

LES POISSONS PLATS FOSSILES (TELEOSTEI: PLEURONECTIFORMES) DE L'OLIGOCÈNE DE PIATRA NEAMT (ROUMANIE).

Dorin Sorin BACIU ¹ et Bruno CHANET ²

¹Muzeul de Stiinta ale Naturii, Str. Petru Rares nr. 26- 5600 Piatra Neamt, ROUMANIE

²Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM), c/o C. Deniel, pl. Nicolas Copernic,
Technopôle, Brest- Iroise, F- 29280 Plouzané, FRANCE

Résumé : Indiquer la présence de poissons plats fossiles dans l'Oligocène moyen de Piatra Neamt (Roumanie), préciser leur position systématique et mettre en évidence les données concernant la phylogénie des Pleuronectiformes apportés par ceux-ci constituent les trois objectifs majeurs de ce travail. Deux espèces de poissons plats ont été identifiées dans cette formation : *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931) et *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp.. Le réexamen de la première permet d'affirmer qu'elle appartient à la famille des Scophthalmidae et qu'il s'agit du plus ancien représentant connu de ce groupe. La seconde possède des os intermusculaires particuliers - les myorhabdoi - présents uniquement chez les Bothidae : *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. appartient donc aux Bothidae et est le plus ancien membre connu de cette famille. Leur présence dans le gisement de Piatra Neamt permet d'affirmer que les dichotomies entre les Bothidae, les Scophthalmidae et les autres Pleuronectiformes se sont déroulées avant l'Oligocène moyen.

Mots clés : Teleostéens, Pleuronectiformes, Bothidae, Scophthalmidae, Oligocène, Piatra Neamt, Roumanie.

Fossil flatfishes (Teleostei: Pleuronectiformes) from the Oligocene of Piatra Neamt (Romania)

Abstract : The aims of this paper are : i) to report the presence of fossil pleuronectiformes in the Middle Oligocene of Piatra Neamt (Romania), ii) to specify their systematic position, iii) to present the data they can bring about the phylogeny of flatfishes. Two species have been recognised : *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931) and *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp.. The present study provides new arguments to assess that the first species is the oldest known scophthalmid and then the first record of a fossil member of this flatfish family. As the latter possesses myorhabdoi, some peculiar intermuscular bones only present in bothids, *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. is the oldest known member of the Bothidae. Those results suggest that the dichotomies between the Bothidae, the Scophthalmidae and the remaining Pleuronectiformes occurred before Middle Oligocene.

Key words : Teleosteans, Pleuronectiformes, Bothidae, Scophthalmidae, Oligocene, Piatra Neamt, Romania.

Abridged English version

The present work is the result of a recent analysis of all fossil flatfishes discovered in the Oligocene of Piatra Neamt (Romania). The fossil fishes in the Romanian Oligocene were mentioned for the first time by Cosmovici (1887). They are present in the Oligocene formations of the external flysch, in the Vrancea Nappe. They are preserved in the fine bitu-

minous marls, witness of anoxic events, of Cozla hill (near Piatra Neamt). Paucă (1931; 1934; 1938) identified a fossil flatfish species among these fossils : *Rhombus stamatini*. Ciobanu (1977) described the abundant and diversified ichthyofauna of Piatra Neamt : 69 fossil species with 29 new species. In his work one new pleuronectiform species : *Solea prisca* is mentioned and in 1978 the same author described : *Scophthalmus pietricicensis*. He considered

them respectively as members of the Soleidae and the Scophthalmidae within the Pleuronectiformes. But these fossils were only studied on the basis of global similitudes and Chanet (1997), on the basis of bibliographic data, considered these two Romanian fossil species as *Pleuronectoidei incertae sedis*. In their re-examination of these fossils (15 specimens with counterpart), the present authors show that *R. stamatini*, *S. prisca* and *S. pietricicensis* presented the same skeleton characteristics : same polarity of ocular asymmetry, same numbers of vertebrae, same shape of the urohyal, same structure in the bones of the jaws. Then, they consider them as members of the same species. Moreover, these specimens present apomorphic features for the Pleuronectiformes order (cranial asymmetry, supracranial extension of the dorsal fin), for the suborder Pleuronectoidei (strong and sigmoid first pterygiophore of anal fin supporting the anteriormost anal fin rays, parhypural free from the PU1 centrum ...), for the bothoid group (hypurals 3 and 4 fused together and fused with the PU1 centrum, hypurals 1 and 2 fused together but free from the PU1 centrum), for the Scophthalmidae (anterior extension of the two pelvic fins onto the urohyal) and for the genus *Scophthalmus* (presence of 11 precaudal vertebrae). As this Romanian Oligocene species is different from the known recent species of the genus *Scophthalmus* (the Black-sea turbot (*S. maeoticus*), the turbot (*S. maximus*), the brill (*S. rhombus*) and the windowpane (*S. aquosus*)), it is considered as member of a new species : *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931). This one is the oldest and only known fossil species of the scophthalmid family and *Scophthalmus* genus. In the present examination of Piatra Neamt fossil flatfishes, a specimen (MSNPN no. 189-500) is peculiar. It is the remain of a young post-metamorphic flatfish which is different from the first described species. It is a flatfish in having an asymmetric skull and an anterior extension of dorsal fin. It is a member of the bothoid group by the structure of its caudal endoskeleton, but it belongs to the Bothidae in having brushlike intermuscular bones : myorhabdoi. Despite the systematics of the Bothidae needs to be clarified, its comparison with bothid species (fossil and Recent) provides arguments to consider that it belongs to a new species : *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. These identifications of fossil flatfishes in the Oligocene of Piatra Neamt are

important, because *S. stamatini* and *O. pristinus* are the oldest known members of their families. Consequently, it can be deduced that the rise of the Scophthalmidae and the Bothidae occurred before the Middle Oligocene at least. Once again, it shows the interest and the value of the Oligocene of Piatra Neamt for palaeoichthyologists. Because oldest known fossils of several teleost groups have been recorded therein, this one can be compared to the famous Eocene Italian outcrop of Monte Bolca.

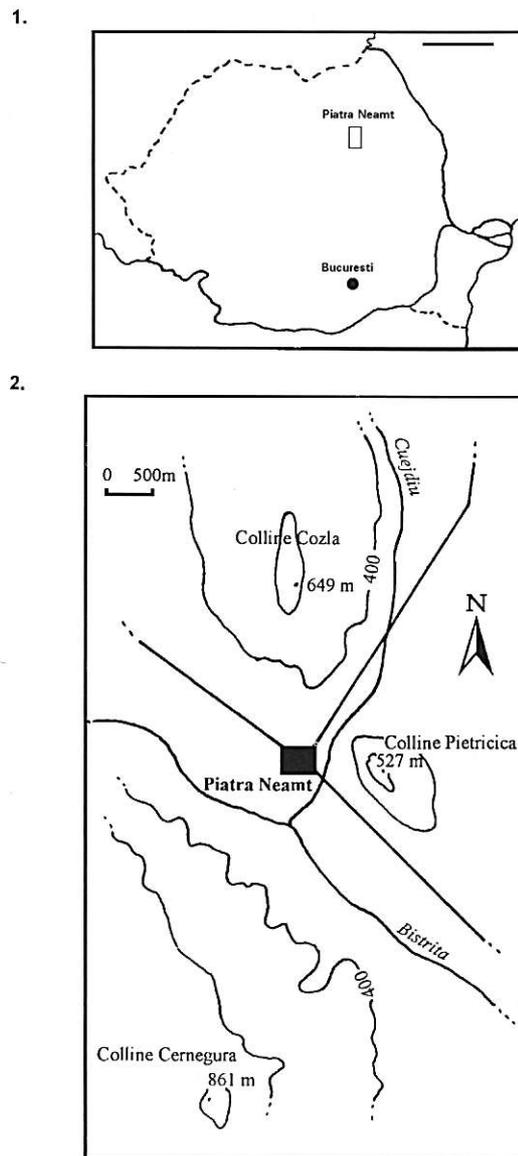


Fig. 1. 1. Localisation géographique de Piatra Neamt, Roumanie. Echelle : 100 km. 2. Localisation géographique des collines Pietricica et Cozla, Piatra Neamt, Roumanie.
Fig. 1. 1. Geographical localisation of Piatra Neamt, Romania. Scale: 100 km. 2. Geographical localisation of Pietricica and Cozla hills, Piatra Neamt, Romania.

Introduction

Les premiers poissons fossiles de Roumanie ont été découverts dans l'Oligocène de la région de Piatra Neamt dans la colline de Cozla par Léon C. Cosmovici (1887). L'ichtyofaune fossile de Piatra Neamt est abondante et diversifiée, Ciobanu (1977) y décrit dans une monographie 69 espèces fossiles, dont 29 nouvelles. Tous ces spécimens se trouvent dans la collection du Musée d'Histoire naturelle de cette ville à côté d'autres spécimens inventoriés mais non encore publiés. Un examen récent de l'ensemble des fossiles de Piatra Neamt a permis non seulement de rapprocher certains spécimens, de les considérer comme appartenant à la même espèce, mais aussi d'en découvrir d'autres et de parfaire notre connaissance de la diversité présente il y a environ 28 millions d'années à Piatra Neamt. Deux espèces de poissons plats ont été identifiées : *Scophthalmus stamati-ni* (Paucă, 1931) et *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp., chacune peut être placée dans une famille précise de Pleuronectiformes, respectivement, les Scophthalmidae et les Bothidae.

Matériel

Pour ce travail, plusieurs types de matériels ont été examinés (le nombre de spécimens examinés est indiqué entre parenthèses);

- les poissons plats fossiles de l'Oligocène moyen de Piatra Neamt (Roumanie)- MSNPN-Muzeul de Stiinte Naturale Piatra Neamt :

Scophthalmus stamati-ni, spécimen MSNPN no. 151 A-A' (double empreinte), MSNPN no. 151 B, MSNPN no. 151 C, MSNPN no. 151 D-D' (double empreinte), MSNPN no. 196 A, MSNPN no. 196 B, MSNPN no. 227, MSNPN no. 391, collectés et déterminés par M. Ciobanu, appartenant à l'espèce *Rhombus stamati-ni* Paucă, 1931 (les données concernant ces spécimens n'avaient jamais été publiées), MSNPN no. 159 (holotype *Solea prisca* Ciobanu, 1977), MSNPN no. 183 et 183A (holotype *Scophthalmus pietricicensis* Ciobanu, 1978), MSNPN no. 196 C (double empreinte), MSNPN no. 559, MSNPN no. 560 A-B (double empreinte), MSNPN no. 561 (collectés en l'année 1999) ; no. 1103 (*Rhombus stamati-ni* Paucă, 1931, de la collection de l'Institut de Géologie Bucarest (= Musée de

Géologie, Bucarest (Roumanie), spécimen déterminé par M. Paucă). A l'exception de ce dernier spécimen, tous sont conservés dans la collection du Musée d'Histoire naturelle de Piatra Neamt, Roumanie.

Oligobothus pristinus, MSNPN no. 189 - 500 (double empreinte) conservés dans la collection du Musée d'Histoire naturelle de Piatra Neamt, Roumanie.

- d'autres spécimens de poissons plats fossiles pour comparaison : *Eobothus minimus* de l'Eocène moyen du Monte Bolca (Italie) : BSP-AS-I-68, Holotype (1), MNHN-11099-11100 (=Bol 0113-0114) (2), NHMW-1853/XXVII/7a+b (2), BM-1657 (1), BM-P-3971 (1), BM-P-16752 (1), BM-P-16753 (1), BM-P-11099 (1), CMNH-4457 (1), CMNH-5313 (1), CMNH-5314/5314a (2), MCSNV-IG-23186 (1), MCSNV-IG-23187 (1), MCSNV-IG-23195 (1), MCSNV-IG-23196 (1), MCSNV-IG-135646 (1), MCSNV-T-968 (1), MCSNV-T1034 (1), MCSNV-T-1035(1). *Miobothus weissii*, du Badenien supérieur (Miocène moyen) de St Margarethen (Autriche), 1988/140/23a+b, Holotype (1), 1976/1812/99, 1976/1812/100, 1976/1812/101, 1976/1837/61, 1994/005, 1994/0007/0001 et onze spécimens de la collection de M. G. WANZENBÖCK à Gainfarn (Autriche). *Arnoglossus sauvagei*, du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie), n°265, collection ARAMBOURG (MNHN, Paris, France). *Arnoglossus sauvagei*, du Messinien (Miocène supérieur) de Gabbro (Italie), Musée de Pise (Italie). *Oranobothus arambourgi* du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie), n°571 D-G, collection ARAMBOURG (MNHN, Paris, France). *Bothus sp* du Pliocène du fleuve Marecchia (Italie), collection SABATTINI, n. 157 (1).

- des spécimens actuels à l'état de squelettes secs ou conservés dans l'alcool et radiographiés :

Scophthalmidae : *Lepidorhombus boscii* MNHN-1969-73 (1), MNHN-1975-651 (3), USNM-236124 (1). *Lepidorhombus whiffiagonis* MNHN-1998-781 (1), MNHN-1997-4013 (1). *Phrynorhombus regius* MNHN-B-3004 (1). *Scophthalmus aquosus* ANSP-150131 (1), ANSP-186683 (5), NMC-86-73 (1), NMC-86-89 (1), NMC-86-90 (1), NMC-86-91 (1), NMC-87-275 (1), NMC-87-278 (1), NMC-87-279 (1), NMC-87-280 (1), NMC-87-281 (1).

