

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

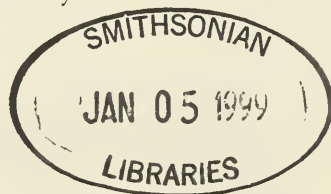
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 257	51 p., 10 pl., 24 fig.	Stuttgart, 30. 12. 1997
----------------------------	--------	---------	------------------------	-------------------------

L'ichthyofaune pliocène de Willershausen am Harz
(Basse Saxe, Allemagne) – un réexamen

The Pliocene fish fauna of Willershausen am Harz
(Lower Saxony, Germany) – a restudy

Par Jean Gaudant, Paris

Avec 10 planches et 24 figures



Abstract

The revision of the Pliocene fish fauna from Willershausen am Harz (Lower Saxony, Germany) revealed for the first time in this locality the remains of a pike: *Esox* cf. *lucius* L. and the occurrence of a crucian carp: *Carassius* cf. *carassius* (L.). A new species of tench having a furcated caudal fin is described: *Tinca pliocaenica* n. sp. As well, the perches from Willershausen are slightly different from the Recent species *Perca fluviatilis* L. They are described as *Perca fossilis* n. sp. Additionally, the cyprinids described by WEILER as *Aspius* aff. *gracilis* AGASSIZ are referred to the Recent species *Scardinius erythrophthalmus* (L.), whereas the occurrence of *Rutilus rutilus* (L.), or of a directly related species, is confirmed. Finally, the Silurid skeleton initially described as *Pliosilurus primus* WEILER is referred to the Recent genus *Silurus* L.

This freshwater fish fauna characterizes a typically lacustrine environment without any brackish influence. From a palaeoclimatological point of view, it is indicative of conditions rather similar to the Recent climate of Central Europe. However, this interpretation does not take into account the occurrence of thermophilous elements, both in the flora and in the fauna (Insects, Urodels and Chelonians).

Résumé

La révision de l'ichthyofaune pliocène de Willershausen am Harz (Basse Saxe, Allemagne) a permis d'y signaler pour la première fois les restes d'un brochet: *Esox* cf. *lucius* L. et la présence d'un carassin: *Carassius* cf. *carassius* (L.). Une nouvelle espèce de tanche est décrite: *Tinca pliocaenica* n. sp. De même, les perches de Willershausen diffèrent légèrement de l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. Elles sont décrites comme *Perca fossilis* n. sp. En outre, les Cypri-nidae décrits par WEILER comme *Aspius* aff. *gracilis* AGASSIZ appartiennent réellement à l'espèce actuelle *Scardinius erythrophthalmus* (L.), tandis que la présence de *Rutilus rutilus* (L.) ou d'une espèce très proche est confirmée. Enfin, le squelette décrit initialement comme *Pliosilurus primus* WEILER est rapportée au genre actuel *Silurus* L.

Cette ichthyofaune dulcaquicole caractérise un environnement typiquement lacustre, dénué d'influences saumâtres. D'un point de vue paléoclimatique, l'association étudiée indique

des conditions pratiquement semblables au climat actuel de l'Europe centrale. Cette interprétation ne tient cependant pas compte de la présence d'éléments thermophiles à la fois dans la flore et dans la faune (Insectes, Urodèles et Chéloniens).

Zusammenfassung

Die Revision der pliozänen Fischfauna von Willershausen am Harz (Niedersachsen) führt zum Erstnachweis eines Hechtes: *Esox* cf. *lucius* L. und einer Karausche: *Carassius* cf. *carassius* (L.). Eine neue Schleienart mit gegabelter Schwanzflosse wird beschrieben: *Tinca pliocaenica* n. sp. Außerdem zeigt sich, daß sich die Barsche von Willershausen etwas von der rezenten Art *Perca fluviatilis* L. unterscheiden. Sie werden als *P. fossilis* n. sp. beschrieben. Ferner werden die Cypriniden, die WEILER als *Aspius* aff. *gracilis* AGASSIZ bestimmt hat, zur rezenten Art *Scardinius erythrophthalmus* (L.) gestellt, während das Vorkommen von *Rutilus rutilus* (L.) oder einer sehr nahe verwandten Art bestätigt werden kann. Schließlich wird das Welsskelett, das Weiler als *Pliosilurus primus* WEILER beschrieben hat, zur rezenten Gattung *Silurus* L. gestellt.

Diese Süßwasser-Fischfauna kennzeichnet ein typisches lacustrisches Milieu ohne jeden brackischen Einfluß. Paläoklimatologisch weist die Fauna auf ein Klima hin, das dem heutigen in Zentraleuropa sehr ähnlich war. Diese Interpretation berücksichtigt jedoch nicht das Vorkommen von wärmeliebenden Elementen in Flora und Fauna (Insekten, Urodelen und Schildkröten).

1. Introduction

Le gisement fossilifère pliocène de Willershausen am Harz est situé sur le flanc occidental du Harz, à une trentaine de kilomètres au Nord-Nord-Est de Göttingen (Fig. 1), à l'extrémité méridionale du petit bassin pliocène d'Oldenrode-Düderode-Willershausen, principalement encadré par des affleurements triasiques (VINKEN, 1967). Dans ce bassin, deux sondages (W1/54 et W2/54), implantés à environ un kilomètre au Nord de Willershausen, ont recoupé respectivement 46,85 et 91,50 m de sédiments pliocènes reposant sur le Lias (FINKENWIRTH, 1964). D'après VINKEN (1967), la partie inférieure de la carrière de Willershausen entaille à la base 12 mètres d'argile de couleur alternativement vert clair, gris-rougeâtre et jaune. Au-dessus, prennent place en discordance (10–15°) environ 24 mètres d'argile gris-bleu, plus rarement verdâtre, en partie bitumineuse, finement litée, contenant des nodules de calcaire marneux finement lité, fossilifère. Plus haut s'observent encore 1,80 mètre d'argile vert-jaune clair et 4 mètres de sable fin gris-jaune, surmontés de dépôts récents: lentilles de graviers, produits de solifluxion et loess décalcifié («Lösslehm»). Dans ce petit bassin dont le diamètre devait mesurer environ 200 mètres, MEISCHNER & PAUL (1977) ont mis en évidence l'existence d'une zonation concentrique de nature écologique entre sables littoraux («Ufersand») à la périphérie, argile claire et argile sombre, celle-ci étant interprétée comme un sédiment qui se serait accumulé dans l'hypolimnion stagnant anoxique du fond. Ces auteurs ont remarqué en outre que ces trois faciès sont recoupés par un banc carbonaté (appelé «Mergelbank» par WEGELE, 1914), finement lité (les lamines alternativement claires et sombres ont généralement une épaisseur de 1 à 2 millimètres), très fossilifère, épais d'une cinquantaine de centimètres et qui, de calcitique à la périphérie du bassin, devient dolomitique au centre de celui-ci. L'abondance des fossiles (principalement flore foliaire, insectes, poissons et grenouilles) est maximale au centre du bassin, alors qu'à la périphérie de celui-ci, ce banc renferme surtout des Gastéropodes et quelques Crustacés (*Astacus*). Il est à noter que d'autres Vertébrés inférieurs ont été découverts dans ce



Fig. 1. Localisation du gisement fossilifère de Willershausen.

même niveau: *Rana trausi* ŠPINAR (ŠPINAR, 1980), *Andrias scheuchzeri* (HOLL) (WESTPHAL, 1967) et *Chelydropsis trausi* (SCHMIDT) (SCHMIDT, 1966).

L'âge des sédiments fossilifères de Willershausen am Harz a été précisé grâce à la découverte de Mammifères dans ce gisement. Parmi ceux-ci, il faut citer la présence d'un Proboscidiien, *Anancus* (= *Mastodon*) *arvernensis* (CROIZET & JOBERT), signalée par WEGELE (1914) et KLÄHN (1932) dans des sables argileux («toniger Sand»). Or, d'après MEIN (1990), cette espèce caractérise les biozones mammaliennes MN 15 et MN 16.

De plus, le banc carbonaté fossilifère a livré quelques squelettes de Muridae fossilisés avec leur pelage qui ont été rapportés par RIETSCHER & STORCH (1974) à l'espèce *Apodemus atavus* HELLER. Cette espèce n'était précédemment connue que dans le gisement pliocène de Gundersheim. Elle a été retrouvée récemment dans le nouveau gisement de Gundersheim-4 (Findling) que FEJFAR & STORCH (1990) attribuent à la biozone mammalienne MN 15.

Les autres restes de Mammifères découverts à Willershausen am Harz se limitent à un membre postérieur de Cervidae: *Cervus* aff. *sedgwicki* FALCONER (KLÄHN, 1932) et à une dent de Tapir (SCHMIDT, 1949). Ils n'apportent donc aucune information utilisable d'un point de vue stratigraphique.

En conséquence, en se fondant sur la présence à Willershausen am Harz d'*Anancus arvernensis* (CROIZET & JOBERT) et de *Parapodemus atavus* (HELLER), il est possible de rapporter ce gisement à la biozone mammalienne MN 15, c'est-à-dire au Ruscinien supérieur.

L'ichthyofaune fossile de Willershausen fut initialement examinée par WEGELE (1914) qui en dressa la première liste faunique composée des cinq espèces suivantes: *Perca fluviatilis* L. *fossilis* nov. var., *Tinca furcata* AGASSIZ, *Leuciscus rutilus* (L.) *fossilis* nov. var., *Leuciscus pusillus* AGASSIZ et *Gobio analis* AGASSIZ. Bien qu'elle ait été ensuite décrite par WEILER (1933, 1956), elle nécessitait un réexamen en raison de la récolte de nouveaux matériaux qui ont enrichi récemment les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen (IMGPGö; principalement collections H. SCHMIDT et A. STRAUS), du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart (SMNS; collections R. MUNDLOS et E. EDINGER) et du Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld (collections A. RIECHERS et FUHRMANN). Cela a permis de préciser la liste faunique de ce gisement que nous avions précédemment complétée à l'issue d'une étude préliminaire des matériaux récoltés postérieurement à la publication des travaux de WEILER (GAUDANT, 1987). Toutefois, en raison du manque de finesse du sédiment fossilifère, notre connaissance anatomique des espèces identifiées à Willershausen demeure encore très incomplète.

2. Etude anatomique et taxonomique

Famille Esocidae CUVIER

Genre *Esox* L.

Esox cf. *lucius* L.

Pl. 1

La présence d'un brochet dans le Pliocène de Willershausen am Harz a été mise en évidence grâce à un toit crânien isolé fossilisé dans un échantillon silteux de couleur grisâtre qui, d'après D. MEISCHNER (communication orale), provient de l'argile claire («heller Ton»). Ce spécimen, récolté par A. STRAUS, est conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen, sous le numéro de catalogue IMGPGö. 52-12421.

Ce toit crânien provient d'un individu d'assez grande taille puisque la longueur de la partie conservée des frontaux mesure approximativement 85 mm, ce qui devait correspondre à une longueur standard proche de 400 mm. Les frontaux, très allongés, sont caractérisés par le développement de leur région préorbitaire qui est étroite par rapport à la région postorbitaire puisque le rapport entre les largeurs de ces deux régions est inférieur à 20 %. Si l'on compare les proportions des frontaux de Willershausen à ceux d'un brochet européen actuel (*E. lucius* L.) de taille comparable, on constate que, chez ce dernier, la largeur maximale de l'ensemble des deux frontaux égale 31,4 % de la distance séparant l'avant du rostral du bord postérieur des frontaux. Le rostral et les préfrontaux n'étant pas conservés sur le toit crânien de Willershausen, on peut observer que la largeur maximale de l'ensemble des deux frontaux égale 30,6 % de leur longueur conservée, ce qui laisse présumer que, sur cette pièce, le rapport entre la largeur maximale de l'ensemble des deux frontaux et la distance séparant l'avant du rostral du bord postérieur des frontaux devait être inférieur à 30 %. Cela suffit à distinguer le brochet pliocène de Willershausen de l'espèce miocène *E. lepidotus* AGASSIZ car nous avons pu constater que ce rapport est

voisin de 36 % sur le spécimen d'Öhningen inventorié B.M.(N.H.) P. 42775, conservé à Londres, au Département de Paléontologie du Natural History Museum.

Un hyomandibulaire isolé est observable en arrière du toit crânien sur la pièce de Willershausen. Il est caractérisé par sa tête articulaire triangulaire, le grand développement de son processus opercularis et la forme de sa branche ascendante qui s'élargit très fortement vers le bas. Il semble avoir été en tous points semblable à l'hyomandibulaire de l'espèce européenne actuelle *E. lucius* L.

Rapports et différences.— Nous avons montré précédemment que le toit crânien de brochet découvert à Willershausen ne semble pas avoir différé de manière significative de l'espèce européenne actuelle *E. lucius* L. C'est pourquoi, faute d'avoir pu observer un nombre suffisant de caractères sur le fossile de Willershausen, il nous paraît préférable de le désigner comme *E. cf. lucius* L., ainsi que nous l'avons fait précédemment (GAUDANT, 1987).

On notera par ailleurs qu'un toit crânien de brochet caractérisé par sa forme allongée a également été découvert dans le Tiglien stratotypique de Tegelen (Pays-Bas), attribué à la biozone mammalienne MN 17 (GAUDANT, 1979). Des restes fragmentaires (dentaire, dents et vertèbres isolées) ont également été décrits par WEILER (1965) dans l'argile interglaciaire de Bilshausen qui serait plus ancienne que la glaciation d'Elster (=Mindel).

Famille Cyprinidae BONAPARTE

Genre *Carassius* NILSSON

Carassius cf. carassius L.

Fig. 2-3 ; Pl. 2

La présence du genre *Carassius* NILSSON dans le Pliocène supérieur de Willershausen est indiquée par deux petits spécimens dont un seul est entier. Ce dernier qui porte le numéro 592 fait partie de la collection Riechers (Clausthal-Zellerfeld). Comme indiqué sur l'étiquette manuscrite qui l'accompagne, ce fossile a été examiné le 28 décembre 1964 par W. WEILER qui l'a identifié comme *Carassius* sp. Le second fossile, dont la région caudale manque est conservé à Göttingen (IMGPGö 52-23 648).

Ces deux représentants du genre *Carassius* NILSSON sont des alevins: la longueur standard estimée du plus grand n'excède pas 27 mm. Tous deux possèdent un corps trapu dont la hauteur maximale est comprise environ trois fois dans la longueur standard. La tête, massive, constitue environ le tiers de la longueur standard. Il en est de même pour la nageoire caudale.

Les mensurations du spécimen de la collection Riechers s'établissent comme suit:

Longueur totale	28	mm
Longueur standard	21	mm
Hauteur maximale du corps	8	mm
Longueur de la tête	7	mm
Distance antédorsale	10,5	mm
Distance antéanale	15,5	mm
Distance antépectorale	7	mm
Distance antépelvienne	10,5	mm
Longueur de la dorsale	3,5	mm
Longueur de l'anale	3,5	mm
Longueur des pectorales	—	
Longueur des pelviennes	3,5	mm

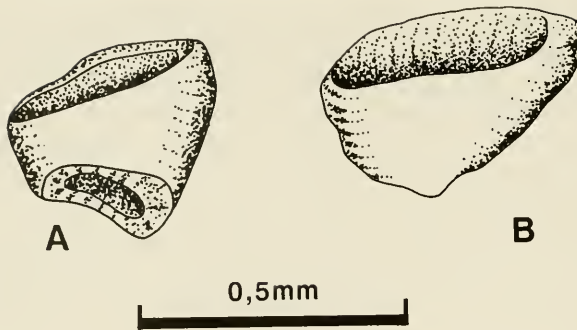


Fig. 2. *Carassius* cf. *carassius* (L.). Dents pharyngiennes prélevées sur le spécimen n°592 de la collection Riechers (Clausthal-Zellerfeld).

