *Palaeontographica* (A) 265: 121-177.

GAUDANT J. & BURKHARDT T. 1984. — Sur la découverte de poissons fossiles dans les marnes grises rayées de la zone fossilifère (Oligocène basal) d'Altkirch (Haut-Rhin). Sciences géologiques, Bulletin 37 (2): 153-171.

- GAUDANT J. & REICHENBACHER B. 1998. Skelette der Gattung Enoplophthalmus Sauvage 1880 (Teleostei, Osmeridae) mit Otolithen in situ aus dem Unter-Miozän des Mainzer Beckens. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 210: 237-266.
- HEER O. 1860. Untersuchungen über das Klima und die Vegetationsverhälnisse des Tertiärlandes. Trad. fr. 1861: Recherches sur le climat et la végétation du pays tertiaire. Jean Wurster & Cie, Winterthur, Paris, 220 + XIX p.
- HUBBS C. L. 1925. A revision of the osmerid fishes of the North Pacific. *Proceedings of Biological Society of Washington* 38: 49-56.
- KLYUKANOV V. A. 1970. Classification of smelts (Osmeridae) as related to the peculiarities of the skeletal structure of the genus Thaleichthys (en russe). Zoologicheskii Zhurnal 49 (3): 399-417.
- KLYUKANOV V. A. 1977. The origin, dispersal and evolution of smelts (Osmeridae), in SKARLATO O. A. (ed.), Principles of the classification and phylogeny of Salmonoids (en russe). Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences: 13-27.
- MCALLISTER D. E. 1963. A revision of the smelt family, Osmeridae. *National Museum of Canada, Bulletin*, 191, Biological Series n° 71: 1-53.
- PROKHOROV V.S. 1965. Ecology of the Barents sea capelin *Mallotus villosus villosus* (Müller) and prospects for its commercial utilization (in russian). *Trudy PINRO* 19: 1-70; *Fisheries Research Board of Canada Translations Series*, n° 813, 131 p.
- ROSEN D. E. 1974. Phylogeny and Zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias* salamandroides. Bulletin of the American Museum of Natural History 153 (2): 265-326.
- SAUVAGE H. E. 1878. Guide du Géologue à l'Exposition universelle de 1878 et dans les collections publiques et

- privées de Paris. Bureau de la Société géologique de France, Paris, 154 p. (cf. Pavillon des Forêts, p. 34, 35).
- SAUVAGE H. E. 1880. Notice sur les poissons tertiaires de Céreste (Basses-Alpes). Bulletin de la Société géologique de France (3) 8: 439-451.
- Schmidt-Kittler N. & Storch G. 1985. Ein vollständiges Theridomyiden-Skelett (Mammalia: Rodentia) mit Rennmaus-Anpassungen aus dem Oligozän von Céreste, S-Frankreich. Senckenbergiana lethaea 66 (1/2): 89-109.
- Troschel F. G. 1854. (Sans titre). Sitzungsberichte der niederrheinische Gesellschaft für Natur und Heilkunde 1854: xxiv.
- VLADYKOV V. D. 1941. The structure of the anal fin of the caplin *Mallotus*, Osmeridae. *Le Naturaliste canadien* 68: 193-207.
- Wheeler W. M. 1914 The ants of the Baltic amber. Schriften der königlichen physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg 55: 1-42
- WILSON M. V. H. & WILLIAMS R. R. G. 1991. New Paleocene genus and species of smelt (Teleostei: Osmeridae) from freshwater deposits of the Paskapoo formation, Alberta, Canada, and comments on osmerid phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11 (4): 434-451.
- WILSON M. V. H. & WILLIAMS R. R. G. 2010. Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies, in Nelson J. S., Schultze H.-P., & Wilson M. V. H. (eds), Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 379-409.
- WINKLER T. C. 1861. Description de quelques nouvelles espèces de Poissons fossiles des calcaires d'eau douce d'Œningen. *Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen*, (2) 14: 1-64.

Soumis le 9 janvier 2012; accepté le 18 juillet 2012; publié le 28 juin 2013.