Scophthalmus maeoticus MNHN-1999-58 (3), MNHN-1999-248 (1), MNHN-1999-291 (1). *Scophthalmus maximus* MNHN-1997-4012 (3), MNHN-1997-41-79 (1). *Scophthalmus rhombus* MNHN-1975-652 (1). *Zeugopterus punctatus* MNHN-1997-4015 (3), MNHN-1997-4016 (1), MNHN-1998-393 (2).

Bothidae : *Arnoglossus* sp ANSP-145256 (3). *Arnoglossus imperialis* NMC-600322 (1). *Arnoglossus fisani* AMS-I-3372003 (1), AMS-I-33661001 (2). *Arnoglossus laterna* MNHN-154-1 (4). *Arnoglossus thori* MNHN-1962-62-Banyuls (5). *Bothus lunatus* NMC-682101 (1). *Bothus maculiferus* NMC-680275 (2). *Bothus podas* MNHN-1958-154 (1), MNHN-1975-422 (1), MNHN-1977-126 (1). *Crossorhombus azurea* AMS-I-31484009 (3), AMS-I-22806020 (3). *Engyproson blakeri* AMS-I-33663001 (4). *Engyproson grandisquama* AMS-I-20771044 (1). *Grammabothus polyphthalmus* NMC-770034(1). *Psettina gigantea* AMS-I-33811001 (3). *Taeniopsetta* sp ANSP-145354 (1).

Abréviations des institutions

AMS: Australian Museum Sydney (Sydney, Australie), ANSP: Academy of Natural Sciences (Philadelphie, Pennsylvanie (USA)), BM: British Museum (Natural History) (Londres, Grande-Bretagne), BSP: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München (Munich, Allemagne), CMNH: Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh, Pennsylvanie (USA)), MCSNV: Museo Civico di Storia Naturale di Verona (Verone, Italie), MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France), NHMW: Naturhistorisches Museum Wien (Vienne, Autriche), NMC: National Museum of Canada (Natural Sciences) (Ottawa, Canada), MSNPN: Muzeul de Stiinta Naturale Piatra Neamt (Piatra Neamt, Roumanie), USNM: National Museum of Natural History (Smithsonian Institution, Washington D.C. (USA)).

Abréviations anatomiques

ang-art : angulo-articulaire, br: rayon branchios-tège, cl: cleithrum, co: coracoïde, c: côte pleurale, ch:

cératohyal, d: dentaire, e: épiméral, ectopt: ectoptérygoïde, entopt: entoptérygoïde, ep: épural, ep.h: épine hémale, ep.n: épine neurale, hyomd: hyomandibulaire, hyp: hypural, iop: interopercule, l.l: ligne latérale, m: myorhabdoi, mpt: métaptérygoïde, mx: maxillaire, nc: neurocrâne, op: opercule, o.p: os pelvien, pas: parasphénoïde, ph: parhypural, pmx: pré-maxillaire, pcl: postcleithrum, p.fr: processus du frontal, pop: préopercule, pt.an: ptérygiophore anal, PU: centrum préural, q: carré, sop: sous-opercule, sym: symplectique, u: urohyal.

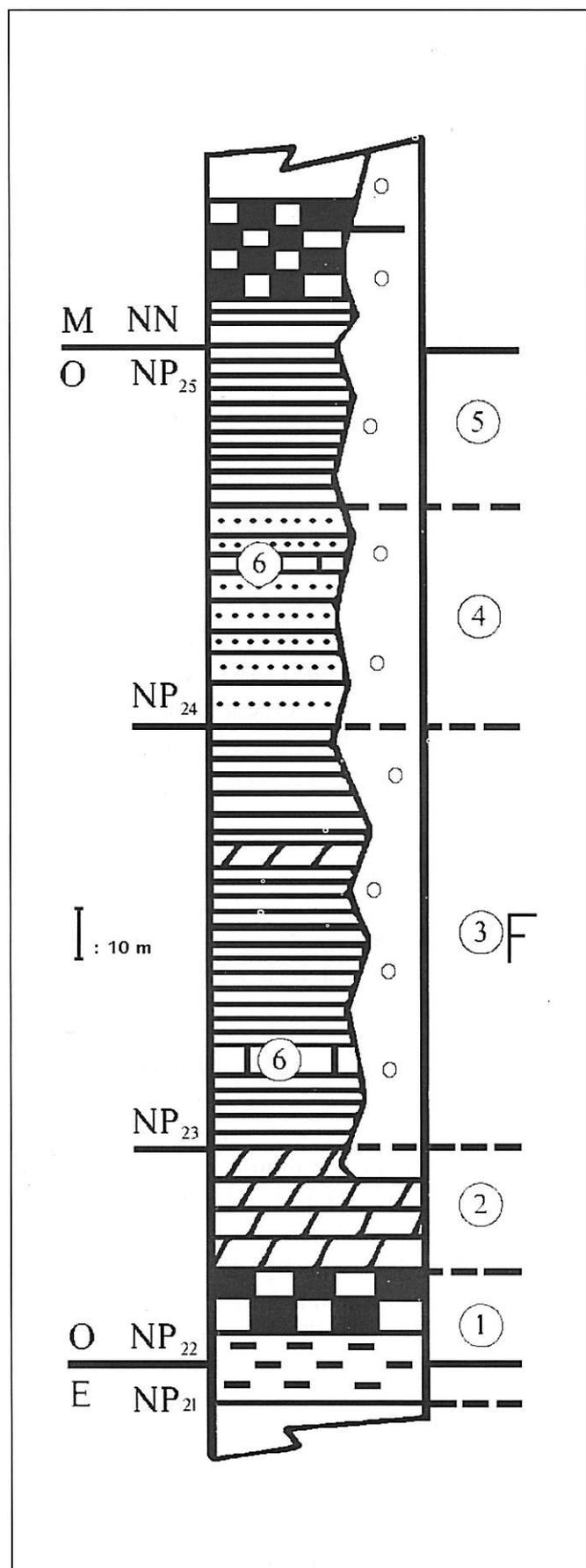
Anatomical abbreviations

ang-art : angulo-articular, br: branchiostegal ray, cl: cleithrum, co: coracoïde, c: pleural rib, ch: ceratohyal, d: dentary, e: epiméral, ectopt: ectopterygoid, entopt: entopterygoid, ep: épural, ep.h: haemal spine, ep.n: neural spine, hyomd: hyomandibula, hyp: hypural, iop: interopercle, l.l: lateral line, m: myorhabdoi, mpt: metapterygoid, mx: maxillary, nc: neurocranium, op: opercle, o.p: pelvic bone, pas: parasphenoid, ph: parhypural, pmx: premaxillary, pcl: postcleithrum, p.fr: frontal process, pop: preopercle, pt.an: anal pterygiophore, PU: preural centrum, q: quadrate, sop: subopercle, sym: symplectic, u: urohyal.

Situation géologique

La ville de Piatra Neamt est dominée au nord, à l'est et au sud par les collines de Cozla, Pietricica et Cernegura (fig. 1), celles-ci appartiennent sur le plan géologique à la nappe Vrancea et à la demi-fenêtre Bistrita .

La nappe Vrancea est située à l'extérieur du Flysch extérieur des Carpates Orientales, elle est connue comme "la nappe des plis marginaux" (Săndulescu, 1984). Cette nappe n'est pas une zone continue, elle est partiellement recouverte par la nappe de Tarcău et n'apparaît que sous forme de demi-fenêtres et fenêtres tectoniques.



Les formations oligocènes (Fig. 2) suivent en continuité les formations éocènes. Cependant, un changement majeur d'environnement caractérise le début de l'Oligocène : l'installation des conditions anoxiques en milieu marin, cela entraînant la formation de roches comme les dysodiles et les marnes bitumineuses. C'est dans ces niveaux qu'a été découverte et décrite l'ichthyofaune fossile de Piatra Neamt. Les marnes bitumineuses ont un caractère siliceux accentué (Grasu *et al.*, 1988) et des épaisseurs de 40 à 60m. Elles appartiennent à la zone NP₂₂ (Lebenzon, 1973). Un élément caractéristique de la nappe Vrancea est l'apparition d'un deuxième niveau de marnes bitumineuses dans la formation des dysodiles inférieurs, celui-ci ayant un caractère olistolithique (Ionesi et Grasu, 1993). Les dysodiles inférieurs sont riches en bitume, d'une couleur brun-noirâtre, avec une lamination marquée, des efflorescences de soufre, de gypse et de limonite. D'après le nannoplancton calcaire présent, cette formation appartiendrait à la zone NP₂₃ (Ionesi et Grasu, 1993), son épaisseur est de 50 m à 80 m. Dans la nappe Vrancea, les marnes bitumineuses et les dysodiles inférieurs sont partiellement remplacés par des conglomérats à éléments verts.

Fig. 2. Colonne lithologique synthétique des formations oligocènes de la nappe Vrancea, demi-fenêtre Bistrita: 1 - ménilites inférieures ; 2 - marnes bitumineuses ; 3 - dysodiles inférieurs ; 4 - grès de Kliwa ; 5 - dysodiles et ménilites supérieurs ; 6 - calcaire de Jaslo. Le «F» indique les niveaux où ont été découverts les poissons fossiles. Echelle : 10 m.

Fig. 2. Synthetic log of the Oligocene formations of the Vrancea nappe, Bistrita half-window: 1 - Lower menilits; 2 - bituminous marls; 3 - Lower dysodils; 4 - Kliwa sandstone; 5 - Upper dysodils and menilits; 6 - Jaslo limestones. «F» indicates levels where fossil fishes have been found. Scale : 10 m.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Ordre PLEURONECTIFORMES Bleeker, 1859

Sous-ordre PLEURONECTOIDEI Bleeker, 1859

Famille SCOPHTHALMIDAE

Genre *Scophthalmus* Rafinesque, 1810

Scophthalmus stamati (Paucă, 1931) (figs. 3, 4, 5, 6, 7 et 8)

1931	<i>Rhombus stamati</i>	- Paucă: 31
1933	<i>Rhombus stamati</i> Paucă	- Paucă: 92. fig. 4
1934	<i>Rhombus stamati</i> Paucă -	- Paucă: 637- 639, fig. 26, pl. V, fig. 7
1934	<i>Rhombus stamati</i>	- Norman: 9
1938	<i>Rhombus</i> sp.	- Paucă: 126- 127. pl. III, fig. 1
1958	<i>Rhombus stamati</i>	- Paucă: Jonet, p. 80- 81, pl. III, fig. 3
1977	<i>Solea prisca</i>	- Ciobanu.: 128- 129, pl. XXXVI, fig. 2
1978	" <i>Scophthalmus</i> " <i>pietricicensis</i>	- Ciobanu: 190- 192, pl. III, IV.
1994	<i>Rhombus stamati</i> Paucă	- Chanet & Schultz: 102
1994	" <i>Scophthalmus</i> " <i>pietricicensis</i>	- Ciobanu - Chanet & Schultz: 102
1997	" <i>Scophthalmus</i> " <i>pietricicensis</i>	- Ciobanu - Chanet: 108
1997	<i>Rhombus stamati</i> Paucă	- Chanet : 108.

Localité type : Piatra Neamt, Roumanie

Diagnose éméndée : Poisson plat senestre, la colonne vertébrale est composée de 35-36 vertèbres dont 11 vertèbres précaudales et 24-25 vertèbres caudales; les branches ventrales des os pelviens se prolongeant antérieurement et soutenant les nageoires pelviennes chacune composée par 6 rayons mous; la nageoire dorsale est composée par 68-70 rayons mous, segmentés, dont 8-9 rayons simples, supracrâniens et non ramifiés; la nageoire anale a 52-54 rayons segmentés; le corps est couvert par des petites écailles cténoïdes.

Distribution stratigraphique : Flysch extérieur des Carpates Orientales, nappe de Vrancea, demi-fenêtre de Bistrita, formation des marnes bitumineuses et dysodiles inférieurs, Oligocène moyen, collines Cozla et Pietricica, Piatra Neamt.

Historique

L'examen des différents spécimens rapportés aux poissons plats découverts dans l'Oligocène roumain nous a permis de réaliser certains regroupements entre taxons. En 1931, Paucă étudie les fossiles de poissons collectés dans les formations oligocènes du Piatra Neamt et décrit l'espèce *Rhombus stamati* qu'il identifie comme un Pleuronectiforme et place dans la famille des Soleidae. Par la suite, il montre que cette espèce est également présente à Suslanesti-Muscel (Paucă,

1933 ; Paucă, 1934). Jonet (1958) trouve l'espèce *Rhombus stamati* Paucă, 1931 dans les formations oligocènes de Homorâciu-Dâmbovita. Paucă (1938) décrit *Rhombus* sp., dans les formations éocènes du Huedin-Cluj, un spécimen dont n'a été conservé que la partie caudale (son rattachement aux Pleuronectiformes est problématique et très incertain, ce fossile est uniquement mentionné ici). Ciobanu (1977) décrit *Solea prisca* (pl. II fig.2) à partir d'un spécimen unique découvert dans les formations des dysodiles inférieurs dans la colline Cozla à Piatra Neamt. Bien que sa description et son argumentation soient incomplètes, le spécimen est considéré par Ciobanu comme un membre de la famille des Soleidae. Ciobanu (1978) décrit à nouveau une espèce nouvelle de poissons plats dans la formation de marnes bitumineuses de la Colline Pietricica à Piatra Neamt. Il s'agit de *Scophthalmus pietricicensis* que Ciobanu place dans la famille des Bothidae (fig. 8 ; pl. II, fig. 1). En 1997, Chanet étudie par voie bibliographique *Rhombus stamati* Paucă, 1931 et *Scophthalmus pietricicensis* Ciobanu, 1978. Il reconnaît en eux des Pleuronectiformes, mais ne pouvant déceler aucun caractère permettant leur rattachement à une famille précise de Pleuronectiformes, celui-ci les considère comme des Pleuronectoidei *incertae sedis*.