Longueur basale de la dorsale	6,5 mm
Longueur basale de l'anale	2 mm
Longueur du pédicule caudal	2 mm
Hauteur du pédicule caudal	2,5 mm

La tête. — Relativement trapue, elle est presque aussi haute que longue. L'orbite est assez grande: son diamètre horizontal égale approximativement le tiers de la longueur de la tête. Elle est traversée par le parasphénoïde un peu au-dessous de son milieu. La cavité buccale, oblique, est relativement courte: l'articulation de la mandibule avec le crâne prend place très peu en arrière de la verticale passant par le bord antérieur de l'orbite. De ce fait, le préopercule possède une branche horizontale relativement longue. L'opercule paraît être au contraire étroit puisque sa largeur égale seulement le quart de la longueur de la tête.

Deux dents pharyngiennes ont été prélevées sur le spécimen n° 592 provenant de la collection Riechers. On y reconnaît (Fig. 2A; Pl. 2, fig. 3) une avant-dernière dent gauche (notée 2 par RUTTE, 1962) dont la couronne, plus compacte, porte dorsalement une arée masticatrice («Kaufläche») relativement large en forme de gouttière. Une petite éminence conique située près de l'extrémité latérale de l'arée masticatrice est interprétée comme un crochet résiduel. Nous avons pu observer également une dent postérieure gauche, notée 1 dans le système proposé par RUTTE (1962). C'est une dent à couronne très aplatie, de forme triangulaire, fortement étirée latéralement, qui porte sur sa face postérieure une arée masticatrice faiblement évidée au-dessous de son arête supérieure (Fig. 2B; Pl. 2, fig. 4).

Le corps. — La colonne vertébrale paraît avoir été composée de 27 ou 28 vertèbres libres auxquelles il faut ajouter les quatre vertèbres antérieures modifiées pour constituer l'appareil de Weber. En arrière de celui-ci on dénombre en effet 15 ou 16 vertèbres abdominales libres et 12 vertèbres postabdominales. Les centra vertébraux, relativement trapus, portent des neurapophyses et des hémaphyses bien développées, notamment en ce qui concerne les quatre neurapophyses situées en avant de la nageoire dorsale puisque leur extrémité atteint presque le bord dorsal de l'animal. Dans la région postabdominale, le développement des apophyses vertébrales est relativement moins important puisque l'extrémité distale des neurapophyses se situe pratiquement aux 2/3 de la distance séparant les bords supérieur et inférieur des centra vertébraux, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal.

Les côtes pleurales, au nombre de 14 ou 15 paires, sont longues et robustes puisque, à l'exception des dernières paires qui sont plus courtes, leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale.

Il n'a été possible d'observer ni epineuralia ni epipleuralia. Cela s'explique probablement par leur faible degré d'ossification dû au caractère juvénile des spécimens étudiés.

La nageoire caudale est assez faiblement échancrée à son extrémité distale car la longueur de ses lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de celle du plus long lépidotriche du lobe dorsal. Elle se compose de 19 lépidotriches principaux, dont 17 bifurqués. En avant des rayons principaux prennent place, dorsalement et ventralement, environ six rayons marginaux courts.

Le squelette caudal axial est formé de trois composants dont les apophyses neurales et hémiales sont allongées ou plus ou moins modifiées pour soutenir la nageoire caudale. Postérieurement, on distingue le complexe uro-terminal, prolongé vers l'arrière par l'uroneural (pleurostyle), redressé d'une trentaine de degrés par rapport à l'axe de la colonne vertébrale. Le complexe uro-terminal supporte ventralement le parhypural et les hypuraux, qui étaient très vraisemblablement au nombre de cinq. Dorsalement, un épural unique surmonte le pleurostyle. Il fait suite à l'arc neural réduit qui surmonte le complexe uro-terminal. En avant de celui-ci, deux centra préuraux libres supportent des neurapophyses et des hémapophyses très longues qui contribuent principalement au soutien des rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale, composée d'une vingtaine de rayons, est caractérisée par la longueur de sa base qui occupe près de la moitié de la longueur du dos, mesurée de l'arrière de la tête à l'origine du lobe dorsal de la nageoire caudale. Elle est insérée en avant de la verticale passant par la base des pelviennes. On y distingue à l'avant un ou deux rayons courts auxquels fait suite un fort rayon ossifié dont le bord postérieur est faiblement crénelé, comme on peut le voir sur la pièce inventoriée IMGPÖ 23648a. En arrière de ce rayon prennent place 18 ou 19 lépidotriches articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. La longueur du plus long rayon de la dorsale n'atteint pas la moitié de la hauteur maximale du corps.

L'endosquelette de la nageoire dorsale se compose de 19 ou 20 axonostes proximaux qui, à l'exception du plus antérieur, lequel est bifide, sont constitués d'une baguette grêle soutenant une lamelle osseuse triangulaire disposée dans le plan sagittal.

La nageoire anale est petite. Elle occupe une position très reculée puisqu'elle débute sur la verticale passant par la base des derniers lépidotriches de la dorsale. On distingue à l'avant un très court rayon derrière lequel prend place un rayon ossifié dont le bord postérieur est assez fortement crénelé, comme on peut le voir sur le spécimen IMGPÖ 23648a (Fig. 3). En arrière de ce rayon ossifié on dénombre 6 ou 7 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale se compose de 6 ou 7 axonostes proximaux. Le plus antérieur est le plus long: son extrémité proximale s'accole en effet à la région distale de la première hémaphyse. Les axonostes proximaux suivants, sensiblement plus courts et dont la taille diminue progressivement vers l'arrière, sont constitués d'une baguette grêle sur laquelle prend appui une lamelle osseuse triangulaire disposée dans le plan sagittal.

De la ceinture scapulaire, le spécimen IMGPÖ 23648 permet seulement d'observer

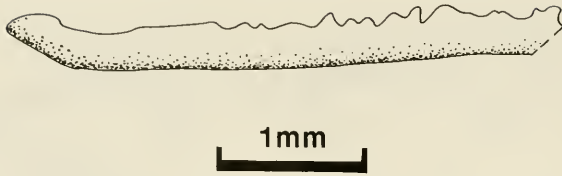


Fig. 3. *Carassius* cf. *carassius* (L.). Rayon ossifié de la nageoire anale du spécimen IMGP Gö 23648a.

ver les restes du cleithrum, du supracleithrum et du postcleithrum ventral. Les nageoires pectorales, insérées en position basse sur le flanc, sont de taille modérée: l'extrémité distale de leurs plus longs rayons atteint presque l'origine de l'anale. On ne connaît pas le nombre de leurs rayons.

Les nageoires pelviennes sont insérées un peu plus près de la base des pectorales que de l'origine de l'anale. Composées d'environ 8 rayons, elles sont assez grandes puisque sur le spécimen IMGP Gö 23648, leur extrémité distale atteint presque l'origine de l'anale. On notera toutefois que sur le fossile n° 592 de la collection Riechers, la longueur des pelviennes n'atteint pas les 3/4 de la distance pelvo-anale. Les nageoires pelviennes sont soutenues par des os pelviens triangulaires robustes qui sont bifides vers l'avant.

Le corps était couvert d'écailles cycloïdes de taille modérée dont on peut seulement observer des fragments. Leur surface s'orne de circuli régulièrement espacés. En outre, des radii sont présents sur leur champ antérieur.

Rapports et différences. – Par l'ensemble de leurs caractères, il ne fait aucun doute que les deux spécimens juvéniles décrits précédemment appartiennent bien au genre *Carassius* NILSSON. Une comparaison avec l'espèce européenne actuelle *C. carassius* (L.) montre en effet que leurs caractères méristiques sont similaires: nombre identique de vertèbres (31 ou 32), nageoire dorsale composée de 20 rayons dont un rayon ossifié – alors qu'on en dénombre 18 à 25 chez l'actuel –, nageoire anale comportant, comme chez l'actuel 8 ou 9 rayons dont un rayon ossifié.

La seule différence digne d'être signalée concerne les dents pharyngiennes. En effet, si la dent pharyngienne la plus postérieure (notée 1 par RUTTE, 1962) possède bien une couronne aplatie de forme générale triangulaire et à aréa masticatrice (Kaufläche) à peine évidée, il n'en est pas tout à fait de même pour l'avant-dernière (notée 2 par RUTTE). Cette dent est en effet un peu plus massive (à la fois moins étirée transversalement et plus épaisse) que la dent homologue de *Carassius carassius* (L.). C'est pourquoi il nous a paru nécessaire de laisser subsister un doute quant à l'appartenance spécifique des carassins pliocènes de Willershausen que nous désignons ici comme *Carassius* cf. *carassius* (L.).

Genre *Tinca* CUVIER

Tinca pliocaenica n. sp.

Fig. 4–9; Pl. 3–4

Holotype: Spécimen IMGP Gö 991–5 (Pl. 4, fig. 2).

Gisement-type: Ancienne carrière de Willershausen am Harz (banc carbonaté fossilifère).

Age: Pliocène supérieur (biozone mammalienne MN 15).

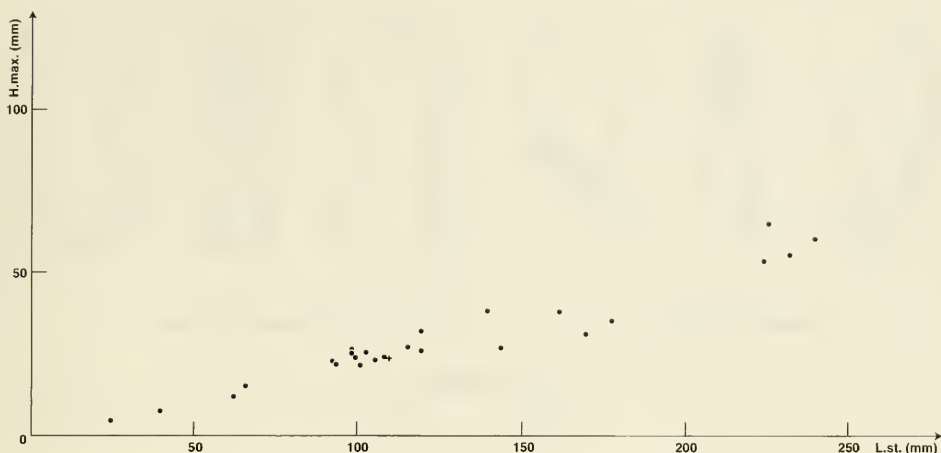


Fig. 4. *Tinca pliocaenica* n. sp. Evolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard. Le spécimen IMGPGö 991-5, figuré par WEILER (1933) comme *Tinca leptosoma* AGASSIZ, est représenté par une croix (+).

Diagnose. – Tanches à nageoire caudale échancrée dont la longueur des lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de la longueur des plus longs rayons de chaque lobe. Colonne vertébrale composée de 36 à 39 vertèbres. Corps couvert de grandes écailles cycloïdes de forme ovale.

Nous rapportons à cette espèce l'ensemble des spécimens décrits par WEILER (1933) sous les noms *T. furcata* AGASSIZ et *T. leptosoma* AGASSIZ, au sein duquel il ne nous a pas paru possible de distinguer valablement deux populations distinctes. De plus, ce matériel diffère des deux espèces qu'AGASSIZ (1833-1835) avait cru pouvoir distinguer dans le Miocène moyen d'Öhningen.

Forme du corps. – Suivant en cela son illustre prédécesseur, WEILER (1933) décrivit deux espèces distinctes de tanches dans le matériel fossile de Willershausen. Il rapportait ainsi à l'espèce *Tinca furcata* AGASSIZ celles qui étaient caractérisées par un rapport entre la hauteur maximale du corps et la longueur totale égal à 1/3, et il attribuait à l'espèce *T. leptosoma* AGASSIZ celles dont le rapport entre la hauteur et la longueur du corps égale 1/4. En réalité, comme le montre le diagramme qui représente l'évolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard (Fig. 4), il n'est pas possible d'utiliser ce critère pour isoler deux populations parmi les tanches fossiles de Willershausen qui font preuve d'une importante variabilité, probablement accrue par le dimorphisme sexuel qui affecte ces poissons. De ce fait, la hauteur maximale du corps égale généralement entre 1/5 et 1/3 de la longueur standard. La caudale, échancrée à son extrémité distale, est assez développée puisque sa longueur égale généralement 1/5 à 1/4 de la longueur standard. Il est à remarquer que les tanches fossiles atteignent parfois une grande taille puisque l'un des spécimens mâles examinés devait avoir une longueur standard proche de 240 mm (spécimen IMGPGö 52-31193).

La tête. – Assez grande, elle est comprise environ 3,5 à 4 fois dans la longueur standard. Le manque relatif de finesse du sédiment fait que son anatomie demeure relativement mal connue. L'orbite, de taille modérée, a un diamètre horizontal qui égale environ le tiers de la longueur de la tête. La cavité buccale, faiblement oblique,

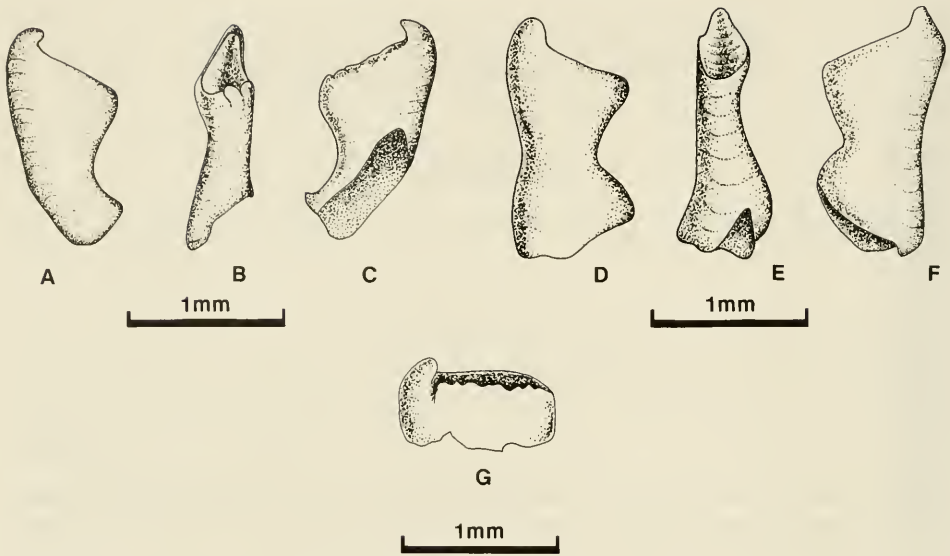


Fig. 5. *Tinca pliocaenica* n. sp. Dents pharyngiennes.

est relativement courte, l'articulation de la mandibule avec le crâne prenant place sous la partie antérieure de l'orbite. Comme le montre le spécimen SMNS 59661, le bord supérieur de l'opercule dessine une faible concavité, ce qui souligne le caractère fortement saillant de son angle antéro-dorsal. Le bord postérieur de l'os, fortement oblique, détermine un angle postéro-ventral proéminent.

Trois dents pharyngiennes ont été prélevées sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers. Elles possèdent une couronne comprimée antéro-postérieurement (Fig. 5A-F; Pl. 4, fig. 1-6) et portent un crochet bien marqué qui prend place à l'extrémité d'une aréa masticatrice («Kaufläche») triangulaire déprimée en gouttière. Celle-ci détermine avec l'axe longitudinal de la dent un angle d'environ 65° . La partie proximale de la dent est sensiblement comprimée, ce qui souligne l'épaule qui prend place à l'extrémité distale de l'aréa masticatrice. Une dent fragmentaire prélevée sur le même spécimen (Fig. 5G; Pl. 4, fig. 7) possède une aréa masticatrice longue, étroite et relativement profonde qui est délimitée par une crête crénelée, comme c'est également le cas sur une dent de tanche du Tiglien de Tegelen (Pays-Bas) figurée par nos soins (Gaudant, 1979, Pl. 2, fig. 4) et sur les dents de tanches du Villafranchien de Hajnáčka (Slovaquie) (OBRHELOVÁ, 1970).