Une analyse récente de l'ensemble des fossiles roumains menée par l'un d'entre nous (D.S. Baciuc)

a permis de regrouper tous ces spécimens en une seule et même espèce sur la base de leurs données méristiques et anatomiques. Ainsi, en respectant le principe de priorité du Code de nomenclature, les différentes espèces de poissons plats oligocènes décrites précédemment en Roumanie (*Rhombus stamatini* Paucă, 1931; *Solea prisca* Ciobanu, 1977; *Scophthalmus pietricicensis* Ciobanu, 1978) sont considérées comme appartenant à la même espèce : *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931).

DESCRIPTION

La description suivante est principalement basée sur les spécimens MSNPN no. 227 (fig. 3.1), MSNPN no. 151 A - A' (fig. 3.2) et MSNPN no. 559 (fig. 3.3) complètement conservés. Les autres spécimens sont en général incomplets ou très médiocrement conservés.

Fig. 3. *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931).
1. spécimen MSNPN 227.
2 et 3. spécimen MSNPN 151 A et A'. Echelle : 1 cm.

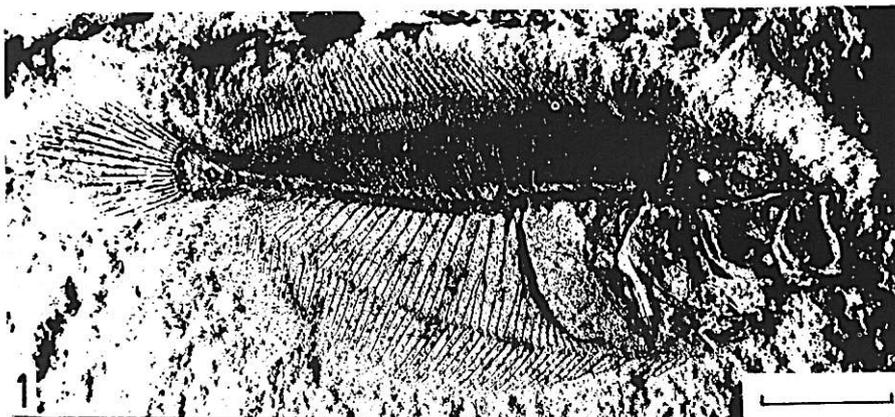
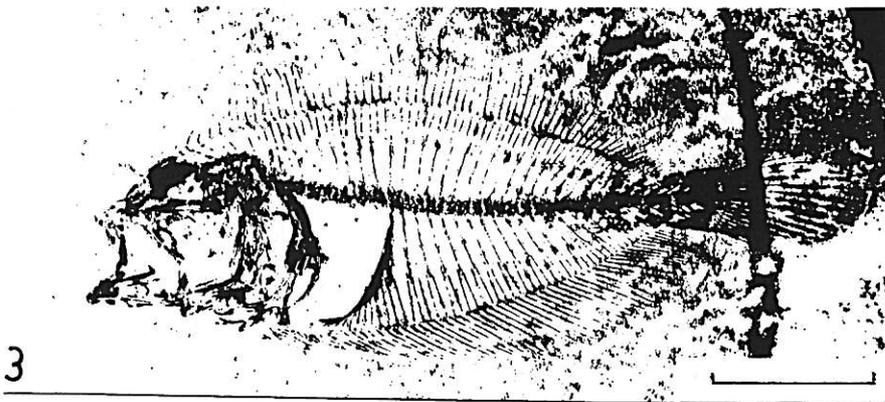
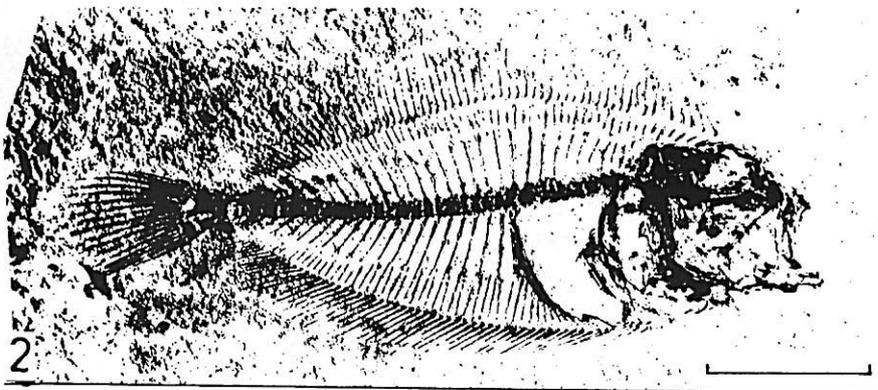


Fig. 3. *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931).
1. specimen MSNPN 227.
2 and 3. specimen MSNPN 151 A and A'. Scale : 1 cm.



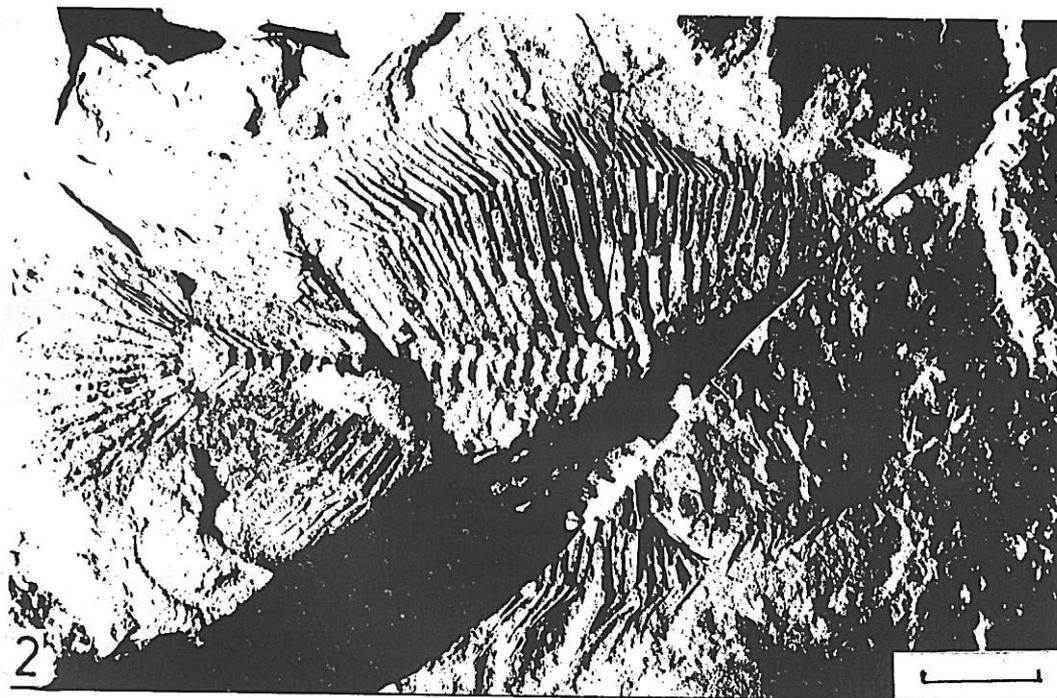
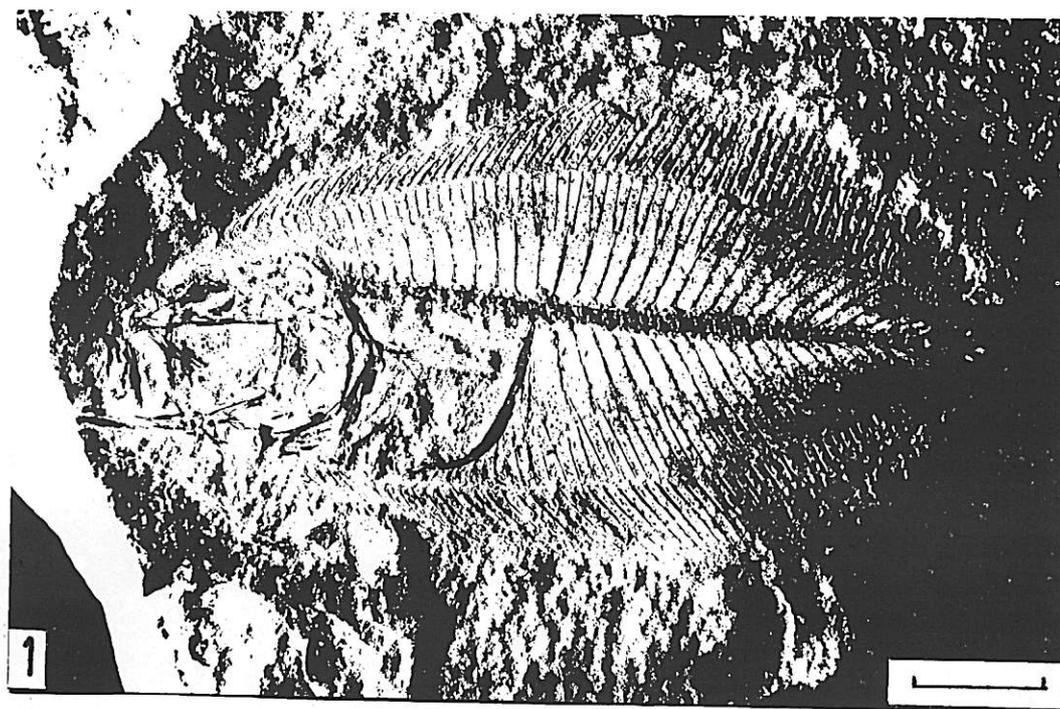


Fig.4. *Scophthalmus stamatini* (Paucă,1931). 1. holotype de "*Scophthalmus pietricicensis*" Ciobanu 1978, spécimen no. 183. 2. holotype de "*Solea prisca*" Ciobanu 1977, spécimen no. 159. Echelle : 1 cm.

Fig. 4. *Scophthalmus stamatini* (Paucă,1931). 1. holotype of "*Scophthalmus pietricicensis*" Ciobanu 1978, specimen no. 183. 2. holotype of "*Solea prisca*" Ciobanu 1977, specimen no. 159. Scale : 1 cm.

Scophthalmus stamatini est un poisson plat de petite taille, au corps allongé ; long de 40 mm et haut de 16 mm en moyenne (L.S.= 50 mm pour le spécimen MSNPN no. 227). La tête représente grossièrement un tiers de la longueur standard. L'hypothèse d'individus juvéniles semble à rejeter dans la mesure où les ptérygiophores anaux et dorsaux sont ossifiés (fig. 3). En effet, chez les individus très jeunes ces os sont cartilagineux et manquent sur les fossiles ; c'est le cas chez l'espèce décrite ensuite : *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp..

Neurocrâne (figs. 5, 6 et 7) - La forme du neurocrâne est bien visible : il est effilé en région rostrale et plus massif et rectangulaire postérieurement. Les limites entre les différents os ne sont pas visibles sur le neurocrâne. Dans la région orbitaire, on observe une plaque osseuse verticale (figs. 6 et 7), formée par l'élargissement du frontal. Sur celle-ci, les deux yeux ont laissé des traces noirâtres juxtaposées sur la face gauche de plusieurs spécimens. Cette disposition permet de préciser non seulement la présence d'une asymétrie crânienne, mais aussi la polarité de celle-ci : *Scophthalmus stamatini* est un poisson plat senestre. L'orbite de l'oeil migrateur (droit) est délimitée ventralement par un bord

osseux formé sans doute par le prolongement d'un des deux frontaux. Ventralement le neurocrâne est délimité par le parasphénoïde légèrement courbé dorsalement.

Splanchnocrâne (figs. 5, 6 et 7)

Les prémaxillaires et maxillaires sont bien conservés et ne présentent pas de trace d'asymétrie. Le prémaxillaire est un os massif; l'extrémité antérieure se prolonge avec un processus ascendant orienté dorsalement. Sur la partie ventrale du prémaxillaire, il y a de petites dents très fines. Le maxillaire est un os long, légèrement courbé dont l'extrémité ventrale est élargie. La mandibule est robuste, de forme triangulaire; la limite entre le dentaire et l'angulo-articulaire est bien visible (figs. 6 et 7). Sur le bord oral du dentaire, de petites dents très fines sont présentes. Le processus rétro-articulaire de l'angulo-articulaire est bien conservé. L'articulation avec le carré est située dans la première tiers de l'orbite supérieure. Il n'y a aucune trace de supramaxillaire. L'ectoptérygoïde est un os très fin, formant entre les deux branches un angle de 130°. L'entoptérygoïde (mésoptérygoïde) est bien conservé, il a une forme grossièrement triangulaire.

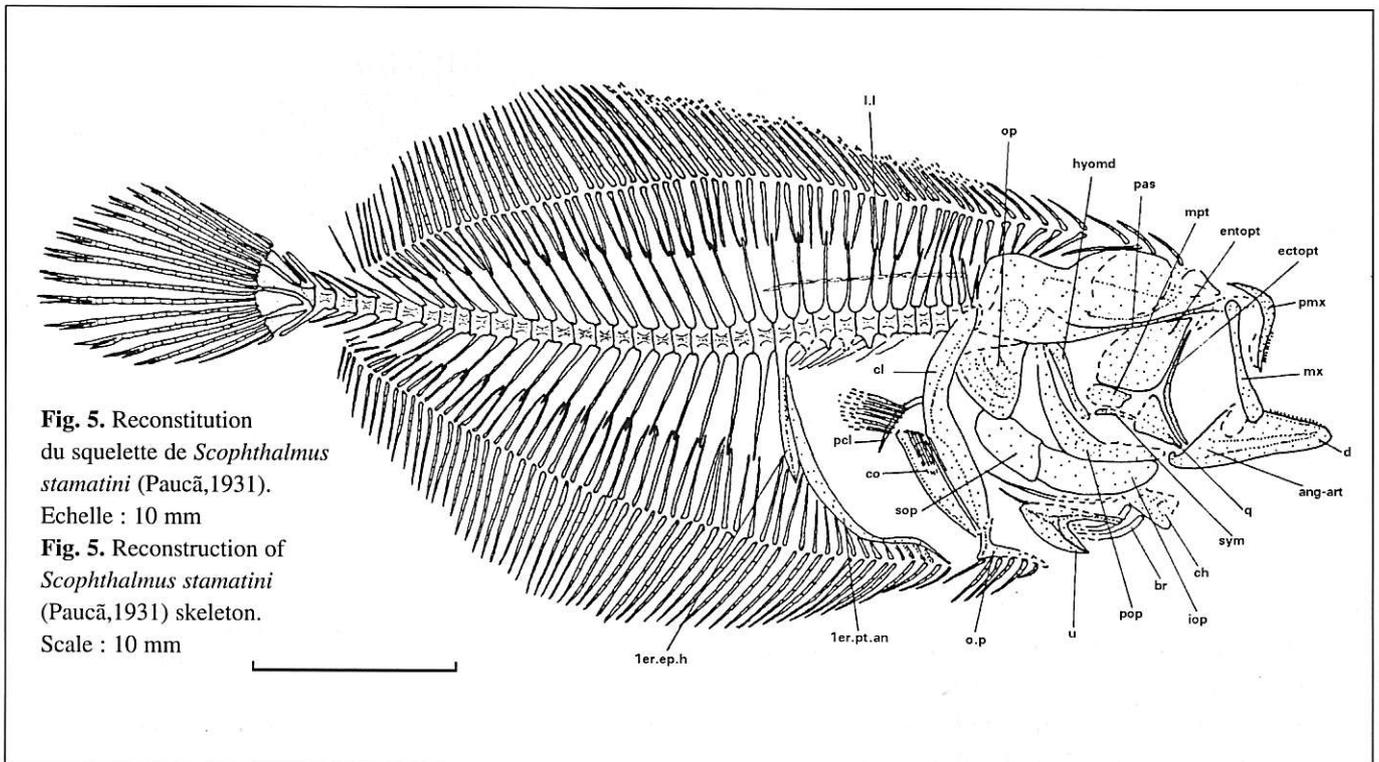


Fig. 5. Reconstitution du squelette de *Scophthalmus stamatini* (Pauca, 1931).
Echelle : 10 mm
Fig. 5. Reconstruction of *Scophthalmus stamatini* (Pauca, 1931) skeleton.
Scale : 10 mm

Il est situé ventralement sous le parasphénoïde, en contact direct avec la partie dorsale de la branche supérieure de l'ectoptérygoïde (figs. 6 et 7). Sur sa surface s'observent des taches noires : les mélanophores de l'oeil migrateur. Le métaptérygoïde est rectangulaire, plus petit que le mésoptérygoïde et situé plus ventralement. Le carré est bien conservé, de forme triangulaire. En prolongement de celui-ci, sous le métaptérygoïde on observe un symplectique fin et court. L'hyomandibulaire est un os massif, droit, prolongé antérieurement par une lame osseuse mince et anguleuse.

L'urohyal est très bien conservé sur le spécimen MSNPN no. 227 (fig. 5). Cet os est situé sous la série operculaire, il a une forme d'hameçon. Sa branche ventrale est orientée antéro-ventralement, la branche dorsale est plus longue que cette ventrale. Entre ces deux branches, l'angle clidien est approximativement de 50° (l'angle clidien est l'angle formé par le bord ventral de la branche dorsale et le bord antérieur de la branche ventrale - Chabanaud, 1940). Les deux branches sont délimitées antéro-ventralement par un bourrelet osseux, très mince, sur la branche ventrale, une lame postérieure est bien développée, 4 ou 5 longs rayons branchiostèges sont présents, mais incomplètement conservés.

Série operculaire (figs. 5, 6 et 7)

La série operculaire est complètement conservée chez la majorité des spécimens. Le préopercule est courbé, formé par deux branches de longueur similaire. Le canal préoperculaire s'ouvre à l'extrémité antérieure du préopercule (fig. 6). L'opercule, de forme triangulaire, n'a ni strie, ni indentations distinctes sur sa surface. Le sous-opercule, médiocrement conservé, est situé ventralement, il est de forme rectangulaire. En prolongement de celui-ci et sous la branche ventrale du préoperculaire, on observe l'interoperculaire, sans aucune strie distincte à sa surface.

Squelette axial (fig. 5)

Le squelette axial de la majorité des spécimens est formé par 36 vertèbres (de 35 à 38 pour certains fossiles), avec toujours 11 vertèbres précaudales et généralement 25 (24-27 selon les spécimens) vertèbres caudales. Les centra sont robustes, quadrangulaires, s'allongeant dans la région caudale.

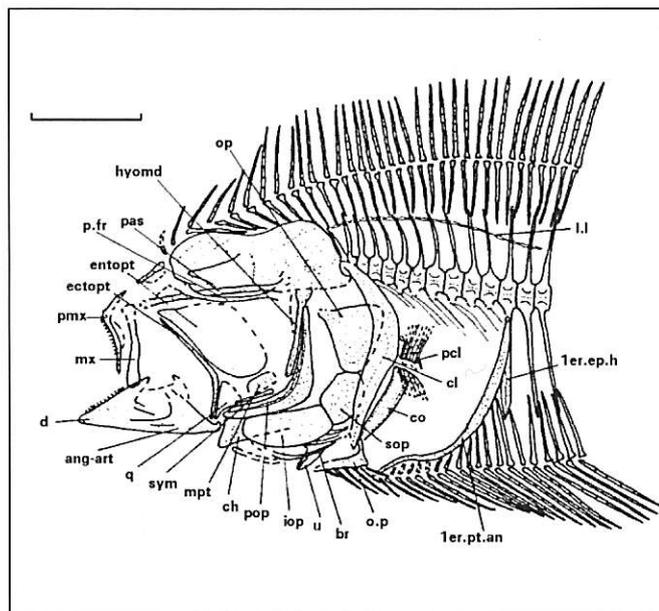


Fig. 6. Reconstitution du squelette de la région antérieure de la face oculée de *Scophthalmus stamati* (Paucă, 1931). Echelle : 5 mm.

Fig. 6. Reconstruction of the skeleton of the anterior part of ocular side of *Scophthalmus stamati* (Paucă, 1931). Scale : 5 mm.

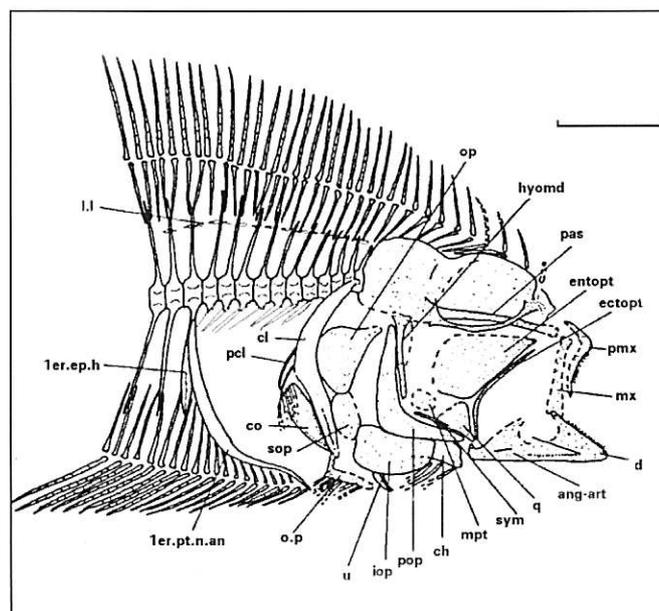


Fig. 7. Reconstitution du squelette de la région antérieure de la face aveugle de *Scophthalmus stamati* (Paucă, 1931). Echelle : 5 mm.

Fig. 7. Reconstruction of the skeleton of the anterior part of blind side of *Scophthalmus stamati* (Paucă, 1931). Scale : 5 mm.

Sur la majorité des spécimens, l'épine neurale de cette vertèbre est en contact étroit avec la partie postérieure du neurocrâne. La partie ventrale des vertèbres précaudales est faiblement conservée ; mais à partir de la troisième vertèbre on observe de courtes hémaphyses soudées à leur centrum respectif. Chacune de ces dernières supporte une paire de côtes pleurales longues et minces. Les épines neurales des quatre premières vertèbres précaudales sont élargies et légèrement inclinées antérieurement, les quatre suivantes sont fines et présentent la même orientation.

La première vertèbre caudale a une épine hémale longue, en forme de lance qui supporte antérieurement l'extrémité proximale du premier ptérygiophore de la nageoire anale. Dans la région médiane, les épines neurales sont très longues et se redressent légèrement, puis elles s'orientent postéro-dorsalement et sont plus courtes. Aucune trace d'os intermusculaire ne peut être décelée sur les spécimens étudiés.

Nageoires impaires (fig. 5)

Aucun rayon épineux n'existe dans les nageoires impaires. La nageoire dorsale s'étend tout le long du corps à partir de la région orbitaire. Elle est formée par 68-70 rayons segmentés. Dans la région supracrânienne il y a 8-9 rayons dont les deux premiers s'insèrent direct sur le neurocrâne. Chacun des rayons dorsaux suivants est soutenu par un ptérygiophore dorsal. A partir de la cinquième vertèbre précaudale, chaque épine neurale suivante supporte une paire de ptérygiophores. Sur le spécimen MSNPN no. 227 (fig. 5), les épines neurales des trois premières vertèbres caudales semblent ne soutenir qu'un ptérygiophore.

La nageoire anale est formée par 52- 54 rayons, segmentés ; elle s'étend tout le long du bord ventral. Le premier ptérygiophore anal est un os bien développé, robuste, son extrémité proximale est en contact avec l'épine hémale de la première vertèbre caudale. Ventralement, cet os soutien les 13 ptérygiophores suivants de la nageoire anale (11 seulement sur le spécimen MSNPN no.196 B). L'extrémité distale de chaque épine hémale est en contact avec une paire de ptérygiophores anaux (sur quelques spécimens, un des deux ptérygiophores peut manquer).

L'endosquelette de la nageoire caudale (fig. 8) est conservé dans son intégralité. Il est supporté par les trois dernières vertèbres caudales, respectivement PU₁, PU₂ et PU₃. Le lobe ventral est formé par les épines hémales des vertèbres PU₃ et PU₂, le parhypural et une plaque hypurale résultant de la fusion des hypuraux 1 et 2. L'épine hémale de la vertèbre PU₂ est robuste et supporte le parhypural de forme triangulaire. Ce dernier est indépendant du corps vertébral de PU₁. La plaque hypurale formée par la fusion des hypuraux 1 et 2 s'articule avec PU₁. Le lobe supérieur est formé par les épines neurales des vertèbres PU₃ et PU₂, un épural et deux plaques hypurales. L'épine neurale de PU₂ est robuste, élargie à son extrémité dorsale et supporte un mince épural. La plaque hypurale la plus dorsale est formée par l'hypural 5, indépendant de PU₁. La seconde plaque hypurale est formée par la fusion des hypuraux 3 et 4. Cette plaque est elle-même fusionnée avec le centrum de PU₁. Aucun uroneural n'est visible. La nageoire caudale (fig. 8) qui a une forme arrondie est composée par 19 rayons. Les premier rayon de chaque lobe est court et rudimentaire. Les suivants sont segmentés, les rayons les plus centraux sont mous, segmentés avec des extrémités postérieures ramifiées.

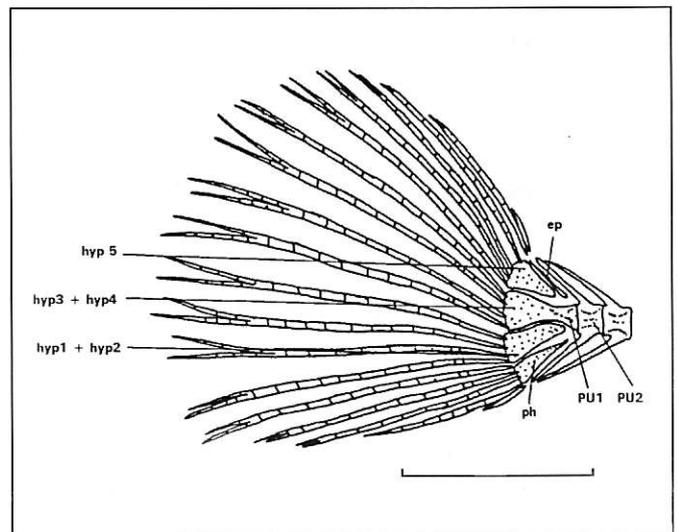


Fig. 8. Reconstitution du squelette de la nageoire caudale de *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931). Echelle : 5 mm.