Le corps. – La colonne vertébrale se compose de 36 à 39 vertèbres (Fig. 6), parmi lesquelles on distingue le plus souvent 16 à 19 vertèbres abdominales libres situées en arrière des vertèbres modifiées pour constituer l'appareil de Weber, et (15) 16–17 (18) vertèbres postabdominales (Fig. 7). Les centra vertébraux, relativement trapus dans la région abdominale, s'allongent progressivement vers l'arrière. Ils supportent des neurapophyses et des hémaphyses assez longues dont l'extrémité distale prend place environ aux $2/3$ de l'espace séparant les régions dorsale et ventrale des centra vertébraux, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal.

Les côtes, au nombre de 15 ou 16 paires, sont longues et robustes. A l'exception des côtes postérieures qui sont plus courtes, leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale.

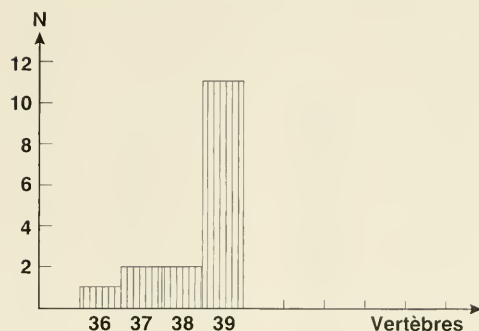


Fig. 6. *Tinca pliocaenica* n. sp. Nombre total de vertèbres.

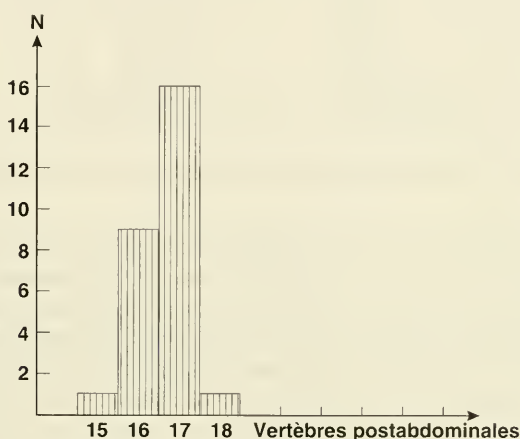


Fig. 7. *Tinca pliocaenica* n. sp. Nombre de vertèbres postabdominales.

Des epineuralia sont présents tout le long de la colonne vertébrale. Des epipleuralia leur font pendant dans la région postabdominale. Une série de huit dorsospinalia est observable en avant de la nageoire dorsale. Le plus antérieur, situé au-dessus des vertèbres modifiées pour constituer l'appareil de Weber, est élargi en lame. Sept autres dorsospinalia allongés verticalement et à extrémité distale élargie prennent place en arrière de celui-ci.

La nageoire caudale est assez modérément fourchue à son extrémité distale. En effet, la longueur de ses lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle est formée de 19 rayons principaux dont 17 sont à la fois articulés et bifurqués. Plus en avant prennent place, dorsalement et ventralement, 7 ou 8 rayons marginaux.

Le squelette caudal axial est formé de quatre éléments qui soutiennent la nageoire caudale par leurs neurapophyses et hémaphyses allongées ou plus ou moins profondément modifiées. A l'arrière prend place le complexe uro-terminal qui supporte ventralement le parhypural et cinq hypuraux. Postérieurement, le complexe uro-terminal est prolongé par le pleurostyle (uroneural) sensiblement redressé, qui détermine avec l'axe longitudinal de la colonne vertébrale un angle d'environ 160°.



Fig. 8. *Tinca pliocaenica* n. sp. Composition de l'endosquelette de la nageoire dorsale.

Dorsalement, le complexe uro-terminal est surmonté par un arc neural réduit en arrière duquel prend place un épural allongé. Les trois centra préuraux libres portent chacun une neurapophyse allongée qui concourt au soutien des rayons antérieurs du lobe dorsal de la caudale. De même, les hémaphyses des deux centra préuraux libres les plus postérieurs sont sensiblement allongées pour soutenir les rayons antérieurs du lobe ventral de la caudale.

La nageoire dorsale est insérée un peu en avant du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux, la nageoire dorsale débute pratiquement au-dessus des nageoires pelviennes. Elle débute par un ou deux rayons courts en arrière desquels prend place le plus long rayon de la nageoire dont la longueur égale environ les $3/4$ de la hauteur du corps. Plus en arrière on dénombre sept à neuf lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale comporte huit ou, le plus souvent, neuf axonostes proximaux (Fig. 8) allongés en forme de baguette sur laquelle prend appui une lamelle osseuse triangulaire disposée dans le plan sagittal. Seul l'axonoste antérieur, bifide, est sensiblement plus long que les suivants. Son extrémité proximale s'intercale entre les huitième et neuvième neurapophyses.

La nageoire anale qui occupe une position reculée débute sensiblement en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute par un ou deux courts rayons en arrière desquels prend place un long rayon articulé non bifurqué dont la longueur égale pratiquement la hauteur du corps mesurée au niveau de sa base. Postérieurement, on dénombre six ou sept lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale est formé de sept ou huit axonostes proximaux (Fig. 9) en forme de baguette allongée sur laquelle prend appui une lamelle osseuse triangulaire étroite. Seuls les quatre ou cinq axonostes antérieurs sont suffi-

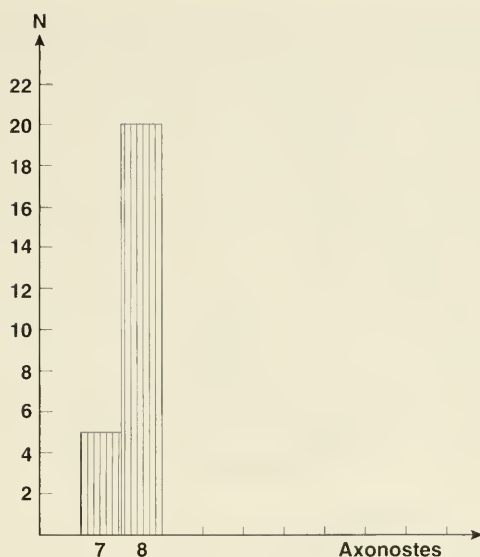


Fig. 9. *Tinca pliocaenica* n. sp. Composition de l'endosquelette de la nageoire anale.

samment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des premières neurapophyses.

De la ceinture scapulaire on ne connaît pratiquement que des débris du cleithrum. Les nageoires pectorales sont de taille modérée: l'extrémité distale des plus longs rayons atteint approximativement l'extrémité antérieure des os pelviens. On y dénombre un long rayon articulé et généralement 13 à 15 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués.

Les nageoires pelviennes qui prennent place légèrement en avant de la verticale passant par l'origine de la dorsale et approximativement au milieu de l'espace séparant la base des pectorales de l'origine de l'anale, sont composées d'un rayon très court accolé à un long rayon articulé qui est le plus long de la nageoire. C'est ce rayon qui, chez les mâles, est fortement élargi (Pl. 4, fig. 9), manifestant ainsi un dimorphisme sexuel très marqué. On dénombre enfin huit ou neuf lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont l'extrémité distale des plus longs atteint, chez les femelles, approximativement les 3/4 de la distance séparant leur base de l'origine de l'anale. Il est à noter que les nageoires pelviennes des mâles sont sensiblement plus longues que celles des femelles.

Les nageoires pelviennes sont supportées par des os pelviens allongés, bifides vers l'avant, dont la longueur, chez les femelles, égale approximativement les 2/3 de celle des plus longs lépidotriches pelviens. Outre leur rayon pelvien élargi, les mâles diffèrent également des femelles par leurs os pelviens considérablement plus développés.

Ecaïlles. – Comme le montre le spécimen SMF P.5445 conservé dans les collections paléontologiques du Senckenberg-Museum de Francfort sur le Main, les écaïlles, relativement grandes, sont de forme ovale. Leur surface est ornée de cercles concentriques dont la densité est seulement d'environ 5 ou 6 au millimètre et qui sont recoupés par des radii disposés en éventail sur le champ postérieur.

Rapports et différences. – En raison de la forme échancrée de leur nageoire caudale, les tanches fossiles de Willershausen ont été superficiellement rapportées par WEILER (1933) aux espèces miocènes *Tinca furcata* AGASSIZ et *T. leptosoma* AGASSIZ dont nous avons montré (GAUDANT, 1980) que ces deux noms sont en réalité synonymes. Les tanches de Willershausen diffèrent toutefois de l'espèce *T. furcata* AGASSIZ par leur nageoire caudale qui est seulement échancrée (la longueur de ses lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de celle des plus longs rayons de chaque lobe), alors que la nageoire caudale de *T. furcata* est profondément fourchue (la longueur de ses lépidotriches axiaux n'excède pas la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe). Comme nous l'avons indiqué précédemment (GAUDANT, 1987), une autre différence porte sur la composition de la colonne vertébrale puisque les tanches de Willershausen possèdent en moyenne deux vertèbres de plus que l'espèce *T. furcata* AGASSIZ. En effet, à Willershausen nous avons dénombré 36 à 39 vertèbres (68,75 % des individus possédant 39 vertèbres) alors que ce nombre varie de 35 à 38 chez *T. furcata* AGASSIZ (dont 73,7 % des individus ont seulement 36 ou 37 vertèbres).

Les tanches fossiles de Willershausen occupent ainsi une position intermédiaire entre *T. furcata* AGASSIZ et l'espèce actuelle *T. tinca* (L.) dont la nageoire caudale est faiblement émarginée et dont la colonne vertébrale est un peu plus longue puisqu'elle comporte le plus souvent 39 à 41 vertèbres. En revanche, la possession d'écailles cycloïdes ovales de grande taille rapproche les tanches de Willershausen de l'espèce *T. furcata* AGASSIZ, alors que l'espèce *T. tinca* (L.) se distingue par la possession de petites écailles.

En conséquence, il nous paraît fondé de rapporter les tanches fossiles de Willershausen à une nouvelle espèce que nous proposons de nommer *T. pliocaenica* n. sp.

Remarque. – Il est à noter qu'il subsiste un spécimen (IMPGö 341–5) rapporté par WEGELE (in schedo) à l'espèce *Gobio analis* AGASSIZ. Comme indiqué précédemment par WEILER (1933), ce fossile dont la longueur standard égale environ 100 mm ne diffère pas de l'espèce *T. pliocaenica* n. sp. Sa colonne vertébrale comporte en effet 39 vertèbres parmi lesquelles 19 vertèbres abdominales libres et 16 postabdominales, tandis que l'endosquelette de ses nageoires dorsale et anale est formé respectivement de 9 et de 7 axonostes proximaux. L'aspect caractéristique de son revêtement écailleux vient encore confirmer qu'il s'agit bien d'une tanche fossile.

Genre *Rutilus* RAFINESQUE

Rutilus cf. *rutilus* (L.)

Fig. 10–13; Pl. 5–6

Cette espèce est représentée dans le Pliocène de Willershausen par une série de spécimens dont la longueur standard est comprise entre 70 et un peu plus de 200 mm, comme le montre le spécimen SMNS 51025 dont la contre-empreinte porte le numéro d'inventaire 50950. Ce sont des poissons au corps allongé dont la hauteur maximale est généralement comprise 3 à 4 fois dans la longueur standard, bien que ce rapport s'abaisse à 1/2,5 sur le spécimen IMPGö 52–20480. La tête est assez grande puisque sa longueur constitue environ le quart de la longueur standard.

La tête. – Caractérisée par son museau pointu, son anatomie demeure très imparfaitement connue en raison d'un état de conservation toujours médiocre (Pl. 5; Pl. 6, fig. 8).

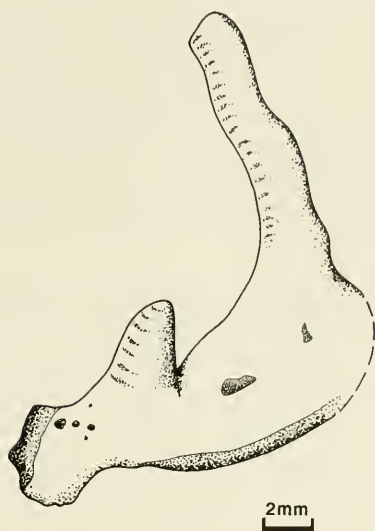


Fig. 10. *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). Os pharyngien droit fossilisé sur le spécimen IMGPGö 52-20480.

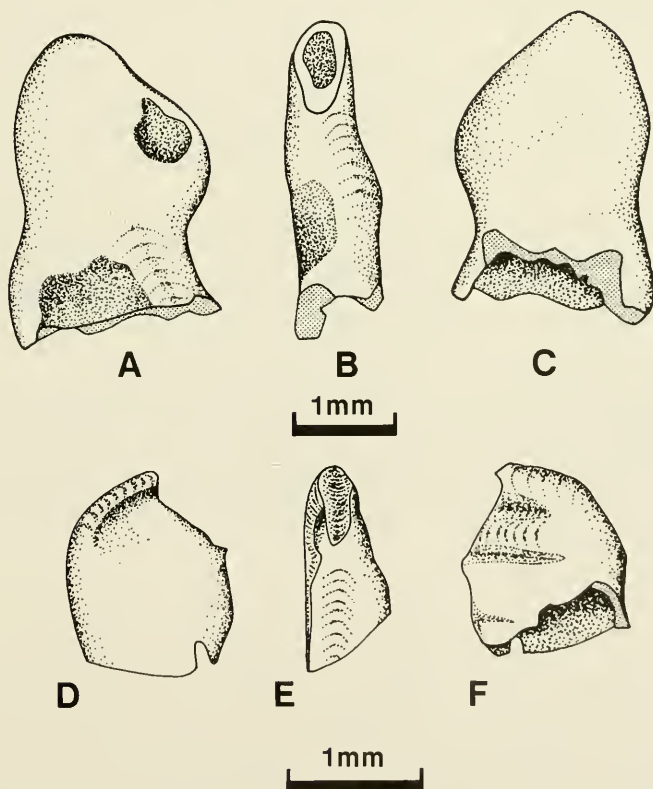


Fig. 11. *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). Dents pharyngiennes prélevées sur les spécimens IMGPGö 52-20480 (A-C) et 52-5765 (D-F).

Un os pharyngien droit est observable sur le spécimen IMGPGö 52-20480 (Fig. 10; Pl. 6, fig. 7). Relativement massif, il est caractérisé par sa branche verticale, plus ou moins rectiligne, qui est pratiquement perpendiculaire à la branche horizontale. Celle-ci porte encore sa dent antérieure de forme conique (notée 5 par RUTTE, 1962).

Deux dents pharyngiennes ont été prélevées sur deux spécimens différents. Ainsi, une dent massive, d'assez grande taille (Fig. 11A-C; Pl. 6, fig. 1-3) provient de l'os pharyngien gauche du spécimen IMGPGö 52-20480. Elle est dépourvue de crochet, celui-ci, très réduit, ayant apparemment été abrasé. Il n'existe pas, à proprement parler, d'aréa masticatrice («Kaufläche»), mais plutôt d'une surface d'usure oblique, de forme allongée, au niveau de laquelle l'émail a disparu, qui détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 45°. La base de la dent présente un rétrécissement sensible qui souligne l'épaule saillant que dessine la couronne postéro-latéralement. Par sa morphologie, cette dent semble avoir occupé une position médiane sur l'os pharyngien (dent notée 3 par RUTTE, 1962).