Fig. 8. Reconstruction of the caudal skeleton of *Scophthalmus stamatini* (Paucă, 1931). Scale : 5 mm.

Nageoires paires (figs. 5, 6 et 7)

Les nageoires pectorales, situées dans la partie médiane du corps, sont formées par 8-10 rayons mous, médiocrement conservés. Dans la ceinture pectorale, le cleithrum, le coracoïde et le postcleithrum sont bien visibles. Le cleithrum, robuste, recouvre les premières deux vertèbres précaudales. Le postcleithrum est un os mince, court, situé en position médiane sur le cleithrum (figs. 6 et 7). Sur tous les spécimens étudiés un coracoïde triangulaire est bien conservé. Il est effilé ventralement alors que son bord postérieur est bien ossifié. Ni les nageoires pelviennes, ni les nageoires pectorales ne possèdent des rayons épineux.

Les nageoires pelviennes sont formées par 6 rayons mous, courts et supportés par une paire d'os pelviens fins, légèrement asymétriques. La branche dorsale de ces os est en contact avec le bord postérieur des cleithra. Ventralement, chaque os pelvien développe une branche ventrale se prolongeant antérieurement jusque sous l'urohyal. C'est sur le bord ventral que sont soutenus les rayons pelviens.

Ecailles et ligne latérale

Sur toute la surface du corps, même sur le neurocrâne et les os de la série operculaire, on observe de petites écailles cténoïdes. Ces mêmes écailles se retrouvent également entre les rayons des nageoires anale et dorsale ; elles étaient sans doute présentes sur la membrane unissant ces rayons.

De la partie postérieure du neurocrâne à la troisième vertèbre caudale, la ligne latérale est bien visible. Elle est légèrement recourbée dans la région précaudale.

Relations phylogénétiques

Les spécimens fossiles présentent les caractères suivants:

1. Crâne asymétrique.
2. Extension supracrânienne de la nageoire dorsale jusque dans la région orbitaire.
3. Premier ptérygiophore anal long, robuste, supportant ventralement les premiers ptérygiophores de la nageoire anale.
4. Parhypural indépendant de PU₁.
5. Nageoires impaires sans rayons épineux.

6. Urohyal à branche ventrale distincte et plus longue que la branche dorsale.

7. Uroneural 1 absent.

8. Supramaxillaires absents.

9. L'arc hémal de PU₂ fusionné avec le centrum.

10. Nageoires pelviennes sans rayons épineux.

11. Le canal préoperculaire aveugle s'ouvre à l'extrémité antérieure du préopercule.

12. Le premier ptérygiophore de la nageoire dorsale s'insère directement sur le crâne, les deux suivants sont orientés presque parallèlement au crâne.

13. Les os de la série operculaire ne sont pas indentés.

14. Côtes pleurales présentes.

15. Prémaxillaire zénithal denté

16. Complexe coraco-scapulaire présent, avec un coracoïde bien développé et un postcleithrum présent.

17. Première vertèbre précaudale avec arc neural et épine neurale.

18. Hypurales 3 et 4 fusionnés entre eux et fusionnés à PU₁; hypurales 1 et 2 fusionnés entre eux, s'articulant avec PU₁.

19. Os intermusculaires absents.

20. Extension antérieure des deux nageoires pelviennes

21. 11 vertèbres précaudales

Selon l'analyse de la répartition de ces caractères au sein des Pleuronectiformes menée par Chapleau (1993) et Cooper & Chapleau (1998) (fig. 9): Le caractère 1 est une apomorphie de l'ordre des Pleuronectiformes. Les caractères 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 sont des synapomorphies du sous-ordre des Pleuronectoidei (avec quelques réversions et exceptions : voir Chapleau (1993)). Le caractère 9 est considéré comme une synapomorphie des genres *Citharus*, *Brachypleura*, ainsi que des Scophthalmidae, des «Paralichthyidae», des Bothidae, des Pleuronectidae, des Paralichthodidae, les Tephrinectidae (Hoshino et Amaoka, 1998), des Poecilopsettidae, des Rhombosoleidae, des Samaridae, des Achiridae, des Soleidae, et des Cynoglossidae. Le caractère 10 se retrouve chez les Scophthalmidae, les «Paralichthyidae», les Bothidae, les Pleuronectidae, les Paralichthodidae,

les Tephriinectidae (Hoshino et Amaoka, 1998), les Poecilopsettidae, les Rhombosoleidae, les Samaridae, les Achiridae, les Soleidae et les Cynoglossidae.

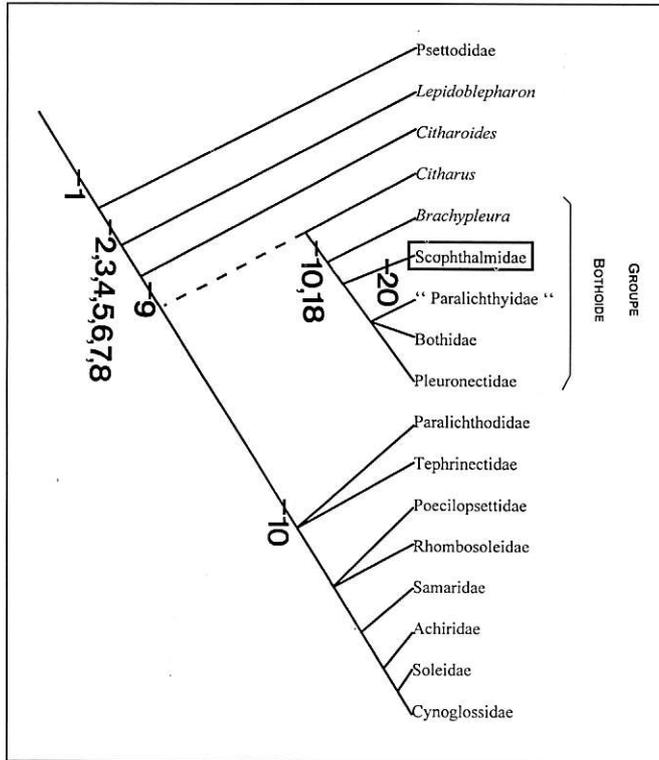


Fig. 9. Position phylogénétique de *Scophthalmus stamati* (Pauca, 1931) dans l'arbre des relations de parenté des Pleuronectiformes (modifié d'après Chanet (1999), arbre réalisé d'après les données de Cooper et Chapleau (1998) et Hoshino et Amaoka (1998)). La famille à laquelle *S. stamati* est rattachée, les Scophthalmidae, est encadrée. Seule la répartition des états apomorphes des caractères étudiés est indiquée (se référer au texte pour les explications). Les guillemets indiquent que le groupe des Paralicthyoidea est paraphylétique, la ligne en pointillé indique que le clade *Citharus*+groupe bothoïde n'est que partiellement corroboré par des synapomorphies.

Fig. 9. Phylogenetic position of *Scophthalmus stamati* (Pauca, 1931) in the interrelationships of Pleuronectiformes tree (modified from Chanet (1999), tree built thanks to the data of Cooper and Chapleau (1998) and Hoshino and Amaoka (1998)). The family to which *S. stamati*'s belongs, the Scophthalmidae, is framed. Only the distribution of apomorphic states is indicated (see text for further explanations). Inverted commas indicate that the Paralicthyoidea group is paraphyletic, the dotted line shows that the *Citharus*+bothoid group clade is not well corroborated by synapomorphies.

Les caractères 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 sont des plésiomorphies (voir : Chapleau (1993) et Cooper & Chapleau (1998) pour les états apomorphes de ces caractères) et ne peuvent être utilisés pour déterminer la position systématique des spécimens étudiés ici. Le caractère 18 nous indique clairement que l'espèce étudiée appartient au groupe des bothoïdes (Hensley et Ahlstrom, 1984, Cooper & Chapleau, 1998). Selon ces auteurs, ce groupe comprend différents poissons plats : *Brachypleura*, les Pleuronectidae, le groupe paraphylétique des Paralicthyoidea, les Bothidae et les Scophthalmidae. L'absence de myorhabdoï (caractère 19) éloigne *Scophthalmus stamati* des Bothidae (Hensley, 1977, Chapleau, 1993, Fukui 1997, Chanet, 1999). Aucun des caractères propres aux Pleuronectidae décrits par Cooper & Chapleau (1998) n'est visible sur les fossiles. De même, *S. stamati* diffère des poissons plats du groupe paraphylétique des Paralicthyoidea par le caractère 17. En revanche chez *S. stamati*, la branche ventrale des deux os pelviens se prolonge antérieurement jusqu'à sous l'urohyal chez tous les spécimens étudiés (caractère 20). Ainsi, il existe une base très allongée antérieurement pour les rayons de la nageoire pelvienne : ce caractère est considéré par Chapleau (1993) comme une autapomorphie de la famille des Scophthalmidae.

Ainsi *Scophthalmus stamati* peut être considéré comme un membre de la famille des Scophthalmidae, dont il constitue le premier représentant fossile connu. De plus, chez cette famille, seuls les représentants du genre *Scophthalmus* possèdent 11 vertèbres précaudales (caractère 21). En effet, un travail d'analyse des relations de parenté des Scophthalmidae, actuellement mené par l'un d'entre nous (Chanet, 1998), a permis de montrer que pour ce caractère cet état est une apomorphie de ce genre, les autres Scophthalmidae et bothoïdes ayant généralement tous 10 vertèbres précaudales (exception faite du nombre élevé de vertèbres précaudales chez certains Pleuronectidae (Cooper & Chapleau, 1998)). Enfin, au sein du genre *Scophthalmus*, 4 espèces, toutes actuelles, sont connues : *S. maximus* (le turbot) et *S. rhombus* (la barbue) connus sur la côte orientale de l'Atlantique et les eaux européennes, *S. maeoticus* (le turbot de mer Noire) de la Méditerranée orientale et mers

associées et *S. aquosus* (le turbot de sable ou windowpane) des côtes atlantiques de l'Amérique du nord. *S. stamatini* se distingue de *S. rhombus* et de *S. aquosus* par l'avancée de la nageoire dorsale. En effet, chez ces deux espèces la nageoire dorsale s'étend très en avant jusque dans la région ethmoïdienne alors qu'elle s'arrête dans la région orbitaire chez *S. stamatini*. De la même manière, *S. stamatini* diffère de *S. maximus* et *S. maeoticus*, car, chez ces deux espèces, au moins la face supérieure est recouverte de tubercules osseux, ceux-ci étant très volumineux chez *S. maeoticus*. Or, le corps de *S. stamatini* est recouvert d'écaillés cténoïdes et aucune trace de tubercule n'est décelable chez l'espèce fossile. Ainsi, les spécimens étudiés présentent toutes les caractéristiques des représentants du genre *Scophthalmus* mais ne peuvent être placés dans aucune des quatre espèces actuelles. C'est pourquoi nous préconisons ici le maintien de l'espèce créée par Paucã en 1931 à l'intérieur du genre *Scophthalmus*. *S. stamatini* devient donc non seulement la cinquième espèce connue de ce genre, mais la première espèce fossile de ce genre et de la famille des Scophthalmidae.

Famille BOTHIDAE Regan, 1910

Genre *Oligobothus* n.g.

(figs. 10, 11, 12, 13, 14 et 16)

Diagnose : Poisson plat senestre, la colonne vertébrale est composée de 40 vertèbres dont 10 vertèbres précaudales et 30 vertèbres caudales ; des myorhabdoi sont présents ; l'urohyal est bien développé en forme d'hameçon avec la branche dorsale plus longue que la ventrale.

Étymologie : *Oligobothus*, de *Oligo* (référence à l'Oligocène) et *Bothus*, genre actuel de la famille des Bothidae (Pleuronectiformes), représente le genre *Bothus* des formations oligocènes de Piatra Neamt, Roumanie.

Espèce-type : *Oligobothus pristinus* (diagnose identique au genre).

Distribution stratigraphique : Flysch extérieur des Carpates Orientaux, nappe Vrancea, demi-fenêtre Bistrita-Râbca ; formation des dysodiles inférieurs, Oligocène moyen, colline Cozla, Piatra Neamt.

Oligobothus pristinus n.sp.
(figs. 10, 11, 12, 13, 14 et 16)

Holotype : Spécimens MSNPN no.189-500 (double empreinte) de la collection du Musée d'Histoire naturelle, Piatra Neamt, Roumanie.

Étymologie : L'espèce *Oligobothus pristinus* signifie vieux, primitif.

Matériel : Les spécimens MSNPN no. 189-500 représentent la même individu en double empreinte, collecté par M. Ciobanu sur la colline Cozla, Piatra Neamt. Il a été déterminé par cet auteur comme *Solea* sp. Un réexamen de ce spécimen a permis d'observer des os intermusculaires particuliers - les myorhabdoi - caractéristiques de la famille des Bothidae.

Description

Oligobothus pristinus n.g. n.sp. est un poisson plat fossile (figs. 10 et 11) ; la longueur standard de l'holotype est de 37 mm, sa hauteur maximale égale 11,5 mm, la longueur de sa tête est de 11 mm. L'holotype est représenté par un spécimen en double empreinte (nos 189 et 500). Celui-ci est dans un bon état de conservation ; il est complet à l'exception de l'extrémité des rayons de la nageoire caudale. L'asymétrie oculaire est bien visible, les ptérygiophores anaux et dorsaux ne sont pas conservés ce qui indique que ces éléments n'étaient pas complètement ossifiés. Cette ossification incomplète du squelette associée à la petite taille de l'animal suggère que le spécimen fossilisé correspond à un individu juvénile ayant déjà subi la migration oculaire caractérisant la métamorphose chez les poissons plats.

Neurocrâne (figs. 12 et 13)

La partie antérieure du neurocrâne est médiocrement conservée, mais sa forme générale est bien visible. Le crâne est nettement asymétrique dans la région orbitale avec le frontal aveugle (droit) s'élargissant en une lame osseuse verticale soutenant l'œil migrateur (droit). Ventralement, cet œil est limité par une zone osseuse. Celle-ci peut être interprétée comme le prolongement des deux frontaux formant le bord ventral de l'orbite supérieure. Le neurocrâne est délimité ventralement par un parasphénoïde rectiligne, légèrement élargi en son milieu. La forme et la position des os de la région orbitale indiquent que les deux yeux sont situés sur la face gauche de l'animal.

Fig. 10. *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp.
MSNPN no. 189-500
holotype.
Echelle : 10 mm.

Fig. 10. *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp.
MSNPN no. 189-500
holotype.
Scale : 10 mm.

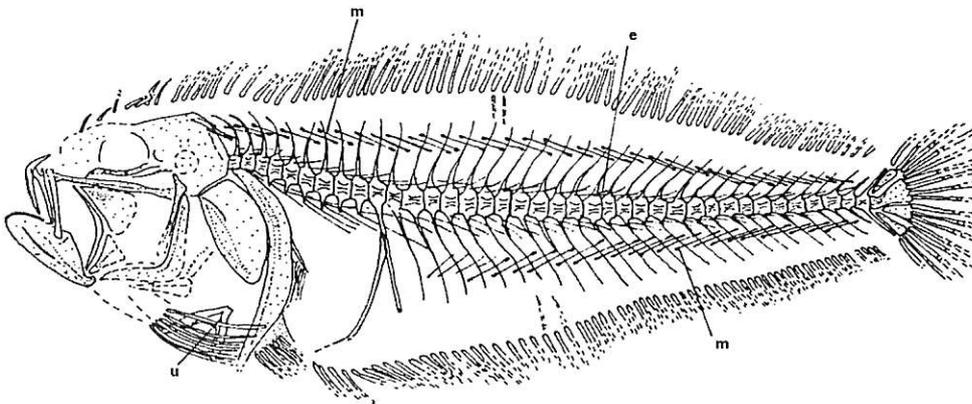
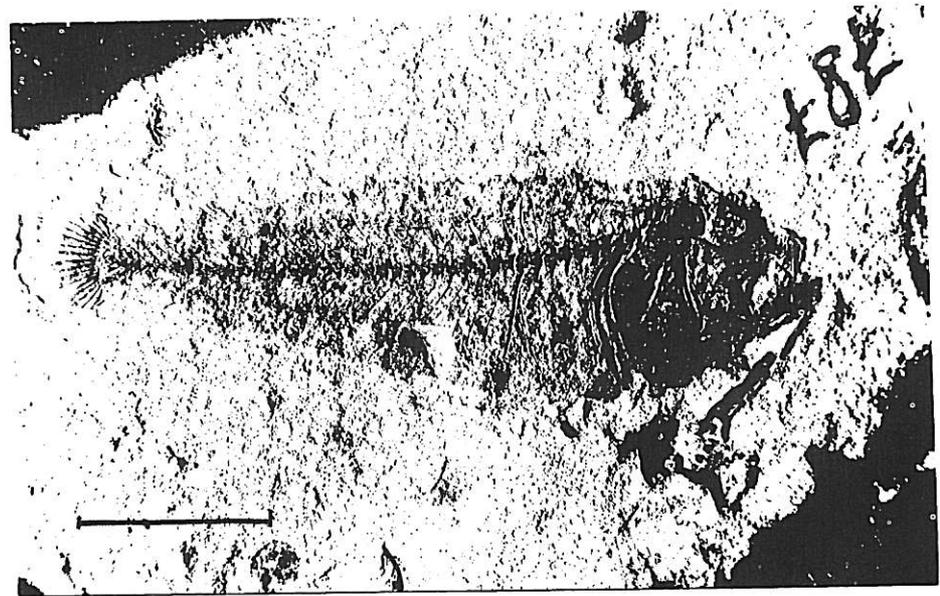
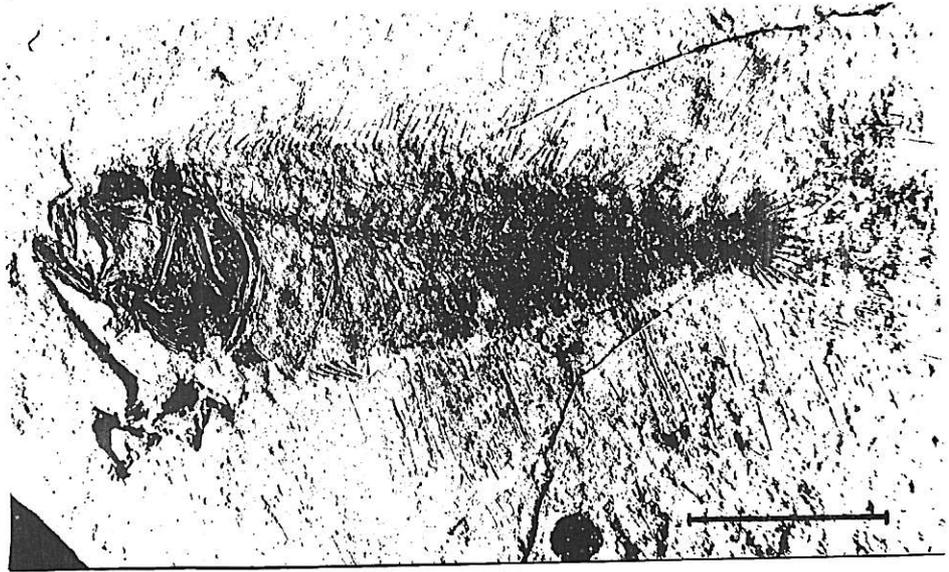


Fig. 11. Reconstitution
du squelette de l'holotype
Oligobothus pristinus n.g.
n.sp. MSNPN no. 189-500.
Echelle : 10 mm.

Fig. 11. Reconstruction of
the skeleton of the holotype
Oligobothus pristinus n.g.
n.sp. MSNPN no. 189-500.
Scale : 10 mm.

Splanchnocrâne (figs. 12 et 13)

Les seules différences nettes entre les os de la face oculée et de la face aveugle apparaissent entre les deux prémaxillaires d'une part et les deux maxillaires d'autre part. Le prémaxillaire de la face oculée est un os droit dont l'extrémité distale s'amincit légèrement, son extrémité proximale est recouverte par son homologue de la face aveugle. Le maxillaire oculé est un os long, légèrement courbé, dont l'extrémité distale est élargie. Aucune trace de dent n'est visible sur ces os. La mandibule est bien conservée, de forme approximativement triangulaire et légèrement allongée. La limite entre les os qui la constituent (dentaire et angulo-articulaire) n'est pas visible. Le dentaire présente plusieurs petites dents coniques. Le processus rétro-articulaire de la mandibule est bien conservé, c'est à son niveau que réside l'articulation avec le carré. Sur la face aveugle, un prémaxillaire massif est bien conservé (fig.13). Son extrémité antérieure présente un processus ascendant robuste orienté dorsalement. Sur la partie ventrale du prémaxillaire, de petites dents très fines sont visibles. Le maxillaire aveugle est plus long que le maxillaire oculé, dépassant en longueur l'extrémité postérieure du prémaxillaire. La mandibule de la face aveugle est mal conservée. De petites dents, très fines sont cependant discernables sur le dentaire. Le processus rétro-articulaire est robuste et bien conservé. Aucun supramaxillaire n'est présent. L'ectoptérygoïde est fin et long, avec un angle entre les deux branches d'environ 120°. Le carré qui est bien développé et situé postérieurement à la branche ventrale de l'ectoptérygoïde, a une forme triangulaire. L'entoptérygoïde est situé entre la partie dorsale de l'ectoptérygoïde et le bord ventral du parasphénoïde. Cet os a une forme triangulaire, et a gardé la trace de l'oeil gauche (non migrateur). L'hyomandibulaire s'articule avec le neurocrâne sous la cavité otique. L'urohyal (figs.12 et 13) est un os robuste, bien conservé en forme d'hameçon. La branche ventrale est légèrement courbée, dirigée antéro-ventralement. La branche dorsale est droite et plus longue que la branche ventrale. L'angle cli dien est de 48° (angle clidien = angle formé par le bord ventral de la branche dorsale et le bord antérieur de la branche ventrale - Chabanaud, 1940). Les deux branches de l'urohyal sont délimitées par

un bourrelet osseux. La lame de la branche ventrale est plus développée que la branche dorsale, courbée, se prolongeant beaucoup postérieurement. La partie postérieure de l'urohyal formée par l'intersection des deux branches, représente une proéminence osseuse, de forme triangulaire, bien développée. Sept rayons branchiostèges longs sont bien conservés.

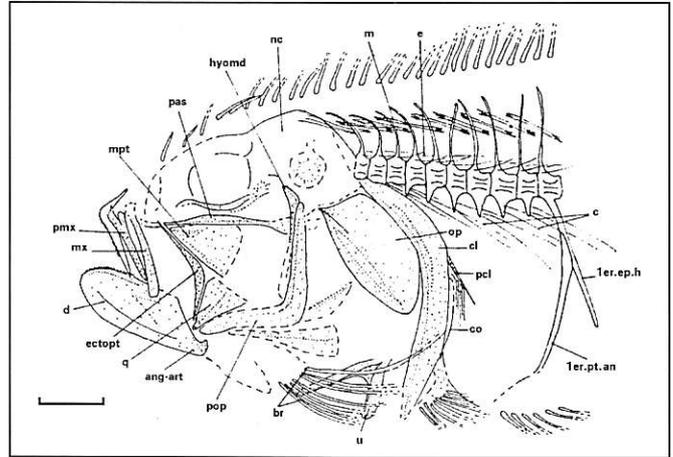


Fig. 12. Reconstitution du squelette de la région antérieure de la face oculée d'*Oligobothus pristinus* n.g. n.sp., MSNPN no. 189. Echelle : 2 mm.

Fig. 12. Reconstruction of the skeleton of the anterior part of ocular side of *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp., MSNPN no. 189. Scale : 2 mm.

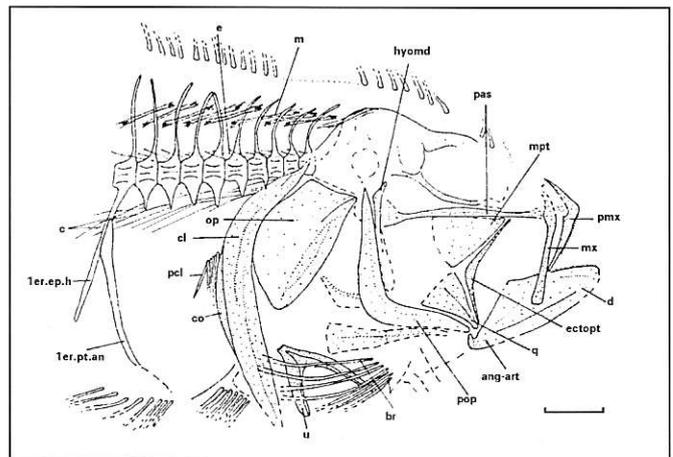


Fig. 13. Reconstitution du squelette de la région antérieure de la face aveugle d'*Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. MSNPN no. 500. Echelle : 2 mm.

Fig. 13. Reconstruction of the skeleton of the anterior part of blind side of *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. MSNPN no. 500. Scale : 2 mm.

Série operculaire (figs. 12 et 13)

Seuls le préopercule et l'opercule sont correctement conservés. Sur les deux faces, on n'observe pas de différences concernant la forme et la structure des deux os. Le préopercule a une forme en équerre, sa branche verticale est plus longue que sa branche horizontale. L'opercule est bien visible, légèrement allongé. L'articulation de cet os s'effectue sur le bord postérieur de l'hyomandibulaire. A partir de cette articulation, une petite strie mince parcourt l'operculaire. Il n'y a pas d'autre strie ou entaille sur ces deux os.