Une dent pharyngienne droite dont seule la partie distale est conservée, a été prélevée sur le spécimen IMGPGö 52-5765 (Fig. 11D-F; Pl. 6, fig. 4-6). Elle se termine par un crochet réduit dont l'extrémité est tronquée (le crochet est souligné par une dépression allongée observable sur les faces antérieure et postérieure de la couronne). Comme dans le cas précédent, une surface d'abrasion est présente. Elle détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 45°. Cette dent paraît avoir occupé une position postérieure sur l'os pharyngien (dent notée 1 par RUTTE, 1962).

On notera que les dents pharyngiennes décrites ci-dessus peuvent être rapportées sans hésitation au genre *Rutilus* RAFINESQUE, mais qu'aucun caractère décisif ne permet de les rapporter avec certitude à l'espèce actuelle *R. rutilus* (L.).

Le corps. – La colonne vertébrale se compose de 41 ou 42 vertèbres (Fig. 12) parmi lesquelles on dénombre 19 ou 20 vertèbres abdominales libres, faisant suite aux vertèbres modifiées pour constituer l'appareil de Weber, et 18 vertèbres postabdominales. Les côtes pleurales, longues et robustes, sont au nombre de 16 ou 17 paires. À l'exception des plus postérieures, leur extrémité distale atteint le bord ventral de la cavité abdominale. Les epineuralia et les epipleuralia sont bien visibles dans la région postabdominales du spécimen IMGPGö 52-31195a.

La nageoire caudale est bien développée: sa longueur égale approximativement le quart de la longueur standard. Elle est profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux égale la moitié de celle des plus longs lépidotriches de chaque lobe. Elle se compose de 19 rayons principaux dont 17 à la fois articulés et bifurqués en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement, 7 ou 8 rayons marginaux plus courts.

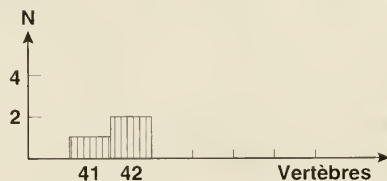


Fig. 12. *Rutilus cf. rutilus* (L.). Nombre total de vertèbres.

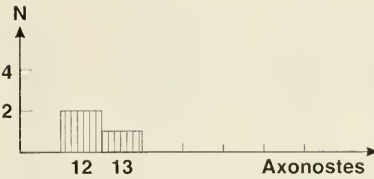


Fig. 13. *Rutilus cf. rutilus* (L.). Composition de l'endosquelette de la nageoire anale.

Le squelette caudal axial se compose de quatre éléments dont les neurapophyses et les hémaphyses allongées ou plus ou moins profondément modifiées concourent au soutien de la nageoire caudale. Postérieurement, le complexe uro-terminal supporte le parhypural, long et relativement étroit et les cinq hypuraux. Il est prolongé vers l'arrière par le pleurostyle (uroneural), sensiblement redressé, qui détermine avec l'axe longitudinal de la colonne vertébrale un angle d'environ 150° . Dorsalement, le complexe uro-terminal est surmonté par un arc neural réduit en arrière duquel prend place un épural bien développé. Plus en avant se situent trois centra préuraux libres qui supportent des neurapophyses et des hémaphyses très allongées (exception faite de l'hémaphyse portée par le troisième centrum préural libre) qui soutiennent les rayons antérieurs de chaque lobe de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale est insérée un peu en arrière du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux. Elle débute généralement par deux rayons courts en arrière desquels prend place un long rayon articulé non bifurqué qui est le plus long de la nageoire. Sa longueur excède légèrement la moitié de la hauteur maximale du corps. En arrière prennent place 9 ou 10 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est constitué de 12 axonostes proximaux. Seuls les trois axonostes proximaux antérieurs sont suffisamment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des neurapophyses correspondantes. La longueur des axonostes proximaux suivants diminue progressivement vers l'arrière.

La nageoire anale occupe une position reculée puisqu'elle débute nettement en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute généralement par 2 rayons courts derrière lesquels prend place le plus long rayon de la nageoire dont la longueur excède sensiblement la moitié de la hauteur du corps mesurée au niveau de sa base. En arrière, on dénombre 11 ou 12 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale est formé de 12 ou 13 axonostes proximaux (Fig. 13). Leur longueur diminuant progressivement vers l'arrière, seuls les 5 ou 6 premiers s'intercalent entre les premières hémaphyses.

Les nageoires pectorales sont de taille modérée comme le montre le spécimen IMGPÖ 52-20480a (Pl. 6, fig. 8). Leur composition n'a pas pu être précisée. De même l'anatomie de la ceinture scapulaire demeure pratiquement inconnue.

Les nageoires pelviennes sont insérées légèrement en avant de la verticale passant par l'origine de la dorsale et approximativement au milieu de l'espace séparant la base des pectorales de l'origine de l'anale. De taille modérée, leur longueur excède les $2/3$

de la distance pelvo-anale. Elles sont formées de 8 ou 9 rayons dont 7 ou 8 à la fois articulés et bifurqués, comme le montre le spécimen SMNS 51025.

Les nageoires pelviennes sont soutenues par des os pelviens triangulaires allongés, bifides vers l'avant, dont la longueur égale approximativement la moitié de la longueur des pelviennes.

Le corps est couvert d'écailles cycloïdes dont la surface externe est ornée de circuli et de radii. Ceux-ci sont bien développés sur leur champ postérieur où ils sont fréquemment au nombre de 5 à 7. Des radii sont également présents sur le champ antérieur. La densité des circuli est d'une trentaine au millimètre. On peut estimer à une quarantaine le nombre d'écailles constituant la ligne latérale qui occupe une position basse sur le flanc, comme le montre le spécimen IMGP Gö 20480a (Pl. 6, fig. 8) où elle s'abaisse jusqu'au milieu de l'espace séparant la colonne vertébrale du bord ventral de l'animal.

Rapports et différences. – Par l'ensemble de leurs caractères et notamment par la morphologie de leurs dents pharyngiennes, les poissons décrits précédemment peuvent être rapportés sans hésitation au genre *Rutilus* RAFINESQUE. Une légère incertitude subsiste cependant quant à leur appartenance à l'espèce actuelle *R. rutilus* (L.), faute d'avoir pu observer des dents pharyngiennes dont l'aréa masticatrice («Kaufläche») est délimitée antérieurement par une rangée de tubercules coniques, comme c'est souvent le cas sur l'une ou l'autre des deux dents pharyngiennes postérieures des gardons actuels. C'est pourquoi il nous a semblé préférable de désigner les gardons fossiles de Willershausen comme *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). On notera que, pour sa part, WEGELE (1914) considérait que les gardons fossiles de Willershausen appartiennent à une variété distincte.

Genre *Scardinius* BONAPARTE

Scardinius erythrophthalmus (L.)

Fig. 14–17; Pl. 7–8

Cette espèce est assez rare dans le Pliocène de Willershausen où nous en avons seulement observé cinq individus de taille homogène puisque leur longueur standard s'échelonne entre 118 et 130 mm. Ces poissons sont caractérisés par leur corps allongé dont la hauteur maximale est comprise un peu moins de quatre fois dans la longueur standard. La tête, assez petite, constitue moins du quart de la longueur standard. La nageoire caudale, fourchue, est relativement grande: sa longueur est comprise quatre fois ou un peu moins de quatre fois dans la longueur standard.

La tête. – Bien qu'elle soit généralement médiocrement conservée, il est possible d'en donner une description sommaire en se fondant sur les spécimens SMNS 50955 et 51019, et le spécimen 5 Diem, provenant de la collection Fuhrmann conservée à Clausthal-Zellerfeld. On notera ainsi que l'orbite est assez grande, son diamètre horizontal égalant approximativement le tiers de la longueur de la tête. La cavité buccale, oblique, est de taille modérée, l'articulation de la mandibule avec le crâne se situant au-dessous de la moitié antérieure de l'orbite. Le toit crânien est partiellement observable sur le spécimen SMNS 59658. On y remarque le grand développement pris par les frontaux, à la fois longs et relativement larges, en arrière desquels les pariétaux paraissent avoir été pratiquement carrés. Comme le montre le spécimen de la collection Fuhrmann, le préopercule possède une branche horizontale assez développée dont la longueur est un peu inférieure à celle de la branche verticale.

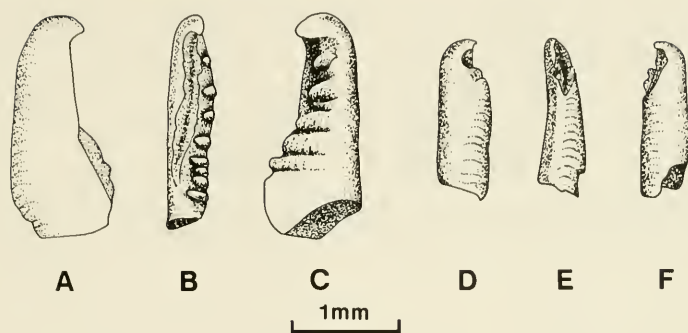


Fig. 14. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Dents pharyngiennes prélevées sur le spécimen SMNS 50956.

A-C: dent pharyngienne droite provenant de la rangée principale.

D-F: dent pharyngienne gauche provenant de la rangée latérale.

L'opercule n'est qu'incomplètement connu, seule sa région antérieure étant assez bien conservée.

Les dents pharyngiennes paraissent avoir été disposées sur deux rangées comme le montre le spécimen SMNS 50955. Deux dents pharyngiennes plus ou moins complètes ont été prélevées sur le spécimen SMNS 50956. Elles sont du type en crochet («Hakenzahn»).

La plus grande (Fig. 14 A-C; Pl. 8, fig. 1-3) est caractérisée par la possession d'une aréa masticatrice («Kaufläche») longue et étroite, délimitée du côté antérieur par une arête principale formée d'un alignement de six gros tubercules qui, pour la plupart, se prolongent en côtes allongées transversalement sur la face antérieure de la couronne. En outre, un tubercule prend place sous l'extrémité proximale de l'aréa masticatrice. Postérieurement, l'aréa masticatrice qui détermine un angle d'environ 15° avec l'axe de la couronne, est délimitée par une crête peu marquée. La face postérieure de la couronne paraît relativement aplatie. Compte tenu de sa morphologie, cette dent devait occuper une position postérieure dans la rangée principale portée par l'os pharyngien gauche: elle peut être notée 1 ou 2 par RUTTE (1962).

Une dent sensiblement plus petite (Fig. 14 D-F; Pl. 8, fig. 4-6) a une forme cylindro-conique. Elle est terminée distalement par un crochet saillant et recourbé sous lequel prend place une aréa masticatrice relativement courte qui forme avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'une vingtaine de degrés. L'aréa masticatrice est délimitée vers l'avant par une simple crête. D'après sa taille réduite et sa morphologie, cette dent paraît provenir de la rangée latérale d'un os pharyngien gauche.

Les dents pharyngiennes fragmentaires prélevées sur le spécimen SMNS 50956, proviennent toutes deux de la rangée principale portée par l'os pharyngien gauche. L'une d'elles dont l'aréa masticatrice, relativement courte, forme un angle d'environ 35° avec l'axe longitudinal de la couronne paraît avoir occupé une position relativement antérieure sur l'os pharyngien (il pourrait s'agir d'une dent notée 4 par RUTTE, 1962).

Un lapillus a été observé sur le spécimen SMNS 51019. Biconvexe, de contour ovale, il possède un profil caractérisé par une partie antérieure aplatie en arrière de laquelle prend place une région très fortement bombée.

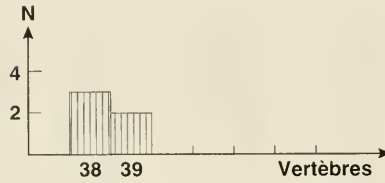


Fig. 15. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Nombre total de vertèbres.

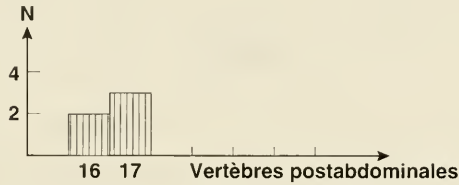


Fig. 16. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Nombre de vertèbres postabdominales.

Le corps. – La colonne vertébrale est composée de 38 ou 39 vertèbres (Fig. 15) parmi lesquelles on dénombre 17 à 19 vertèbres abdominales libres faisant suite à l'appareil de Weber et 16 ou 17 vertèbres postabdominales (Fig. 16). Les centra vertébraux sont tous sensiblement allongés, notamment ceux constituant la région postabdominale. Ils supportent des neurapophyses et, dans la région postabdominale, des hémapophyses de taille modérée dont l'extrémité distale prend place approximativement à la moitié de la distance séparant les régions dorsale et ventrale des centra, respectivement des bords dorsal et ventral du corps. Les neurapophyses abdominales sont toutefois plus longues puisque leur extrémité distale prend place aux 2/3 de la distance séparant la région dorsale des centra du bord dorsal du corps.

Les côtes pleurales, au nombre d'environ 16 paires, sont longues et relativement robustes. A l'exception des plus postérieures qui sont plus courtes, leur extrémité distale atteint le bord ventral de la cavité abdominale.

Des epineuralia sont présents tout le long de la colonne vertébrale comme le montre le spécimen 5 Diem de la collection Fuhrmann. Sur ce même spécimen des epipleuralia sont également présents dans la région postabdominale.

La nageoire caudale est profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux excède à peine la moitié de la longueur des plus longs rayons de chaque lobe. On y dénombre 19 rayons principaux dont 17 sont à la fois articulés et bifurqués. Dorsalement et ventralement, respectivement 6 ou 7 et 5 à 7 rayons prennent place en avant du rayon principal non bifurqué de chaque lobe.

Comme le montre le spécimen 5 Diem de la collection Fuhrmann, le squelette caudal axial est formé de trois éléments dont les neurapophyses et hémapophyses allongées et plus ou moins modifiées concourent au soutien de la nageoire caudale. Postérieurement prend place le complexe uro-terminal qui supporte ventralement le parhypural et cinq hypuraux. Le parhypural, long et étroit, est surmonté par les deux premiers hypuraux. Trois hypuraux soutiennent le lobe dorsal de la caudale. Le complexe uro-terminal est prolongé postérieurement par le pleurostyle (uroneural), qui occupe une position oblique (il détermine avec l'axe longitudinal de la colonne vertébrale un angle d'environ 150°). Il est surmonté par un épural unique qui prend

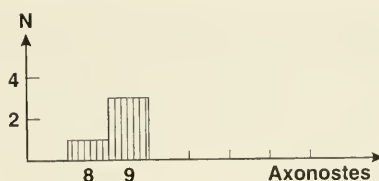


Fig. 17. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Composition de l'endosquelette de la nageoire dorsale.

placé en arrière de l'arc neural réduit par le complexe uro-terminal. Les deux centra préuraux libres portent des neurapophyses et hémaphyses très longues qui concourent au soutien des premiers rayons de chaque lobe.

La nageoire dorsale est insérée légèrement en arrière du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux. Elle débute par un ou deux rayons courts auxquels fait suite un long rayon articulé non bifurqué qui est le plus long de la nageoire. Sa longueur n'atteint pas les $\frac{2}{3}$ de la hauteur maximale du corps. En arrière prennent place 7 ou 8 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. Son endosquelette se compose de 8 ou 9 axonostes proximaux (Fig. 17). Les axonostes proximaux antérieurs sont suffisamment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale entre les neurapophyses correspondantes. La longueur des axonostes suivants diminue progressivement vers l'arrière.

La nageoire anale occupe une position reculée puisque son origine se situe un peu en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute par un court rayon en arrière duquel prend place le plus long rayon de la nageoire dont la longueur n'égale pas les $\frac{2}{3}$ de la hauteur du corps mesurée au niveau de sa base. Postérieurement, on dénombre 10 ou 11 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. Son endosquelette est formé de 11 axonostes proximaux. Les deux axonostes antérieurs sont longs: leur extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des hémaphyses correspondantes. La longueur des axonostes suivants diminue progressivement vers l'arrière.