Squelette axial (fig. 11)

Le squelette axial est composé de 40 vertèbres dont 10 vertèbres précaudales et 30 vertèbres caudales. Les centra sont robustes, de forme grossièrement quadrangulaire dans la région abdominale puis s'allongeant légèrement dans la région caudale. A partir de la cinquième vertèbre précaudale, on observe un arc hémal bien développé. La partie ventrale des quatre premières vertèbres précaudales est recouverte par le cleithrum. Des côtes pleurales longues et très minces sont insérées latéralement sur les arcs hémaux. La première vertèbre précaudale est mal conservée, mais il est possible d'affirmer qu'elle ne possède pas d'épine neurale (figs. 12 et 13). Les cinq vertèbres suivantes possèdent une épine neurale longue, mince, recourbée antérieurement. L'épine neurale des vertèbres suivantes est orientée postéro-dorsalement. La première vertèbre caudale possède une épine hémale longue, robuste qui vient en contact avec le premier ptérygiophore de la nageoire anale. Sur les vertèbres caudales suivantes les épines hémales deviennent plus minces et sont dirigées postérieurement. Sur ce squelette axial, des os intermusculaires sont bien visibles. De la seconde vertèbre précaudale au pédoncule caudal, on observe des épiméaux très fins situés à la base de chaque épine neurale. Ventralement, à la base de chaque épine hémale, des hypoméaux très fins sont présents. Les myorhabdois sont fins avec les deux extrémités ramifiées ; ces os sont bien visibles ventralement et dorsalement par rapport à la colonne vertébrale. Dans la région dorsale, ceux-ci sont présents du neurocrâne jusqu'à la dernière épine neurale. Dans la région ventrale ils apparaissent immédiatement après la seconde épine hémale et sont présents jusqu'à la dernière épine hémale.

Nageoires impaires (fig. 11)

La nageoire dorsale s'étend tout le long du corps à partir de la région orbitaire jusqu'au pédoncule caudal. Elle est composée de 76-78 rayons dont 10 rayons sont dans la région supracrânienne (figs. 12 et 13). La nageoire anale est constituée de 64-65 rayons. Le premier ptérygiophore de la nageoire anale est long, sa partie ventrale étant mal conservée. Il se superpose partiellement au bord antérieur de la première épine hémale. Aucun des ptérygiophores dorsaux et anaux n'est conservé, signe d'une ossification encore très incomplète.

Squelette de la nageoire caudale (fig. 14)

Le squelette de la nageoire caudale est composé de trois vertèbres préurales (PU₁, PU₂ et PU₃). Le lobe ventral est soutenu par les épines hémales des vertèbres PU₂ et PU₃, le parhypural et une plaque hypurale formée par la fusion des hypuraux 1 et 2. Le parhypural est soutenu par l'épine hémale de PU₂, non fusionné avec PU₁. Les hypuraux 1 et 2 sont fusionnés en formant une plaque hypurale de forme triangulaire, libre de PU₁.

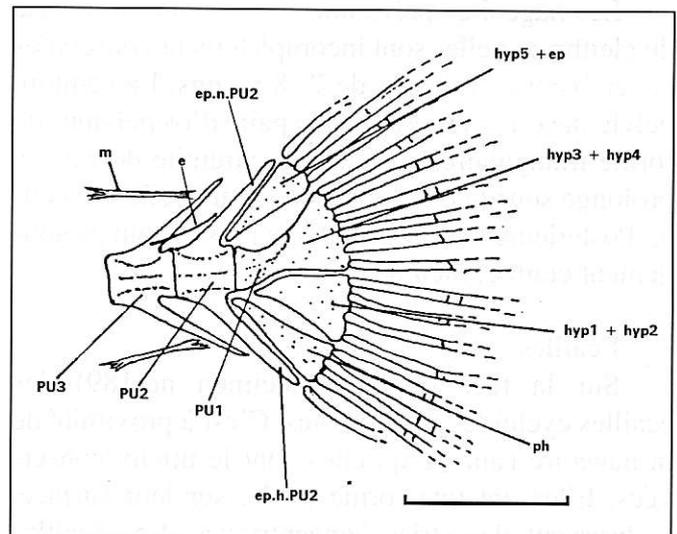


Fig. 14. Reconstitution du squelette de la nageoire caudale d'*Oligobothus pristinus* n.g. n.sp., MSNPN no. 189. Echelle : 2 mm.

Fig. 14. Reconstruction of the caudal skeleton of *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp., MSNPN no. 189. Scale : 2 mm.

Le lobe supérieur est soutenu par des épines neurales des vertèbres PU₁ et PU₂ et de deux plaques hypurales : la plaque hypurale supérieure, vraisemblablement formée par la fusion de l'hypural 5 avec l'épural (Chanet et Wagemans, 1997) et la plaque inférieure, formée par la fusion des hypuraux 3 et 4. Cette dernière fusionne avec PU₁. Il n'y a pas d'uroneural. L'arc hémal de la vertèbre préurale PU₂ est fusionné au centrum vertébral. La nageoire caudale est composée de 17 rayons, incomplètement conservés, dont 9 rayons dans le lobe supérieur et 8 rayons dans le lobe inférieur.

Nageoires paires (figs. 12 et 13)

Les nageoires pectorales, mal conservées (figs. 12 et 13), sont composées de 5- 6 rayons mous. La ceinture pectorale est bien représentée sur les deux faces. Le cleithrum est un gros os aplati, courbé, effilé ventralement. Son extrémité proximale se prolonge jusqu'à la zone occipitale, où elle recouvre la partie ventrale des quatre premières vertèbres précaudales. Le postcleithrum est un os mince, petit, en forme d'épave dirigée postero-ventralement. Le complexe coraco-scapulaire est mal préservé, il est présent sous la nageoire pectorale tout le long du bord postérieur du cleithrum. Ni la nageoire pelvienne, ni la nageoire pectorale ne possède de rayons épineux.

Les nageoires pelviennes sont situées à la base du cleithrum ; elles sont incomplètement conservées et semblent composées de 7- 8 rayons. La ceinture pelvienne est composée d'une paire d'os pelviens de forme triangulaire, très fins. L'extrémité dorsale se prolonge sous le cleithrum avec lequel elle s'articule. Postérieurement, l'os pelvien présente un prolongement courbé, bien développé.

Écailles

Sur la face oculée (spécimen no.189) des écailles cycloïdes sont visibles. C'est à proximité de la nageoire caudale qu'elles sont le mieux conservées. Elles ont une forme ovale, sur leur surface, s'observent des stries concentriques. Les écailles cycloïdes sont également présentes dans la région médiane, ailleurs elles s'effilent ou disparaissent. La tête est partiellement couverte d'écailles, essentiellement l'opercule, la région des rayons branchios-tèges et la partie dorsale du neurocrâne.

Relations phylogénétiques

Le spécimen n° 189-500 présente les caractères suivants :

1. Crâne asymétrique.
2. Extension supracrânienne de la nageoire dorsale jusqu'à la région orbitaire.
3. Le premier ptérygiophore de la nageoire anale est long, robuste, supportant les rayons proximaux de la nageoire anale.
4. Parhypural libre.
5. Nageoires impaires sans rayon épineux.
6. Urohyal avec une branche ventrale développée.
7. Pas de supramaxillaire.
8. Uroneural absent.
9. Arc hémal de PU₂ fusionné avec le centrum.
10. Nageoires pelviennes sans rayon épineux.
11. Os de la série operculaire non indentés.
12. Côtes pleurales présentes.
13. Postcleithrum présent.
14. Prémaxillaire oculé non denté.
15. Hypuraux 3 et 4 fusionnés entre eux et fusionnés avec le centrum de PU₁; hypuraux 1 et 2 fusionnés entre eux et libre de PU₁.
16. Arc neural de la première vertèbre précaudale sans épave neurale.
17. myorhabdoi présents.

Selon les travaux menés par Chapleau (1993) et Cooper et Chapleau (1998) (fig. 15), *Oligobothus pristinus* est un membre de l'ordre des Pleuronectiformes (caractère 1). Il appartient au sous-ordre des Pleuronectoidei (caractères 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8). De même, par le caractère 9, il se rapproche des genres *Citharus*, *Brachypleura* ainsi que des Scophthalmidae, des Bothidae, des Pleuronectidae, des Paralichthodidae, des Poecilopsettidae, des Rhombosoleidae, les Tephrinectidae (Hoshino et Amaoka, 1998), des Samaridae, des Achiridae, des Soleidae et des Cynoglossidae. Le caractère 10 l'éloigne de *Citharus* au sein cet ensemble. Les caractères 11, 12 et 13 sont des plésiomorphies pour les Pleuronectiformes, ils ne peuvent aider à préciser de quel groupe de poissons plats *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. peut être rapproché.

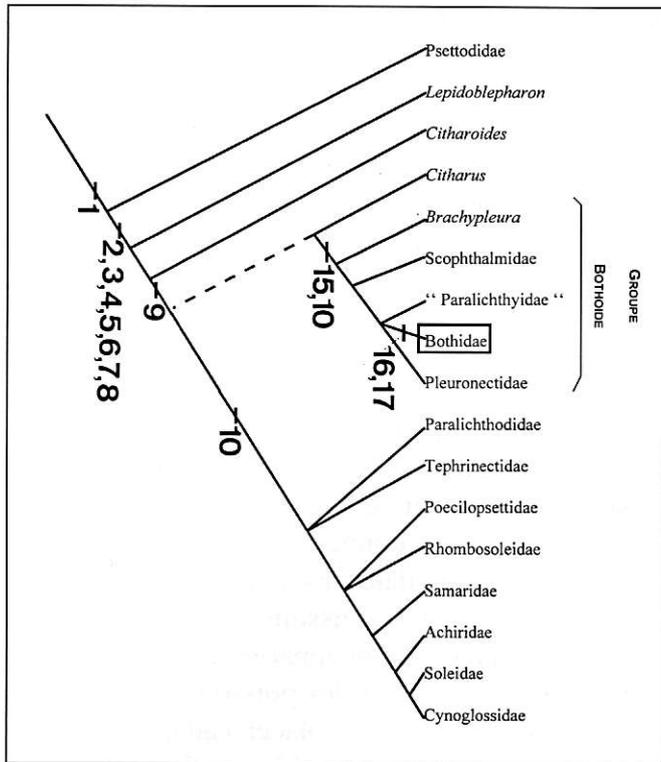


Fig. 15. Position phylogénétique d'*Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. dans l'arbre des relations de parenté des Pleuronectiformes (modifié d'après Chanet (1999), arbre réalisé d'après les données de Cooper et Chapleau (1998) et Hoshino et Amaoka (1998)). Seule la répartition des états apomorphes des caractères étudiés est indiquée (se référer au texte pour les explications et à la figure 9 pour les légendes). La famille à laquelle *O. pristinus* est rattachée, les Bothidae, est encadrée.

Fig. 15. Position of *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. in the interrelationships of Pleuronectiformes tree (modified from Chanet (1999), tree built thanks to the data of Cooper and Chapleau (1998) and Hoshino and Amaoka (1998)). The family to which *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. belongs, the Bothidae, is framed. Only the repartition of apomorphic states is indicated (see text for further explanations). Inverted commas indicate that the Paralicthyidae group is paraphyletic, the dotted line shows that the *Citharus*+ bothoid group clade is not well corroborated by synapomorphies.

Le caractère 14 se rencontre chez *Laeops*, un genre appartenant à la famille Bothidae, chez certains Pleuronectidae (genres *Hysopsetta*, *Pleuronichthys* et deux espèces des genres *Pleuronectes* et *Microstomus*), chez les Rhombosoleinae (sauf les genres *Oncopterus*, *Psammodytes* et *Azygopus*), les Achiridae, les Soleidae et les Cynoglossidae. Le caractère 15 permet de placer *O. pristinus* dans le groupe des Bothoïdes. Au sein des Pleuronectiformes, seuls les poissons plats de la famille des

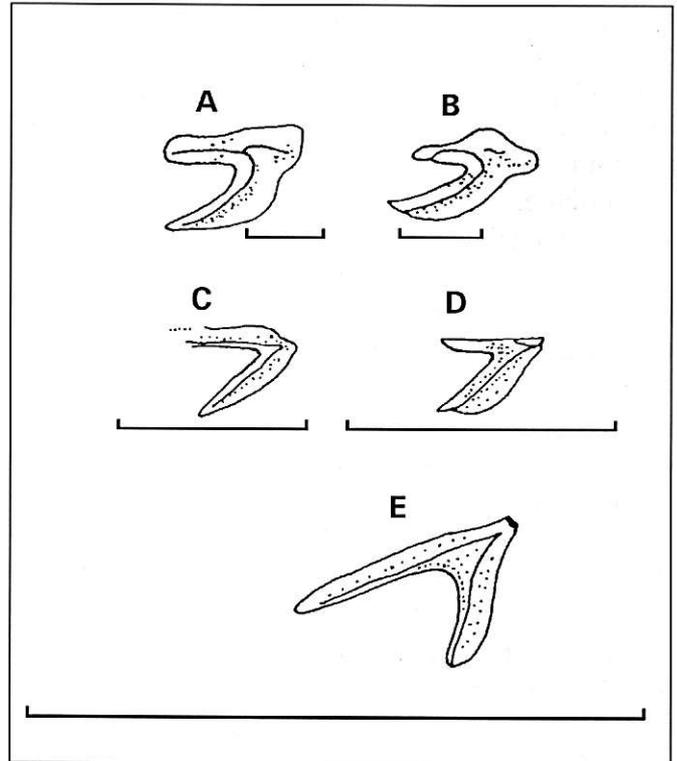


Figure 16. Vue latérale de l'urohyal de quelques Bothidae actuels et fossiles. A. *Psettina gigantea* AMAOKA, 1969; B. *Crossorhombus kobensis* JORDAN & STARKS 1906. (A et B selon Amaoka, 1969); C. *Oranobothus arambourgi* CHANET, 1996; D. *Miobothus weissii* CHANET & SCHULTZ, 1994; E. *Oligobothus pristinus* n.g.n.sp.; Echelle : 10 mm.