De la ceinture scapulaire ne subsiste que le cleithrum dont la branche verticale est partiellement visible sur le spécimen SMNS 51019. Les nageoires pectorales, de taille moyenne, se composent d'une quinzaine de rayons. La longueur de leurs plus longs rayons égale approximativement les $\frac{4}{5}$ de la distance séparant leur base de celle des pelviennes.

Les nageoires pelviennes sont insérées un peu plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales. Comme le montre le spécimen SMNS 59664, elles sont formées d'un long rayon externe articulé et non bifurqué et de six lépidotriches à la fois articulés et bifurqués. La longueur de leurs plus longs rayons égale approximativement les $\frac{2}{3}$ de la distance séparant leur base de l'origine de l'anale. Les nageoires pelviennes sont supportées par des os pelviens allongés bifides vers l'avant dont la longueur excède quelque peu la moitié de la longueur des plus longs rayons pelviens.

Les écailles, de type cycloïde, sont relativement fines. Comme le montre le spécimen SMNS 50953 a+b, on en dénombre environ 40 dans la ligne latérale qui occupe une position relativement basse sur le flanc. La surface des écailles est ornée de circu-

li concentriques dont la densité est d'environ 15 à 32 au millimètre. Des radii sont également visibles sur leur champ postérieur.

Rapports et différences. — Par leurs caractères méristiques, les rotengles fossiles de Willershausen décrits précédemment ne peuvent pas être distingués des rotengles actuels. Il en est de même pour les dents pharyngiennes qu'il nous a été possible d'examiner. C'est pourquoi il nous a paru justifier de rapporter les rotengles fossiles de Willershausen à l'espèce actuelle *Scardinius erythrophthalmus* (L.). On notera que leurs dents pharyngiennes sont en tous points semblables à celles de l'espèce actuelle *S. erythrophthalmus* (L.) et à celles figurées par OBRHELOVÁ (1970) comme *Scardinius ?erythrophthalmus* (L.) dans le Villafranchien de Hajnáčka (Slovaquie).

Famille Siluridae

Genre *Silurus* L. (?)

Silurus (?) sp.

Pl. 9

WEILER (1956) signala pour la première fois la présence d'un Siluridae dans le Pliocène de Willershausen. Il crut devoir considérer ce fossile comme l'holotype de l'espèce-type d'un genre nouveau: *Pliosilurus primus* WEILER, caractérisé par l'absence de nageoire dorsale et par la possession d'une nageoire anale nettement plus haute que celle des espèces actuelles du genre *Silurus* L. Nous avons réexaminé ce spécimen juvénile fossilisé en double empreinte (IMGPGö 512-1 et 52-4836) afin de tenter d'apporter quelques précisions à la description originale de ce poisson.

Le mode de conservation de ce fossile ne permet pas de compléter la description anatomique de la tête qui est écrasée dorso-ventralement, de sorte qu'on observe sur l'une des pièces une mauvaise empreinte du toit crânien tandis que l'autre montre la région ventrale de la tête. De part et d'autre de celle-ci, les deux nageoires pectorales composées d'une forte épine faiblement cannelée longitudinalement et de 12 (plutôt que 11) lépidotriches articulés et bifurqués. L'un des longs barbillons portés par la lèvre supérieure est également visible au-dessous de la tête.

La région abdominale est principalement occupée par l'empreinte d'un nodule. Elle est de plus affectée d'une forte torsion d'environ 90° due au fait que la tête est écrasée dorso-ventralement alors que la région postabdominale est fossilisée latéralement. Dans ces conditions, il est difficile de se prononcer, comme l'a fait WEILER (1956), sur l'absence de nageoire dorsale qui ne nous paraît pas devoir être retenue comme caractère distinctif car cette torsion a eu pour conséquence de déplacer la base de la dorsale et de l'amener probablement au niveau de l'empreinte du nodule. Le même phénomène de torsion eut également pour conséquence d'entraîner un déplacement relatif des pelviennes qui furent ensuite détruites par le développement du nodule.

La nageoire anale qui débute par deux courts rayons non bifurqués semble à première vue caractérisée, comme l'a souligné WEILER (1956), par la grande longueur de ses rayons antérieurs. Cette longueur remarquable paraît cependant résulter du mouvement de rotation subi par le corps du poisson pendant sa fossilisation, comme l'indique le fait que l'extrémité distale des lépidotriches anaux n'est pas fossilisée sur le même plan que leur région basale.

Rapports et différences. – Compte tenu des remarques précédentes, il paraît difficile de distinguer valablement l'unique spécimen de silure fossile découvert à Willershausen du genre actuel *Silurus* L. auxquels nous proposons de le rapporter sous réserve. Toutefois, les nombreuses incertitudes qui subsistent à son sujet, notamment en ce qui concerne ses caractères méristiques, commande de réserver sa détermination spécifique et de le désigner comme *Silurus* (?) sp.

Famille Percidae

Genre *Perca* L.

Perca fossilis n. sp.

Fig. 18–24; Pl. 10

Holotype: Spécimen IMGPGö 991–1.

Gisement-type: Ancienne carrière de Willershausen am Harz (banc carbonaté fossilifère).

Age: Pliocène supérieur (biozone mammalienne MN 15).

Diagnose. – Perches qui diffèrent de l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. par leur sagitta possédant un rostrum relativement massif dont l'extrémité antérieure est arrondie, par la composition de la nageoire dorsale postérieure qui comporte 11 à 13 lépidotriches – alors que *Perca fluviatilis* L. en possède généralement 13 à 16 –, et enfin par la taille plus réduite de leurs écailles dont le nombre peut être estimé à environ 65 à 80 le long de la ligne latérale, alors qu'il est de 60 à 70 chez *Perca fluviatilis* L.

Dans son étude de l'ichthyofaune pliocène de Willershausen, WEILER (1933) avait cru pouvoir distinguer dans ce gisement deux espèces de Percidae: l'espèce eurasiatique actuelle *P. fluviatilis* L. et une espèce nouvelle qu'il nomma *Perca elongata*, sans savoir que ce nom avait déjà été utilisé par E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE dans la 'Description de l'Egypte' (1809, pl. 19, fig. 1) pour désigner un poisson du Nil dont BOULENGER (1907) a montré qu'il s'agit d'un représentant de l'espèce *Dicentrarchus* (= *Morone*) *labrax* (L.). Il est à noter que si l'holotype de l'espèce *Perca* «*elongata*» WEILER est aujourd'hui introuvable, une pièce inventoriée IMGPGö 991–2 est considérée (à tort) comme sa contre-empreinte. Il s'agit en réalité d'un squelette composite habilement reconstitué, qui n'a rien à voir avec le spécimen représenté par WEILER (1933, Pl. 2, fig. 1).

Forme du corps. – Cette espèce qui atteint parfois une grande taille (le spécimen SMNS 51022 avait une longueur standard proche de 285 mm), possède un corps fusiforme, plus ou moins élancé selon les individus considérés puisque sa hauteur peut être comprise de trois à plus de cinq fois dans la longueur standard, ce qui permet de comprendre que WEILER (1933), qui n'avait examiné qu'un faible nombre de spécimens, ait cru pouvoir distinguer deux espèces au sein de cette population. En réalité, comme le montre le diagramme qui traduit l'évolution du rapport entre la hauteur maximale du corps et la longueur standard (Fig. 18), ce critère ne permet pas de distinguer deux populations distinctes parmi les perches fossiles de Willershausen. La tête est relativement grande: sa longueur constitue le plus souvent un peu moins du tiers de la longueur standard. La nageoire caudale, fourchue, a une longueur qui est comprise environ 5 fois dans la longueur standard.

La tête. – Bien que son état de conservation ne permette pas d'en donner une de-

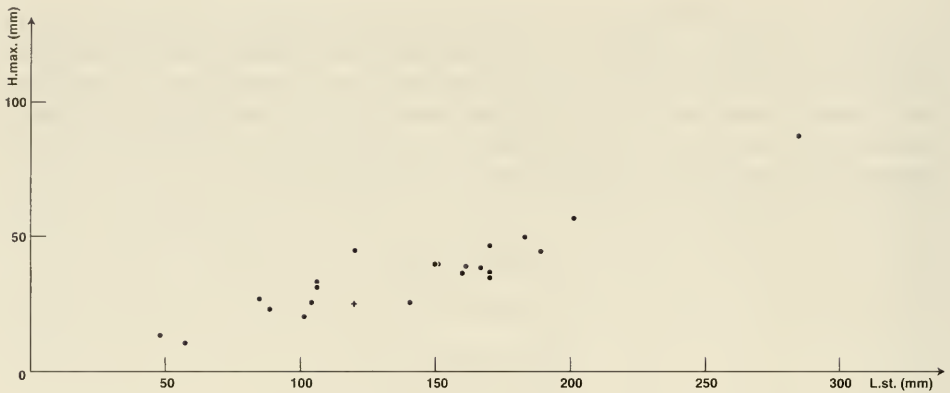


Fig. 18. *Perca fossilis* n. sp. Evolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard.

L'holotype de *Perca «elongata»* WEILER est représenté par une croix (+).

scription détaillée, les caractères ostéologiques qu'il est possible d'y observer ne diffèrent en rien de ceux de l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. De forme relativement massive, la tête est caractérisée par son orbite assez grande dont le diamètre horizontal égale environ le tiers de sa longueur. Du toit crânien, on distingue les frontaux très longs en arrière desquels prend place la crête occipitale saillante dont l'arête dorsale est pratiquement située dans le prolongement de la ligne des frontaux. Une fosse temporale est visible sur le spécimen IMGPGö 991-1 (WEILER, 1933, Pl. 1, fig. 1). La cavité buccale est longue, l'articulation de la mandibule avec le crâne prenant place au-dessous de la moitié postérieure de l'orbite. Le dentaire, robuste, possède un bord oral rectiligne; son processus oral est garni de nombreuses petites dents villiformes disposées en plusieurs rangées. Le bord oral de la mâchoire supérieure est constitué par le processus oral du prémaxillaire qui, comme celui du dentaire, porte de nombreuses petites dents villiformes.

La région operculaire est bien conservée sur le spécimen IMGPGö 52-30870 conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen (Fig. 19; Pl. 10, fig. 4), où l'on peut notamment observer l'opercule prolongé postérieurement par une épine unique. Son bord postéro-ventral, contre lequel vient s'accoler le sousopercule, détermine un angle d'environ 50° avec son bord antérieur. Le sousopercule, en forme de triangle très étiré vers l'arrière, se termine postérieurement par quelques épines. La majeure partie du bord ventral de l'interopercule est orné d'une série de petites épines. Le préopercule est caractérisé par le grand développement de sa branche verticale dont la longueur atteint une fois et demie celle de la branche inférieure. Le bord postérieur de sa branche verticale est orné d'une série de petites épines dirigées vers l'arrière, les plus inférieures ayant cependant tendance à s'incliner légèrement vers le bas. Le bord ventral de sa branche inférieure porte en revanche 7 ou 8 épines assez fortes dirigées à la fois vers le bas et de plus en plus nettement vers l'avant lorsqu'on se rapproche de son extrémité antérieure.

Une otolithe est fossilisée in situ sur le spécimen SMNS 59655. De forme ovoïde, sa hauteur égale approximativement la moitié de sa longueur (Fig. 20; Pl. 10, fig. 2).

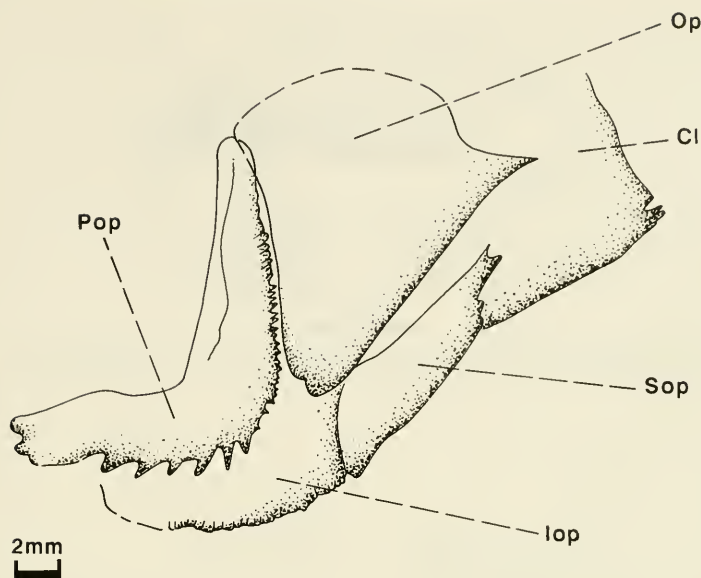


Fig. 19. *Perca fossilis* nov. sp. Région operculaire du spécimen IMGPGö 52-30870.
Cl: cleithrum; lop: interopercule; Op: opercule; Pop: préopercule; Sop: sous-opercule.

Elle est principalement caractérisée par la forme émoussée de son rostrum dont l'extrémité antérieure est régulièrement arrondie. Son bord ventral, faiblement convexe, est pratiquement linéaire. Au contraire, le bord dorsal de l'otolithe est très fortement accidenté par une série de 7 tubercules saillants séparés les uns des autres par des dépressions plus ou moins marquées. Le sulcus, pratiquement rectiligne est divisé en un ostium assez large, de forme subtriangulaire, et une cauda assez peu profonde bien délimitée, à la fois dorsalement et ventralement, par des crista nettement marquées et circonscrite postérieurement par un contour arrondi. Une aréa peu déprimée prend place sur le champ dorsal. Le champ ventral est, au contraire, faiblement convexe.

Le corps. – La colonne vertébrale se compose généralement d'une quarantaine de vertèbres dont 19 à 22 postabdominales (Fig. 21), le nombre de vertèbres abdominales étant le plus souvent compris entre 20 et 22. Les centra vertébraux, relativement courts par rapport à leur hauteur dans la région abdominale, tendent à s'allonger progressivement vers l'arrière. Ils supportent des neurapophyses et, dans la région postabdominale, des hémapophyses dont l'extrémité distale prend approximativement place aux 2/3 de la distance séparant les parties dorsale et ventrale des centra, respectivement des bords dorsal et ventral du corps.

Les côtes pleurales, au nombre de 14 ou 15 paires, sont assez fortes ; leur longueur représente près des 2/3 de la hauteur de la cavité abdominale.

La nageoire caudale est assez profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux excède à peine la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. On y dénombre 17 lépidotriches principaux, dont 15 sont à la fois articulés et bifurqués, en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement 7 ou 8 rayons marginaux.

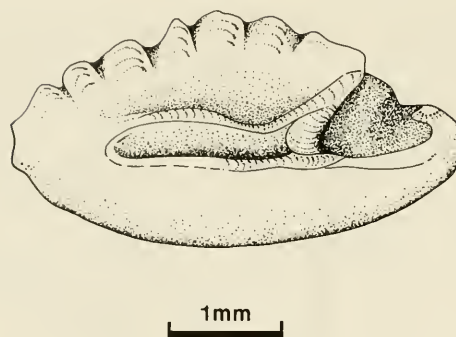


Fig. 20. *Perca fossilis* n. sp. Otolithe fossilisée in situ sur le spécimen SMNS 59655.

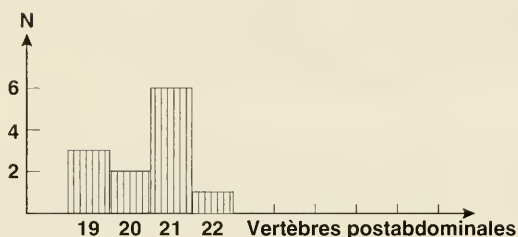


Fig. 21. *Perca fossilis* n. sp. Nombre de vertèbres postabdominales.

Le squelette caudal axial est composé de cinq éléments qui, par leurs neurapophyses et hémaphyses allongées ou plus ou moins profondément modifiées, concourent au soutien de la nageoire caudale. On y reconnaît postérieurement le complexe uro-terminal qui est prolongé vers l'arrière par l'uroneural (pleurostyle), lequel détermine un angle d'environ 145° avec l'axe de la colonne vertébrale. Le complexe uro-terminal supporte ventralement le parhypural et les quatre hypuraux. Dorsalement prennent place trois épuraux qui surmontent les arcs neuraux réduits portés par les deux centra préuraux postérieurs. Le centrum préural situé juste devant ceux-ci supporte une neurapophyse et une hémaphyse très longues. La neurapophyse portée par le centrum préural le plus antérieur est également très développée.

La nageoire dorsale est divisée en deux parties séparées par un bref diastème. La nageoire dorsale antérieure comporte 13 à 15 épines (Fig. 22) relativement grêles dont la taille s'accroît progressivement jusqu'à la cinquième, la longueur de celle-ci égalant environ la moitié de la hauteur maximale du corps. La longueur des épines suivantes demeure approximativement constante, avant de diminuer, d'abord faiblement, puis plus rapidement vers l'arrière. La seconde partie de la nageoire dorsale se compose d'une épine relativement courte et de 11 à 13 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués (Fig. 23) dont la longueur ne semble pas avoir été supérieure à celle des plus longues épines de la partie antérieure de la nageoire.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est composé de 27 axonostes proximaux. Quatorze d'entre eux supportent la nageoire dorsale épineuse, les treize autres assurant le soutien de la partie molle de la nageoire. Nettement en avant du premier axonoste proximal de la dorsale antérieure s'observe un prédorsal unique allongé, carac-

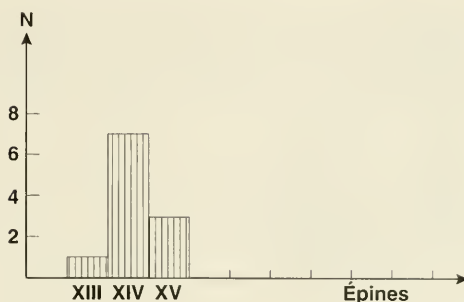


Fig. 22. *Perca fossilis* n. sp. Composition de la nageoire dorsale antérieure.

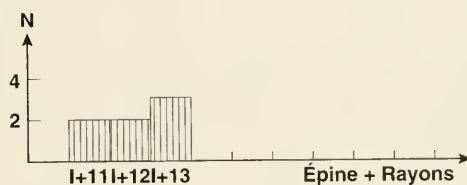


Fig. 23. *Perca fossilis* n. sp. Composition de la nageoire dorsale postérieure.

térisé par son extrémité distale élargie, et dont l'extrémité proximale prend place en avant de la neurapophyse portée par le premier centrum vertébral. La formule de Smith et Bailey (1961) s'écrit 0-1-.

La nageoire anale est pratiquement opposée à la partie postérieure de la dorsale mais débute toutefois assez nettement en arrière de la verticale passant par l'origine de celle-ci. Elle débute par deux épines relativement grêles – la seconde étant un peu plus longue que l'épine antérieure –, en arrière desquelles prennent place 7 à 9 lépidotriches articulés et bifurqués (Fig. 24) dont la longueur, initialement un peu supérieure à celle des épines, diminue ensuite progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de l'anale débute par un long axonoste assez robuste qui s'accolle à la partie distale de l'hémapophyse antérieure pour constituer le complexe hémamaxinal. En arrière prennent généralement place 9 axonostes proximaux dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière, si bien que seule l'extrémité proximale des axonostes proximaux antérieurs s'intercale entre les extrémités distales des hémapophyses correspondantes.

De la ceinture scapulaire, on connaît principalement le cleithrum, caractérisé par sa branche ventrale très longue et dont l'angle postéro-ventral est orné d'une série de petites épines dont le nombre semble varier de 3 à 7 selon les individus. Des épines semblables sont également présentes sur le bord postérieur du posttemporal.

Les nageoires pectorales semblent avoir comporté au moins une douzaine de lépidotriches dont la longueur des plus développés égalait approximativement la moitié de celle de la tête.

Les nageoires pelviennes, situées en position thoracique, débutent cependant sensiblement en arrière de la verticale passant par la base des pectorales. Elles se composent d'une épine relativement grêle et de 5 lépidotriches articulés et bifurqués dont la longueur égale environ une fois et demie celle de l'épine. Les os pelviens longs et relativement étroits s'articulent avec la branche ventrale du cleithrum. Le spécimen

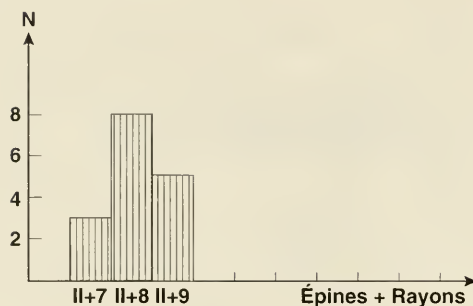


Fig. 24. *Perca fossilis* n. sp. Composition de la nageoire anale.

IMGPGö 52–19349 permet d'observer le grand développement du processus post-pelvien dont la longueur égale environ 1/5 de celle des os pelviens.

Les écailles, cténoïdes, sont relativement petites. Comme le montre le spécimen IMGPGö 52–21696, leur surface montre quelques circuli concentriques, tandis que leur champ postérieur porte une série de radii disposés en éventail, qui se terminent en spinules (Pl. 10, fig. 3). Dans la région abdominale, la ligne latérale occupe une position élevée, sensiblement au-dessus de la colonne vertébrale. Le nombre d'écailles composant la ligne latérale paraît avoir généralement varié entre 65 à 80. On notera que ce nombre, estimé sur les spécimen IMGPGö 991–1 et 52–30870, est légèrement supérieur à celui observé chez les représentants actuels de l'espèce *Perca fluviatilis* L. dont la ligne latérale comporte le plus souvent 60 à 70 écailles.

Rapports et différences. – Dans ses grandes lignes, la population de perches fossiles récoltée dans le Pliocène de Willershausen présente de grandes similitudes avec l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. Toutefois, comme nous l'avons noté précédemment (GAUDANT, 1987), certaines différences justifient leur attribution à une espèce distincte. C'est notamment le cas de de l'otolithe qui diffère légèrement de celle de l'espèce actuelle *P. fluviatilis* L. par la forme plus massive de son rostrum dont l'extrémité antérieure est arrondie. C'est pourquoi nous proposons ici de désigner désormais les perches fossiles de Willershausen sous le nom de *Perca fossilis* n. sp. afin de rendre hommage à WEGELE (1914) qui les avait désignées comme *Perca fluviatilis* L. *fossilis* nov. var. Toutefois, faute d'avoir explicité la distinction qu'il avait cru devoir établir, *fossilis* WEGELE a le statut de nomen nudum.

3. Conclusion

La révision de l'ichthyofaune du Pliocène supérieur de Willershausen a permis de préciser sa composition en signalant pour la première fois la présence d'un brochet: *Esox* cf. *lucius* L. dans l'argile claire, et de carassins: *Carassius* cf. *carassius* (L.) et de rotengles: *Scardinius erythrophthalmus* (L.) dans le banc carbonaté fossilifère.

On soulignera que cette ichthyofaune comprend, outre plusieurs espèces actuelles: *Rutilus* cf. *rutilus* (L.) (var. *fossilis* selon WEGELE, 1914), *Scardinius erythrophthalmus* (L.), des espèces qui leur sont très étroitement apparentées: *Carassius* cf. *carassius* (L.) et *Perca fossilis* nov. sp. En revanche, les tanches de Willershausen appartiennent indubitablement à une espèce distincte dont les caractères sont intermé-

diaires entre ceux des espèces miocènes *T. furcata* AGASSIZ et *T. micropygoptera* AGASSIZ et ceux de l'espèce actuelle *T. tinca* (L.). Nous rappellerons enfin, pour mémoire, la présence à Willershausen d'un spécimen juvénile de Siluridae désigné ici comme *Silurus*(?) sp.

Cette ichthyofaune, composée d'un Esocidae, de quatre espèces de Cyprinidae, d'un Siluridae et d'un Percidae, présente donc un cachet fondamentalement dulcaquicole que confirme encore la présence dans le gisement d'un Anoure : *Rana trausni* SPINAR (SPINAR, 1980), d'un Urodèle: *Andrias* TSCHUDI (WESTPHAL, 1967) et d'une Tortue alligator: *Chelydropsis* MLYNARSKI, un genre fossile étroitement apparenté à *Chelydra* SCHWEIGGER. Cette interprétation est confirmée par l'absence de l'espèce euryhaline *Gasterosteus aculeatus* L. qui est par ailleurs présente dans le Tiglien de Tegelen (Pays-Bas) (GAUDANT, 1979).

Au sein de cette ichthyofaune, nous avons tenté d'estimer l'abondance relative de chaque espèce présente dans le banc carbonaté fossilifère – ce qui a pour conséquence d'exclure *Esox* cf. *lucius* L. –, en nous fondant sur un échantillon comportant 82 spécimens qu'il nous a été possible de déterminer. Il est ainsi apparu que deux espèces sont largement dominantes: *Tinca pliocaenica* n. sp. représentée par 35 individus (soit 42,7 % de l'ichthyofaune) et *Perca fossilis* n. sp. avec 34 spécimens (41,5 %). *Rutilus* cf. *rutilus* (L.) et *Scardinius erythrophthalmus* (L.) ne sont connues chacune que par cinq individus (6,1 %) alors que seuls deux alevins de *Carassius* cf. *carassius* (L.) ont été récoltés (soit 2,4 %). Enfin, le genre *Silurus* L. n'est représenté que par un seul individu juvénile.

On notera tout d'abord que dans l'ichthyofaune provenant du banc carbonaté figure un nombre non négligeable d'alevins et d'individus juvéniles. C'est ainsi que nous avons observé quatre tanches: *Tinca pliocaenica* n. sp. dont la longueur standard égale 25, 45, 62,5 et 66 mm. De même deux perches: *Perca fossilis* n. sp. mesurent respectivement 16 et 48 mm. Les deux carassins: *Carassius* cf. *carassius* (L.) ont une longueur de 21 et d'environ 26,5 mm (cette valeur étant estimée à partir d'un individu incomplet). Enfin, l'unique silure devait mesurer environ 100 mm, ce qui correspond à un spécimen juvénile. La coexistence dans le gisement d'alevins et d'individus adultes, fossilisés sous forme de squelettes en connexion, indique que ces poissons ont vécu et se sont reproduits sur place, dans le lac de Willershausen. Or, parmi les espèces énumérées précédemment, plusieurs possèdent un mode de vie benthique. C'est le cas des tanches dont les représentants actuels vivent sur les fonds vaseux ou herbeux des lacs et des étangs. Il en est de même pour les carassins et pour les silures, ce qui nous conduit à penser que le fond du lac était baigné par de l'eau douce, rendant possible, au moins à sa périphérie, le développement d'une végétation sommersse à *Potamogeton*, *Myriophyllum*, etc.

Cette interprétation doit cependant être modulée pour tenir compte des observations obtenues par KRASSKE (1932) qui, dans son étude de la flore diatomitique de la «couche marneuse» (c'est-à-dire du banc carbonaté fossilifère) identifia un certain nombre d'espèces halophiles: *Synedra pulchella*, *Mastogloia elliptica*, *Navicula halophila*, *N. protracta*, *N. pygmaea*, *N. elegans*, *Rhopalodia gibberula* et *Nitzschia punctata*. Celles-ci y sont associées à des espèces lacustres planctoniques comme *Cyclotella comta*, *Stephanodius astraea* et *S. hantzschii*, ces deux dernières caractérisant les lacs eutrophes. Pour tenter de concilier ces données en apparence contradictoires, MEISCHNER & PAUL (1977) admettent que le lac de Willershausen était de type méromictique, son hypolimnion étant rendu plus ou moins saumâtre par des sau-

mures remontant du Zechstein. Les limites de tolérance des poissons identifiés dans le banc carbonaté fossilifère de Willershausen permettent d'envisager une salinité maximale d'environ 8 à 10 ‰ de l'hypolimnion.

D'un point de vue paléoclimatologique, l'ichthyofaune pliocène de Willershausen, qui est composée uniquement d'espèces européennes ou eurasiatiques actuelles ou de formes qui leur sont très étroitement apparentées, suggère un climat qui ne devait pas différer de celui qui caractérise actuellement l'Allemagne. Toutefois, des indications quelque peu divergentes sont apportées par certains fossiles «exotiques» tels qu'*Andrias scheuchzeri* (HOLL) une espèce dont les représentants actuels vivent en Asie orientale sous des climats de type subtropical. De même, le genre *Chelydropsis* MLYNARSKI est-il étroitement apparenté au genre actuel *Chelydra* SCHWEIGER dont l'aire de répartition correspond au Sud-Est des Etats-Unis.

Cette impression est confirmée par la découverte dans le gisement de plusieurs insectes qui vivent actuellement sous des climats plus chauds, de type méditerranéen à subtropical, voire tropical. Tel est le cas de la mante religieuse, *Mantis religiosa* L., de la cigale : *Cicada orni* L., d'un termite : *Ulmeriella willershausensis* WEIDNER, appartenant à la famille des Hodotermitidae, de courtilières (taupes-grillons) *Grillotalpa africana* BEAUVOIS, très largement répandue en Afrique, Asie tropicale et Australie, et de *Ptyelus grossus* FABRICIUS, actuellement répandue en Afrique, au Sud du Sahara (WEIDNER, 1968).

De même, comme l'a souligné MEISCHNER (1994) en se fondant sur les travaux de STRAUS (1952, 1966), la flore fossile de Willershausen comporte, outre de nombreux composants des forêts actuelles d'Europe centrale, un certain nombre d'éléments qui ne vivent aujourd'hui qu'en Amérique du Nord ou en Asie orientale, tandis que d'autres sont de type méditerranéen.

Tous ces éléments conduisent à penser que si le climat était bien de type tempéré, comme le suggère tout particulièrement l'ichthyofaune étudiée dans le présent article, il devait être un peu plus chaud, avec des hivers probablement moins froids que ceux qui caractérisent de nos jours le Harz.

Remerciements

L'auteur remercie tout particulièrement le Professeur H. ELTGEN (Clausthal-Zellerfeld) et les Docteurs R. BÖTTCHER (Stuttgart) et S. RITZKOWSKI (Göttingen) qui ont grandement facilité la préparation de la présente étude en consentant le prêt des spécimens les plus significatifs. Il est également redevable d'informations et de documentation concernant le gisement fossilifère de Willershausen que lui ont aimablement communiqué le Professeur D. MEISCHNER et le Docteur J. PAUL (Göttingen). Par ailleurs, le Docteur P. MEIN (Lyon) a bien voulu lui indiquer la signification biostratigraphique des mammifères fossiles découverts à Willershausen. L'illustration est due au talent de J. DYON (Paris). Enfin le Docteur G. BLOOS (Stuttgart) s'est chargé du travail éditorial.

4. Bibliographie

- AGASSIZ, L. (1833–1844): Recherches sur les poissons fossiles, 5: XII+122+160 p., 95 pl. (Atlas); Neuchâtel (Petitpierre).
 BOULENGER, G. A. (1907): Anderson's Zoology of Egypt. The Fishes of the Nile. LI+578 p.; London (Hugh Rees Ltd.).
 FEJFAR, O. & STORCH, G. (1990) : Eine pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen. – 1. Nagetiere: Mammalia, Rodentia. – Senckenb. Lethaea, 71: 139–184; Frankfurt a. M.