Figure 16. Lateral view of the urohyal of some Recent and fossil Bothidae. A. *Psettina gigantea* AMAOKA, 1969; B. *Crossorhombus kobensis* JORDAN & STARKS 1906. (A et B modified from Amaoka, 1969); C. *Oranobothus arambourgi* CHANET, 1996; D. *Miobothus weissii* CHANET & SCHULTZ, 1994; E. *Oligobothus pristinus* n.g.n.sp.; Scale : 10 mm.

Bothidae possèdent à la fois un arc neural de la première vertèbre précaudale sans épine neurale (caractère 16) et des myorhabdoï (caractère 17). *Oligobothus pristinus* appartient donc à cette famille.

Les relations de parenté à l'intérieur des Bothidae sont encore incertaines et problématiques (Chapleau, 1993 ; Fukui, 1997). Placer cette espèce par rapport aux autres espèces connues de Bothidae est un exercice périlleux. De même, le

fait que l'individu fossilisé soit juvénile pourrait gêner les comparaisons. Or, différentes études sur le développement des poissons plats ont montré que la forme de l'urohyal, le nombre de rayons aux nageoires médianes (dorsale et anale) et le nombre de vertèbres restaient constant au cours de toute l'ontogénie (Futch, 1977, Hensley, 1977, Chanet & Wagemans, 1997). Ce sont précisément ces caractères qui seront utilisés dans la recherche de la position systématique d'*Oligobothus pristinus* n.g. n.sp.. Dans un premier temps, cette espèce se distingue des espèces actuelles de la famille des Bothidae sur les caractères considérés (Tableau 1, Amaoka (1969) et fig. 16). La synapomorphie des Bothidae - la présence des myorhabdoi - a également été identifiée chez quelques espèces fossiles. *Miobothus weissii* Chanet & Schultz, 1994, découvert dans les formations badeniennes (Miocène moyen) de St. Margarethen (Autriche) fut la première espèce décrite possédant de tels os. Dans les formations messiniennes (Miocène supérieur) autour de la mer Méditerranée, d'autres Bothidae ont été identifiés : *Oranobothus arambourgi* Chanet, 1996 et *Arnoglossus sauvagei* (D'Erasmus, 1930) (Chanet 1996 ; 1997). Sorbini (1988) a décrit un spécimen fossile *Bothus* sp. découvert dans les formations du Pliocène du fleuve Marrechia (Italie), sans mentionner la présence de myorhabdoi. Chanet (1997) note la présence de ces os sur ce spécimen et considère comme judicieux son rattachement aux Bothidae et au genre *Bothus*. *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. diffère de chacune des espèces fossiles de Bothidae connues à la fois par les données méristiques (Tableau 1) et la forme de l'urohyal (fig. 16). *Oligobothus pristinus* n.g. n.sp. apparaît donc non seulement comme un taxon valide, mais aussi comme le plus ancien représentant de la famille des Bothidae.

CONCLUSION

Comparer Piatra Neamt au fameux gisement éocène du Monte Bolca (Italie), au moins pour les poissons plats, peut sembler être une erreur d'appréciation. Toutefois, si l'importance paléontologique du gisement italien est connue depuis le XVIII^{ème} siècle et a été rappelée à de nombreuses

reprises (Blot, 1980 ; Patterson, 1993 ; Chanet, 1999, parmi de très nombreuses autres références), si son ichthyofaune fossile constitue une trace majeure de «l'explosion» du groupe des Percormorphes, le gisement roumain n'en est pas moins important par la diversité de ses espèces, la qualité de leur conservation et en ce qu'il recèle les premiers témoins connus à ce jour de certaines familles de téléostéens. Le plus ancien pleuronectiforme a été découvert dans l'Eocène du Monte Bolca (Patterson, 1993 ; Chanet, 1997, 1999), mais deux familles actuelles de Pleuronectiformes - les Scophthalmidae et les Bothidae - ont leur plus anciens représentants connus dans l'Oligocène de Piatra Neamt. Ces données sont importantes car elles permettent de dater les dichotomies jalonnant l'arbre évolutif des poissons plats : les deux familles considérées sont apparues avant l'Oligocène moyen. Mais surtout, les poissons plats fossiles de Roumanie viennent se placer «admirablement» dans cet arbre. Scophthalmidae et Bothidae sont deux familles placées dans le groupe des Bothoïdes avec les Pleuronectidae, le genre *Brachypleura* et le groupe paraphylétique des Paralichthyidae (Cooper & Chapleau, 1998). Le plus ancien bothoïde connu est *Eobothus minimus* de l'Eocène du Monte Bolca ; cette espèce est remarquablement conservée mais ne peut être placée dans aucune famille du groupe des Bothoïdes (Chanet, 1999). Malgré la rareté des poissons plats fossiles et le caractère parcellaire de tout document fossile, une correspondance entre, d'une part, l'arbre phylogénétique et, d'autre part, le répertoire fossile peut être tentée, ceci apportant des arguments complémentaires pour corroborer les résultats de l'analyse de relations de parenté entre familles de poissons plats obtenus par Cooper et Chapleau en 1998. Ainsi, stratigraphiquement : à l'Eocène un Bothoïde est connu et, à l'Oligocène, des sous-groupes de Bothoïdes sont connus. Pour beaucoup d'auteurs, les poissons plats fossiles n'étaient que «d'insignes raretés» (Chabanaud, 1949:21), des curiosités de laboratoire, et même s'ils sont en effet peu nombreux, ils fournissent des informations précieuses, ne serait-ce que par l'information temporelle qu'ils apportent, pour quiconque s'intéresse à l'histoire évolutive des Pleuronectiformes.

Remerciements

Nous sommes très reconnaissants envers les personnes suivantes: P. CONSTANTIN du Musée de Géologie (Bucarest, Roumanie), D. GOUJET du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France), F. CHAPLEAU de l'Université d'Ottawa (Ottawa, Canada), P. FOREY et le regretté C. PATTERSON du Natural History, British Museum (Londres, Grande-Bretagne), O. SCHULTZ du Naturhistorisches Museum (Vienne, Autriche), P. WELLNHOFFER de la Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München (Münich, Allemagne), le regretté L. SORBINI du Museo Civico di Storia Naturale (Vérone, Italie) et Martine DESOUTTER du Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France). Chacun d'eux nous a procuré une aide importante en nous réalisant d'excellentes photographies ou radiographies et en nous permettant d'examiner pour comparaison le matériel conservé dans leurs laboratoires respectifs. Les deux auteurs tiennent à associer dans ces remerciements Jean GAUDANT (Université Paris 7, CNRS-UMR 8569, Paris, France), et Lionel CAVIN (Musée des Dinosaures, Espéraza, France) pour leurs remarques judicieuses et leur lecture pertinente du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- AMAOKA, K. 1969. Studies on the sinistral flounders found in the waters around Japan. Taxonomy, anatomy and phylogeny. *Journal of Shimonoseki College of Fisheries*, **18**: 65-340.
- BLOT, J. 1980. La faune ichthyologique des gisements du Monte Bolca (province de Vérone, Italie) catalogue systématique présentant l'état actuel des recherches concernant cette faune. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, **4**: 339-396.
- CHABANAUD, P. 1940. Etude complémentaire de la morphologie du téléostéen pleuronectoïde *Eobuglossus eocenicus*. *Bulletin de la Société géologique de France*, **5**: 17-23.
- 1949. Le problème de la phylogénèse des Heterosomata. *Bulletin de l'Institut océanographique*, **950**: 1-24.
- CHANET, B. 1996. *Oranobothus arambourgi* nov. gen. nov. spec. (Pisces; Pleuronectiformes: Bothidae) provenant du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, **4** (18): 555-568.
- 1997. A cladistic reappraisal of the fossil flatfish record consequences on the phylogeny of the Pleuronectiformes (Osteichthyes: Teleostei). *Annales des Sciences naturelles, Zoologie*, **18** (3): 105-117.
- 1998. L'asymétrie des vertèbres caudales chez les Scophthalmidae (Pleuronectiformes) est elle une autapomorphie ? *Cybium*: **22** (4): 405-412.
- 1999. Supposed and true flatfishes [Teleostei: Pleuronectiformes] from the Eocene of Monte Bolca, Italy. In: TYLER, J.C., ed. *Studi e Ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, VIII, Miscellanea Paleontologica*, mémoire spécial dédié à L. SORBINI: 220-243.
- & SCHULTZ, O. 1994. Pleuronectiform fishes from the Upper Badenian (Middle Miocene) of St. Margarethen (Austria). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **96A**: 95-115.
- & F. WAGEMANS 1997. Presence of double spines on the second preural centrum of the turbot (*Scophthalmus maximus* L., Pleuronectiformes: Scophthalmidae). *Belgian Journal of Zoology*, **127** (2): 115-122.
- CHAPLEAU, F. 1993. Pleuronectiforms relationships: a cladistic reassessment, *Bulletin of Marine Science*, **52** (1): 516-540.
- CIOBANU, M. 1977. Fauna fosilă din Oligocenul de la Piatra Neamt, Editura Academiei Române. 159 p., Bucuresti.
- 1978. Date noi asupra petilor fosile din Oligocenul de la Piatra Neamt. *Anuarul Muzeului de Stiinta Naturale Piatra Neamt, seria Geologie-geografie IV*: 185-192.
- COOPER, J. A. & CHAPLEAU, F. 1998. Phylogenetic of *Paralichthodes algoensis* (Pleuronectiformes: Paralichthodidae), *Copeia*, **2**: 477-481.
- COSMOVICI, L.C. 1887. Les couches à Poissons des monts Pietricica et Cozla, District de Neamt, ville de Piatra Neamt. *Bulletin de la Société des Médecins et Naturalistes de Iassy*, **1**(3): 96.
- ERASMO, G. D' 1930. L'ittiofauna fossile del Gabbro. *Atti della reale Accademia delle scienze fisiche e matematiche*. **18** (6), 155 p.
- FUTCH, C. R. 1977. Larvae of *Trichopsetta ventralis* (Pisces: Bothidae), with comments on intergeneric relationships within the Bothidae. *Bulletin of Marine Science*, **27** (4): 740-757.
- FUKUI, A. 1997. Early ontogeny and systematics of Bothidae, Pleuronectoidei. *Bulletin of Marine Science*, **60** (1): 192-212.
- GRASU, C.; CATANĂ, C. & GRINEA, D. 1988. Flisul carpatic. Petrografie și consideratii economice. *Editura Tehnică*, 208 p.

- HENSLEY, D. A. 1977. Larval development of *Engyophrys senta* (Bothidae), with comments on intermuscular bones in flatfishes. *Bulletin of Marine Science*, **27**: 681-703.
- HENSLEY, D. A. & AHLSTROM, E. H. 1984. Pleuronectiformes: Relationships; pp. 670-687. In: MOSER, H. G.; W.J. RICHARDSON, M. P.; FAHAY, A. W.; KENDALL Jr. & S. L. RICHARDSON (eds) *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication n°1.
- HOSHINO, K. & AMAOKA, K. 1998. Osteology of the flounder, *Tephrinectes sinensis* (LACÉPÈDE) (Teleostei: Pleuronectiformes), with comments on its relationships. *Ichthyological Research*, **45** (1): 69-77.
- IONESI, L. & GRASU, C. 1993. Semnificatia tectono-sedimentară a marelor bituminoase din cuprinsul disodilelor inferioare. *Studii si Cercetări de Geologie, Geofizică si Geografie, Seria geologie*, **38**: 29-40.
- JONET, S. 1958. Contributions à l'étude des schistes disodiques oligocènes de Roumanie. La faune ichthyologique de Homoricu, district de Prahova. 195-1, 112 p.
- LEBENZON, C. 1973. Nannoplanctonul calcaros din stratele de Podu Secu si orizontul bazal al gresiei de Fusaru din valea Tarcuya.. *Dări de Seamă, Institutul Geologic*, LIX(4): 89-100.
- NORMAN, J. R. 1934. A Systematic Monography of the Flatfishes (Heterostomata). 1: Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae: British Museum (Natural History), 459 p.
- PATTERSON, C. 1993. Osteichthyes: Teleostei; pp. 621-656. In BENTON J. M. (ed.) *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall.
- PAUCĂ, M. 1931. Neue Fische aus dem Oligozän von Piatra Neamt. *Académie Roumaine, Bulletin de la Section Scientifique*, XIV(1/2): 1-6.
- 1933. Des nouveaux poissons fossiles dans l'Oligocène de Piatra Neamt. *Comptes Rendus des séances de l'Institut Géologique de Roumanie*, XIX: 89- 97.
- 1934. Die Fossile Fauna und Flora aus den Oligozän von Suslanesti - Muscel in Rumanien. *Annuarul Institutului Geologic al Românei*, XVI: 577-663.
- 1938. Téléostéens fossiles du Tertiaire roumain. *Comptes Rendus des séances de l'Institut géologique de Roumanie*, XXII: 121-135.
- SĂNDULESCU, M. 1984. Geotectonica României. *Editura tehnică*. 335 p., Bucureti.
- SORBINI, L. 1988. Biogeography and climatology of Pliocene and Messinian fossil fish of Eastern- Central Italy. *Bolletino del Museo civico di Storia naturale di Verona*, **14**: 1-85.