- FINKENWIRTH, A. (1964): Das Eisenerz des Lias γ (g) am Kahlberg bei Echte und der Weissjura in Süd-Hannover. – Beih. geol. Jb., **56**: 1–131; Hannover.
- GAUDANT, J. (1979): L'ichthyofaune tiglienne de Tegelen (Pays-Bas): signification paléocéologique et paléoclimatique. – Scripta geol., **50**: 1–16; Leiden.
- (1980): Mise au point sur l'ichthyofaune miocène d'Öhningen (Baden, Allemagne). – C. R. Acad. Sci., **291** (D): 1033–1036; Paris.
 - (1987): Mise au point sur l'ichthyofaune pliocène de Willershausen-am-Harz (Allemagne). – C. R. Acad. Sci., **305** (II): 811–814; Paris.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. (1809): Poissons. – In: Description de l'Égypte ou Recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de Sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand. Histoire naturelle, Planches, T. 1, 27 pl.; Paris (Imprimerie impériale).
- KLÄHN, H. (1932): Mastodon arvernensis Croz. und Job. aus dem Mittelplozän von Willershausen und die Bedeutung des Vorkommens für Pliocänfragen. – N. Jb. Miner. Geol. Paläont., (B), Beil.-Bd. **68**: 149–178; Stuttgart.
- MEISCHNER, D. (1994): Die ehemalige Tongrube Willershausen, ein Naturdenkmal von weltweiter Bedeutung. – In: JÄCKEL, H., DIESNER, R. & HILLEBRECHT, W. (Hrsg): Willershausen am Harz – Umriss einer Dorfgeschichte, Festschrift anlässlich der Feierlichkeiten des Jahres 1994 zur ersten urkundlichen Erwähnung Willershausens vor 700 Jahren: 9–30; Willershausen.
- MEISCHNER, D. & PAUL, J. (1977): Introduction to the geology of the Harz Mountains. – In: III. International Symposium on environmental biogeochemistry Wolfenbüttel, West Germany, 1977, Field Guide Harz Mountains: 2–12.
- OBRHELOVÁ, N. (1970): Fische aus den Süßwasserablagerungen des Villafranchium im Süden der CSSR. – Geologie, **19**: 569–587; Berlin.
- RIETSCHEL, S. & STORCH, G. (1974): Außergewöhnlich erhaltene Waldmäuse (*Apodemus atavus* Heller 1936) aus dem Ober-Plozän von Willershausen am Harz. – Senckenb. Lethaea, **54**: 491–519; Frankfurt a. M.
- RUTTE, E. (1962): Schlundzähne von Süßwasserfischen. – Palaeontographica, (A), **120**: 165–212; Stuttgart.
- SCHMIDT, H. (1949): Der Artenreichtum einer voreiszeitlichen Lebensgemeinschaft. – Beitr. Naturkde. Niedersachsen, **4**: 30–37; Osnabrück.
- (1966): Eine Entwicklungsreihe bei Schildkröten der Gattung *Chelydra*. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **125**: 19–28; Stuttgart.
- SMITH, C. L. & BAILEY, R. M. (1961): Evolution of the dorsal-fin supports of Percoid fishes. – Pap. Michigan Acad. Sci. Arts Lett., **46**: 345–363; Ann Arbor.
- ŠPINAR, Z. V. (1980): Fossile Raniden aus dem oberen Plozän von Willershausen (Niedersachsen). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (B), **53**: 1–53; Stuttgart.
- STRAUS, A. (1952): Beiträge zur Pliocänflora von Willershausen. III: Die niederen Pflanzengruppen bis zu den Gymnospermen. – Palaeontographica, (B), **93**: 1–44; Stuttgart.
- (1966): Wald vor der Eiszeit. – Berliner Naturschutzbl., **10**: 57–63; Berlin.
- VINKEN, R. (1967): Kurzer Überblick über die Geologie der Umgebung von Willershausen. – Ber. naturhist. Ges. Hannover, **111**: 5–14; Hannover.
- WEGELE, H. (1914): Stratigraphie und Tektonik der tertiären Ablagerungen von Olderode-Düderode-Willershausen. – Inaugural-Dissertation, 38 S.; Göttingen (A. Rüttgerodt).
- WEIDNER, H. (1968): Eine Maulwurfsgrippe aus dem Plozän von Willershausen. – Beih. Ber. naturhist. Ges. Hannover, **6**: 5–12; Hannover.
- WEILER, W. (1933): Die Fischreste aus dem Oberpliocän von Willershausen. – Arch. Hydrobiol., **25**: 291–304; Stuttgart.
- (1956): Über eine neue Gattung der Welse (Fam. Siluridae) aus dem Plozän von Willershausen. – Paläont. Z., **30**, 180–189; Stuttgart.
 - (1965): Die Fischfauna des interglazialen Beckentons von Bilshausen bei Göttingen. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **123**: 202–219; Stuttgart.
- WESTPHAL, F. (1967): Erster Nachweis des Riesensalamanders (*Andrias*, Urodela, Amphibia) im europäischen Jungpliocän. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1967**: 67–73; Stuttgart.

Adresse de l'auteur:

Jean Gaudant, 17, rue du Docteur Magnan, F-75013 Paris, France.

Planche 1

Esox cf. lucius L.

- Fig. 1. Toit crânien provenant de l'argile claire («heller Ton»). Spécimen IMGPGö 12421, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
Cliché D. SERRETTE
- Fig. 2. Schéma interprétatif du même.
p. c. s. o.: pores du canal supraorbitaire; s. o. c.: canal supraorbitaire.

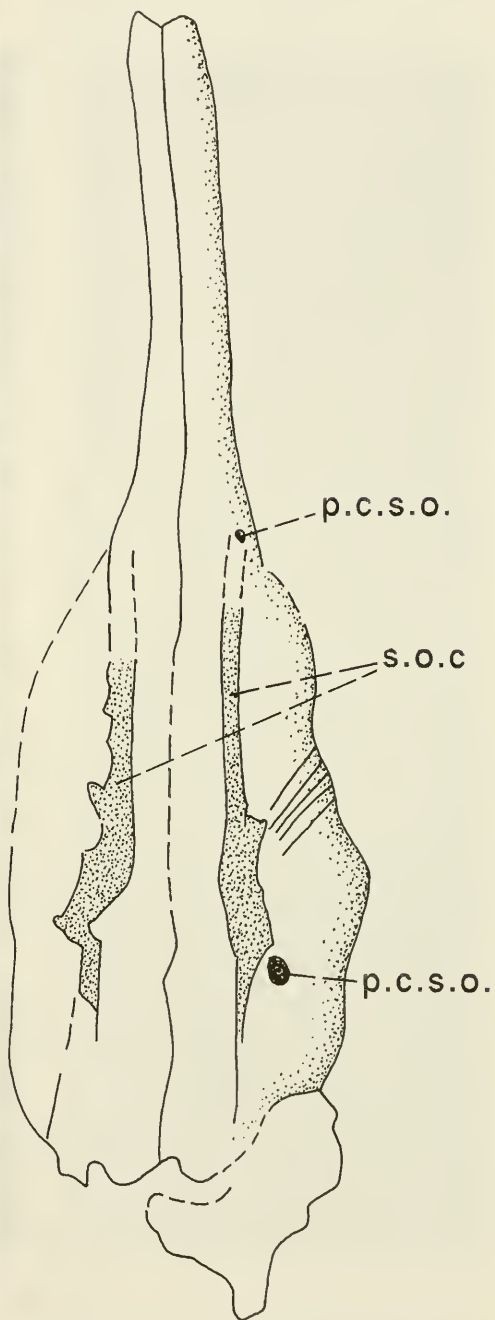


Planche 2

Carassius cf. *carassius* (L.)

- Fig. 1. Vue générale du spécimen n° 592 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld.
- Fig. 2. Vue générale du spécimen IMGPGö 52-23648, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
(La flèche désigne le rayon ossifié de la nageoire anale).
- Fig. 3. Avant-dernière dent pharyngienne prélevée sur le spécimen n 592 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue postérieure.
- Fig. 4. Dernière dent pharyngienne prélevée sur le spécimen n° 592 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue postérieure.

1-2 : clichés D. SERRETTE

3-4 : électrophotographies S. LAROCHE



Planche 3

Tinca pliocaenica n. sp.

- Fig. 1. Vue générale du spécimen SMNS 51017a, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.
- Fig. 2. Vue générale du spécimen IMGPGö 991-5 (holotype), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen. Ce même spécimen fut précédemment figuré par WEILER (1933, Pl. 2, fig. 2) comme *Tinca leptosoma* AGASSIZ.

Clichés D. SERRETTE

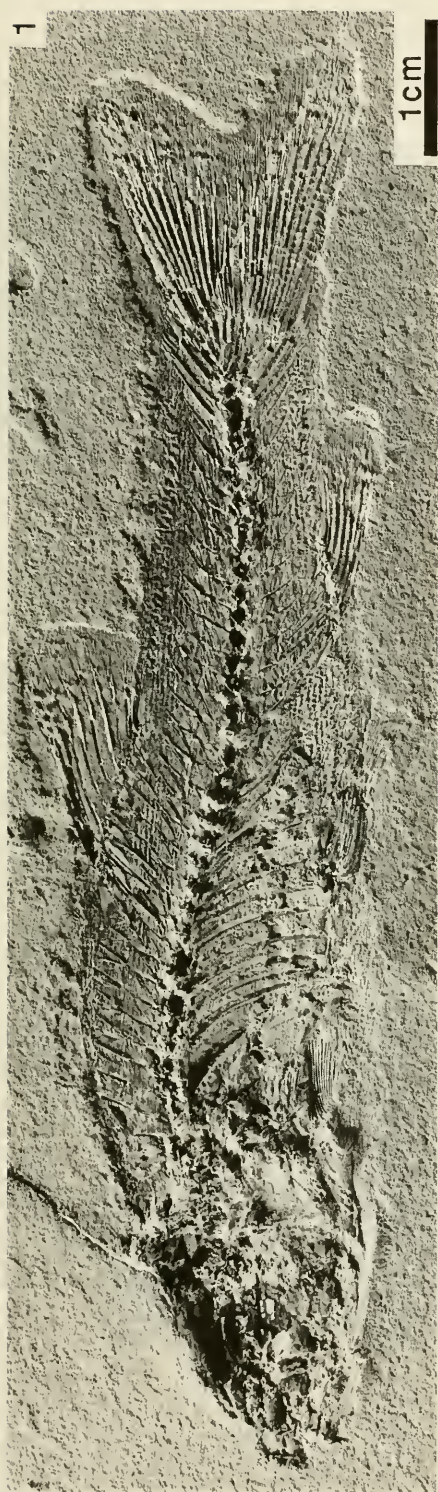


Planche 4

Tinca pliocaenica n. sp.

- Fig. 1. Avant-dernière dent pharyngienne gauche (notée 2), prélevée sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue antérieure.
- Fig. 2. Idem. Vue supérieure.
- Fig. 3. Idem. Vue postérieure.
- Fig. 4. Avant-dernière dent pharyngienne droite (notée 2), prélevée sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue postérieure.
- Fig. 5. Idem. Vue supérieure.
- Fig. 6. Idem. Vue antérieure.
- Fig. 7. Dent pharyngienne postérieure droite (notée 1), prélevée sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Face postérieure.
- Fig. 8. Ecaille de la région postabdominale du spécimen SMF P. 5445, conservé dans les collections paléozoologiques du Senckenberg-Museum de Francfort sur le Main.
- Fig. 9. Nageoire pelvienne du spécimen SMNS 50957, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. On remarquera l'épaississement qui affecte le premier rayon de la nageoire et qui caractérise les individus mâles.

1-7 : Electrophotographies S. LAROCHE

8-9 : Clichés D. SERRETTE

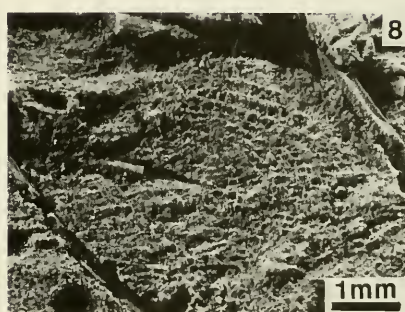
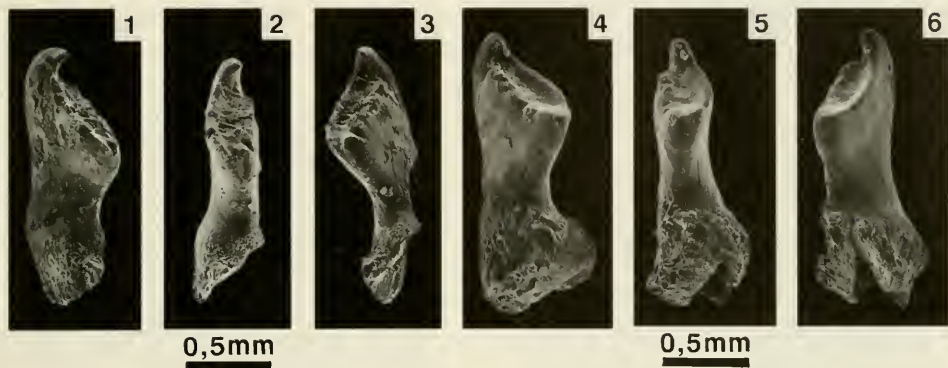


Planche 5

Rutilus cf. rutilus (L.)

- Fig. 1. Vue générale du spécimen IMGPGö 52-31195a, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
- Fig. 2. Vue générale du spécimen SMNS 51025, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

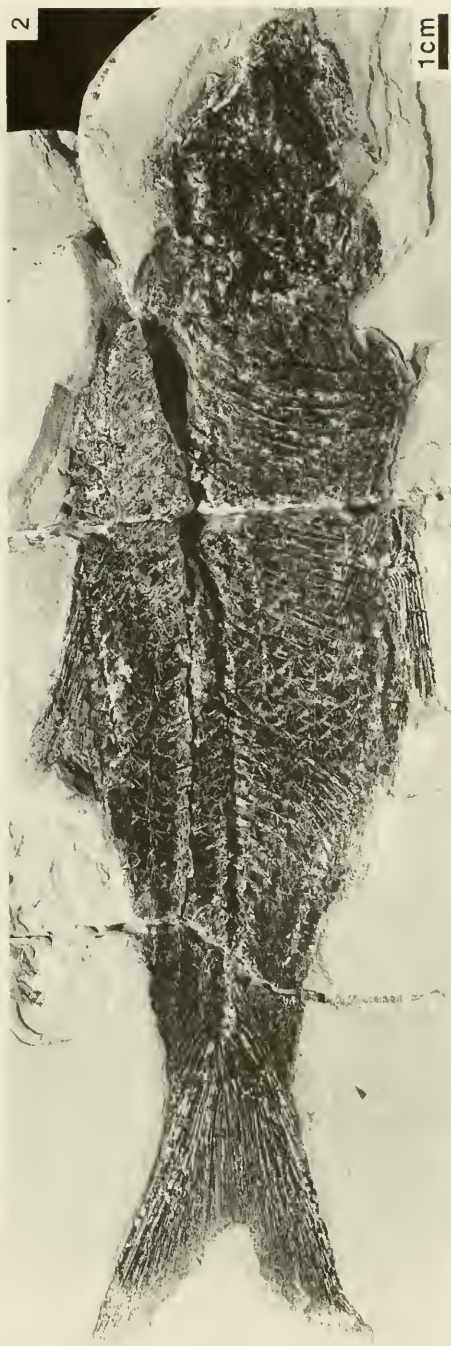


Planche 6

Rutilus cf. rutilus (L.)

- Fig. 1. Dent pharyngienne prélevée sur le spécimen IMGPÖ 52-20480, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen. Vue antérieure.
- Fig. 2. Idem. Vue supérieure.
- Fig. 3. Idem. Vue postérieure.
- Fig. 4. Dent pharyngienne prélevée sur le spécimen IMGPÖ 52-5765, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen. Vue postérieure.
- Fig. 5. Idem. Vue supérieure.
- Fig. 6. Idem. Vue antérieure.
- Fig. 7. Os pharyngien du spécimen IMGPÖ 52-20480, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
- Fig. 8. Vue générale du spécimen IMGPÖ 52-20480a (contre-empreinte du précédent), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

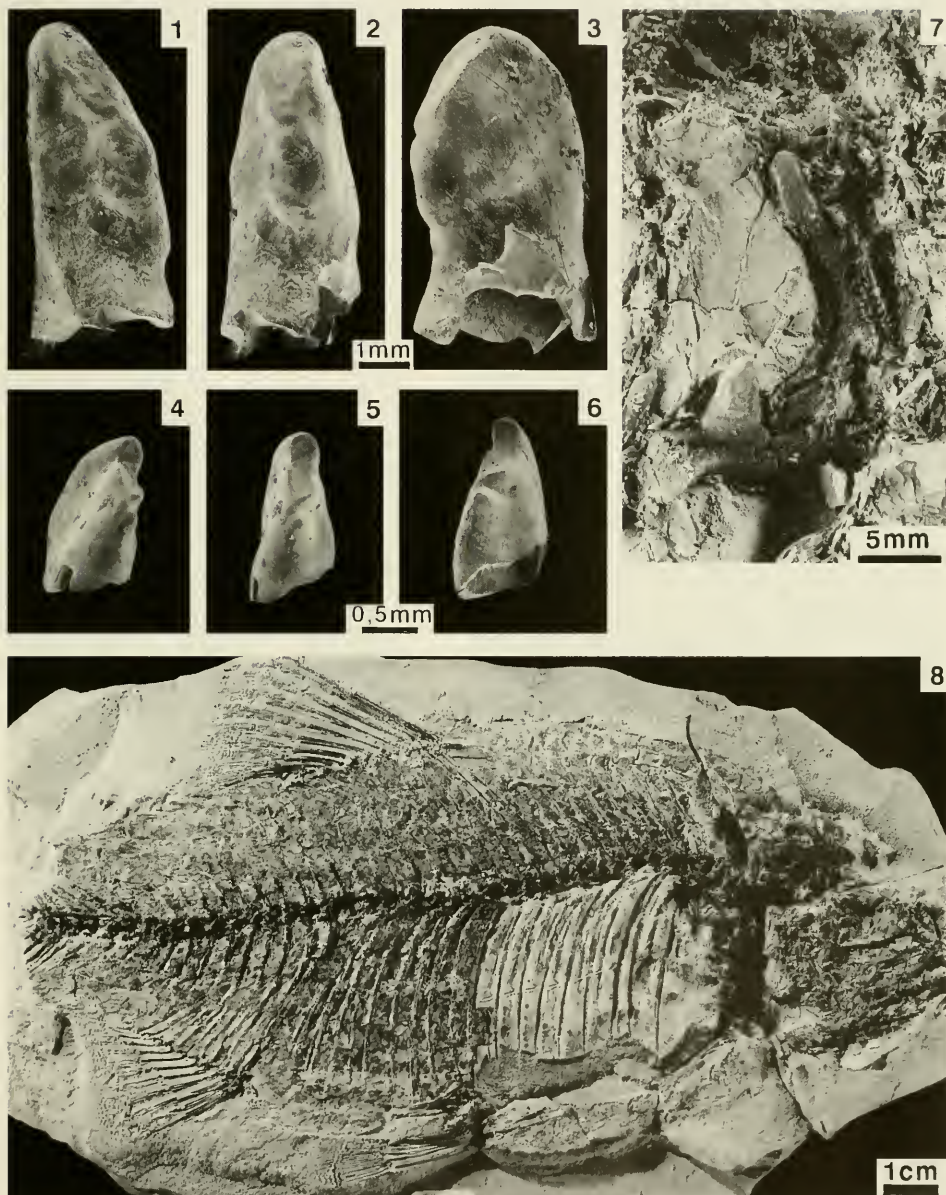


Planche 7

Scardinius erythrophthalmus (L.)

- Fig. 1. Vue générale du spécimen SMNS 50955, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.
- Fig. 2. Vue générale du spécimen 5 Diem de la collection Fuhrmann, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld.

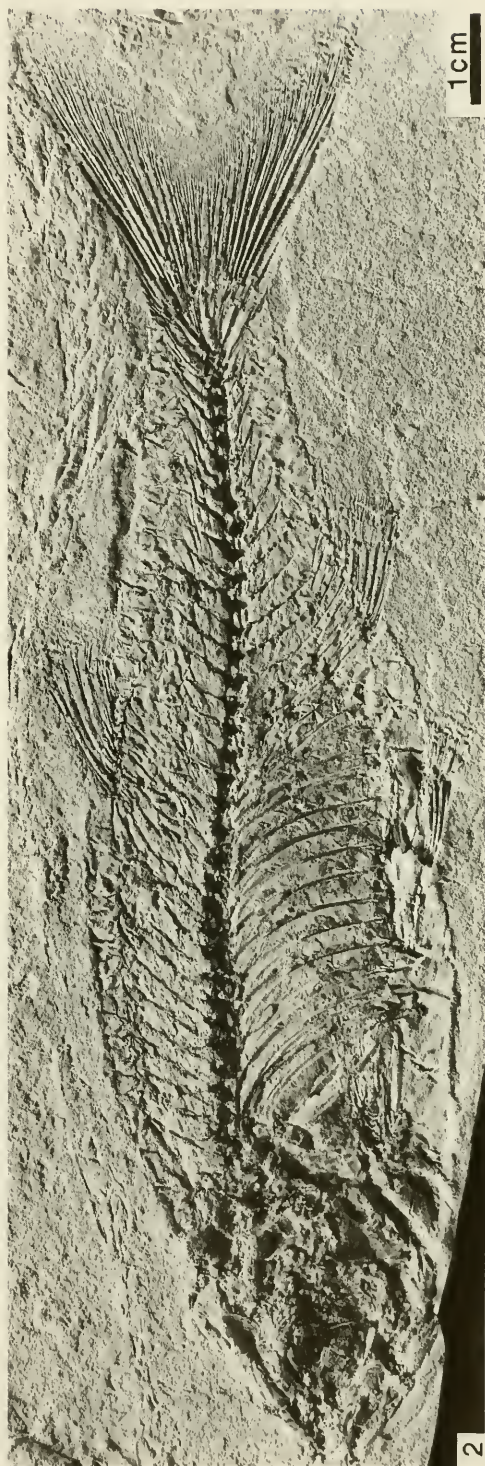


Planche 8

Scardinius erythrophthalmus (L.)

- Fig. 1. Dent pharyngienne droite provenant de la rangée principale, prélevée sur le spécimen SMNS 50956 (contre-empreinte de SMNS 51019), conservée dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. Face postérieure.
- Fig. 2. Vue supérieure de la même dent pharyngienne.
- Fig. 3. Face antérieure de la même dent pharyngienne.
- Fig. 4. Dent pharyngienne gauche provenant de la rangée latérale, prélevée sur le spécimen SMNS 50956 (contre-empreinte de SMNS 51019), conservée dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. Face antérieure.
- Fig. 5. Vue supérieure de la même dent pharyngienne.
- Fig. 6. Face postérieure de la même dent pharyngienne.
- Fig. 7. Vue générale du spécimen SMNS 51019, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

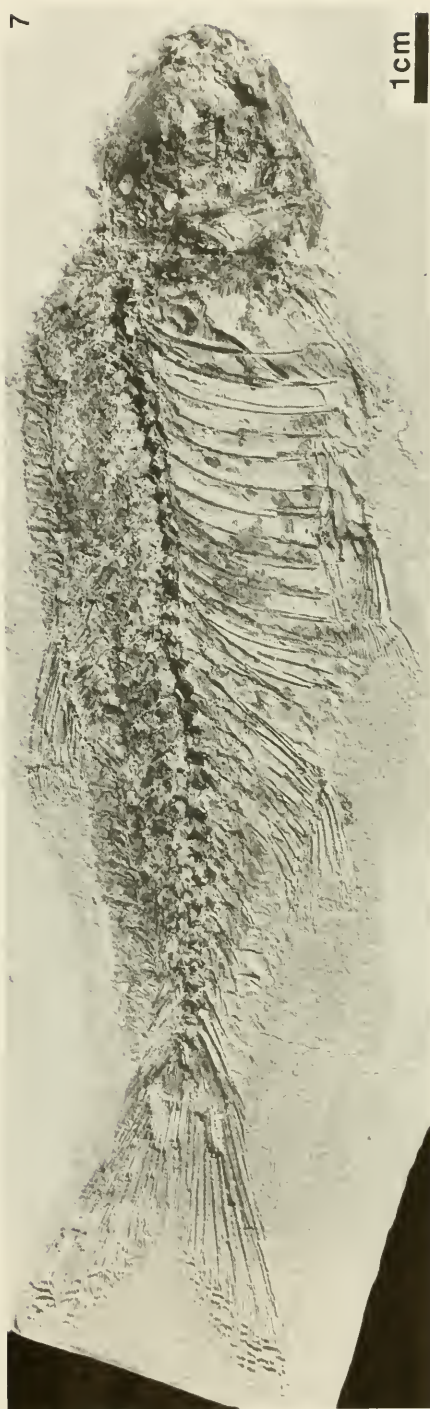
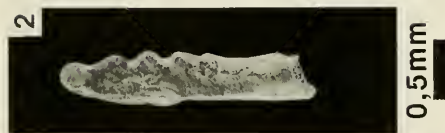
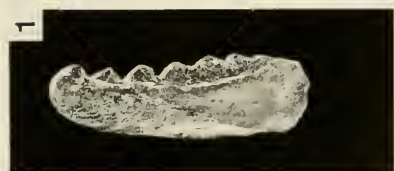


Planche 9

Silurus (?) sp.

- Fig. 1. Vue générale du spécimen IMGPGö 512-1 (Holotype de *Pliosilurus primus* WEILER), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
- Fig. 2. Vue générale du spécimen IMGPGö 52-4836 (contre-empreinte du précédent), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

Clichés D. SERRETTE

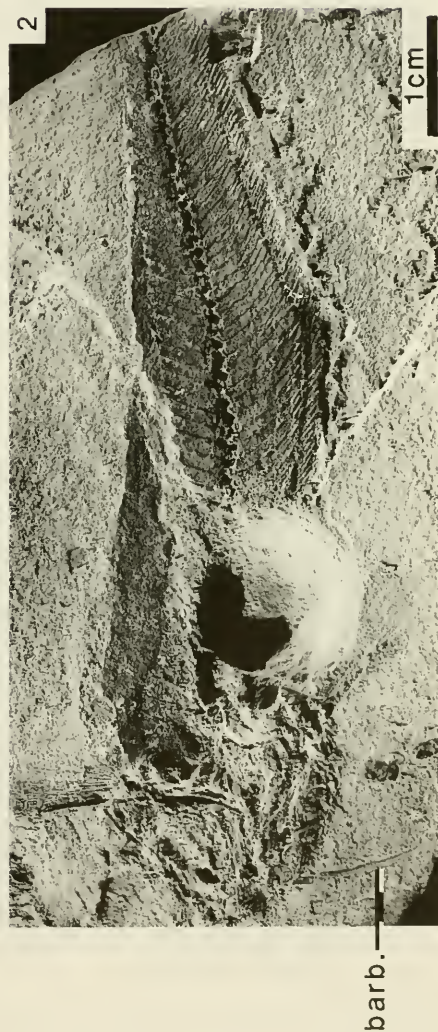
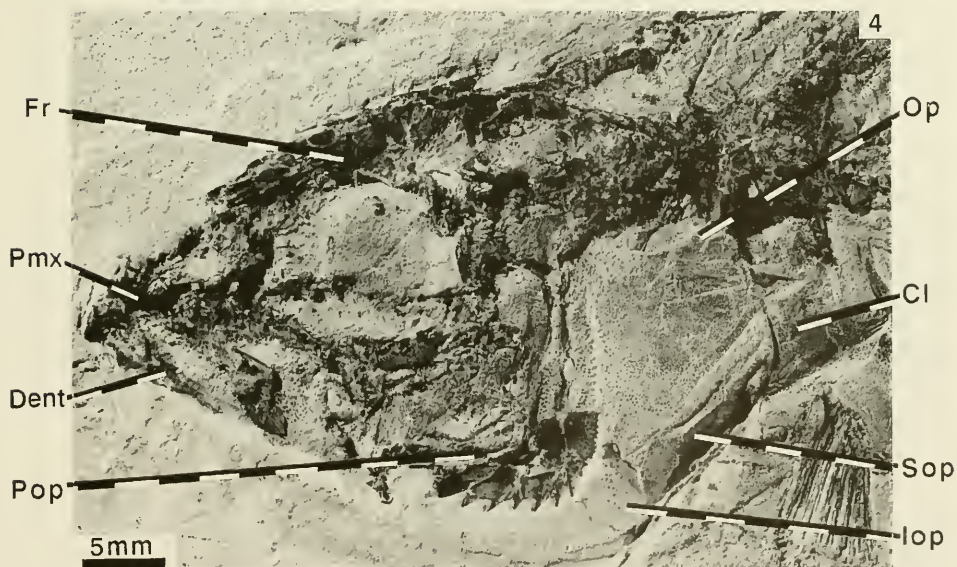
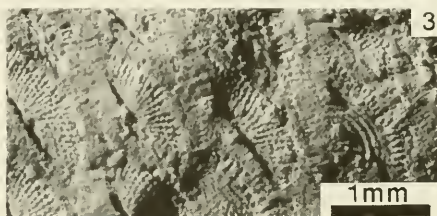
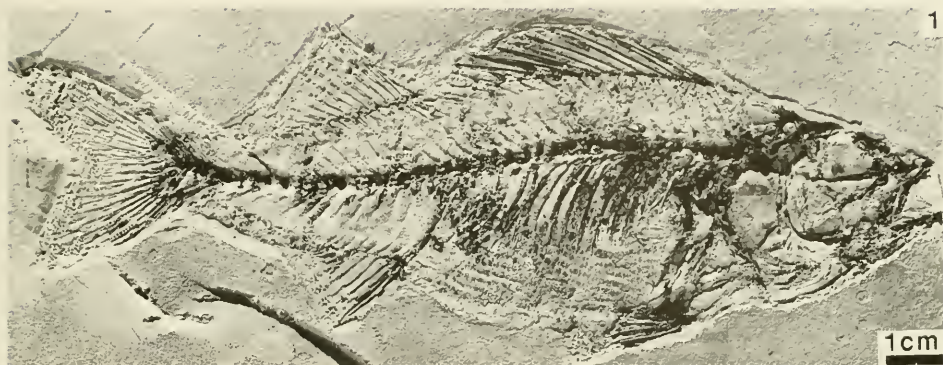


Planche 10

Perca antiqua n. sp.

- Fig. 1. Vue générale du spécimen IMGPGö 991-1 (Holotype), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
- Fig. 2. Otolithe fossilisée in situ sur le spécimen SMNS 59655 conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.
- Fig. 3. Ecailles de la partie dorsale de la région abdominale du spécimen IMGPGö 52-21696, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
- Fig. 4. Tête du spécimen IMGPGö 52-30870, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
Cl: cleithrum; Dent: dentaire; Fr: frontal; Iop: interopercule; Op: opercule; Pmx: prémaxillaire; Pop: préopercule; Sop: sousopercule.

Clichés D. SERRETTE



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [257_B](#)

Autor(en)/Author(s): Gaudant Jean

Artikel/Article: [L'ichthyofaune pliocene de Willershausen am Harz \(Basse Saxe, Allemagne\) - un reexamen 1-51](#)