

*La ictiofauna del Eoceno Medio
del Yacimiento de Santa Clara
(Zamora, Cuenca del Duero, España)*

*The ichthyofauna of the Middle Eocene from Santa Clara
(Zamora, Duero Basin, Spain)*

A. DE LA PEÑA ZARZUELO *

RESUMEN

Se diagnostica y describe *Vixperca corrochani* un nuevo género y especie de Percoides (O. Perciformes) del yacimiento de Santa Clara, nivel de peces del Eoceno Medio de la Cuenca del Duero. Se establece la diagnosis diferencial con el resto de los géneros de los Percoides basales del Eoceno, así como una comparación con la familia Characidae (Characidei, O. Cipriniformes) taxon al que se le asignaban los restos con anterioridad.

ABSTRACT

The diagnosis and description of *Vixperca corrochani* gen. nov. sp. nov. (Percoides, Perciformes) from Santa Clara bed, fishes' level from middle Eocene of Duero basin is given. A differential diagnosis with other lower percoids is also given. It has been compared with Characidae family (Characidei, Cipriniformes), the taxon to which it was previously assigned.

Palabras clave: *Vixperca corrochani* gen. nov. sp. nov., Santa Clara, Eoceno Medio, Cuenca del Duero, nivel de peces, Percoides, Characidei.

Key words: *Vixperca corrochani* gen. nov. sp. nov., Santa Clara bed, Middle Eocene, Duero basin, fishes' level, Percoides, Characidei.

* Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid.

INTRODUCCION

Con el presente trabajo se aborda el análisis de los restos paleoictiológicos hallados en el yacimiento de vertebrados fósiles del Eoceno Medio de Santa Clara (Zamora), localidad correspondiente a un nivel estratigráfico («nivel de peces») que aflora en una extensa área de la Cuenca del Duero, delimitada por las localidades de Jambrina, Sanzoles, Corrales del Vino y Santa Clara de Avedillo. En este nivel de arenas, limos y margas se concentra una enorme densidad de restos óscos de peces, junto con otros vertebrados (reptiles y mamíferos) mucho menos abundantes. Intentamos llegar a una clasificación taxonómica más precisa de estos restos ya que hasta ahora en la bibliografía han sido citados como Characidae indet. (Cipriniformes) (JIMENEZ, 1977; JIMENEZ *et al.*, 1983, 1986, y CORROCHANO, 1979) o Percichthyidae indet. (Perciformes) (GAUDANT, 1984).

La falta de conexión y la fracturación de los restos fósiles de peces es constante y se relaciona con el tipo de litología en el que se hallan fosilizados, margas y arenas finas y con un alto contenido en sílice. Los acontecimientos tectónicos, como deformaciones o fracturas son muy débiles después de la deposición de los sedimentos, por lo que los estratos se encuentran horizontales y sin alteraciones, facilitando el estudio estratigráfico y geológico de la formación donde se sitúa el yacimiento.

La fracturación y desconexión de los huesos nos obliga a realizar estudios puntuales sobre determinados huesos o regiones óseas, como la región opercular (opérculo, preopérculo, interopérculo y subopérculo), región infraorbitaria (lacrimal y huesos infraorbitales), región mandibular (dentario, maxilares y premaxilares) y los dientes, que pueden ayudarnos a desvelar la posición sistemática de estos vertebrados.

Hemos de prescindir de otros datos de alto valor ictiológico y paleoictiológico, como son el número de vértebras, el número de radios duros o blandos de una determinada aleta, el número de pterigóforos, etc., por la imposibilidad que supone el poder extraer este tipo de información de restos desconectados.

Los especímenes de Santa Clara, representados por más de un millar de restos, han sido analizados y comparados entre sí para concluir sobre su pertenencia a uno o más taxones. La numerosa población ha mostrado una ligera variabilidad morfológica que por su cuantía y su continuidad puede ser atribuida a un solo taxón, provisionalmente. Su asignación a una sola especie o género conocido ha sido imposible, mostrando una clara diferenciación sistemática por la originalidad de sus caracteres, sobre todo del preopercular.

SITUACION Y ANTECEDENTES GEOLOGICOS

El yacimiento de Santa Clara se halla situado en el borde suroccidental de la Cuenca del Duero, al sur de la provincia de Zamora y en el término municipal de Corrales del Vino, en los materiales Paleógenos que afloran a dos kilómetros de dicha localidad en dirección a Santa Clara de Avedillo (fig. 1).

La Cuenca del Duero (55.000 km²) se halla situada al Norte de la Península Ibérica delimitada por el sistema Central, Ibérico, Cordillera Cantábrica y Montes de León. Su origen data de finales del Cretácico-principios del Terciario. Sus características más importantes son su marcada asimetría, debida a la litología y tectónica diferencial de sus bordes, y una gran horizontalidad en sus estratos gracias a la escasa actividad tectónica posterior a la deposición del material Terciario (CORROCHANO, 1986). El cortejo sedimentario que rellena la cuenca aumenta progresivamente de potencia hacia el Este donde llega a alcanzar 2.500-3.000 metros de espesor. La disposición de esta gran cantidad de material responde, además, a la existencia de varios abanicos aluviales que pasan a sistemas fluviales a favor de la pendiente, y sistemas lacustres (sobre todo en el centro de la Cuenca), que están presentes en todos los ciclos sedimentarios a lo largo de la evolución paleogeográfica (ALONSO GAVILAN *et al.*, 1983).

Refiriéndonos concretamente al Paleógeno de la Cuenca del Duero, se señala la existencia en aquella época de un número indeterminado de subcuencas que evolucionan independientemente como consecuencia de la ya mencionada litología y tectónica diferentes de sus bordes, a lo largo que se une un ambiente climático también distinto. Esto provoca, que los afloramientos paleógenos estén desconectados entre sí y que posean características peculiares cada uno de ellos (JIMENEZ *et al.*, 1983).

Así, el Paleógeno del borde suroccidental de la Cuenca del Duero puede dividirse regionalmente en dos sectores (PORTERO *et al.*, 1982): Sector Salamanca, pudiéndose diferenciar tres tramos en ambas regiones (inferior, medio y superior).

El tramo inferior del Sector Zamora se caracteriza por poseer una sedimentación de ambiente fluvial trenzado asociado a sistemas de abanicos aluviales enraizados al NO., con una potencia de 50 metros.

El tramo Medio (S. Zamora) posee 100 metros de depósitos con una gran variedad litológica representados en la Formación Entrala. En este tramo JIMENEZ *et al.* (1983) distingue tres biozonas: Sanzoles (donde se hallan la mayoría de los yacimientos del Paleógeno zamorano, definido por cocodrilos, tortugas y peces «Characidae»), Corrales II y Teso de la Flecha. El yacimiento de Santa Clara quedaría enmarcado, consecuentemente según las divisiones creadas por JIMENEZ y colaboradores, en este tramo y en la biozona de Sanzoles (fig. 2).

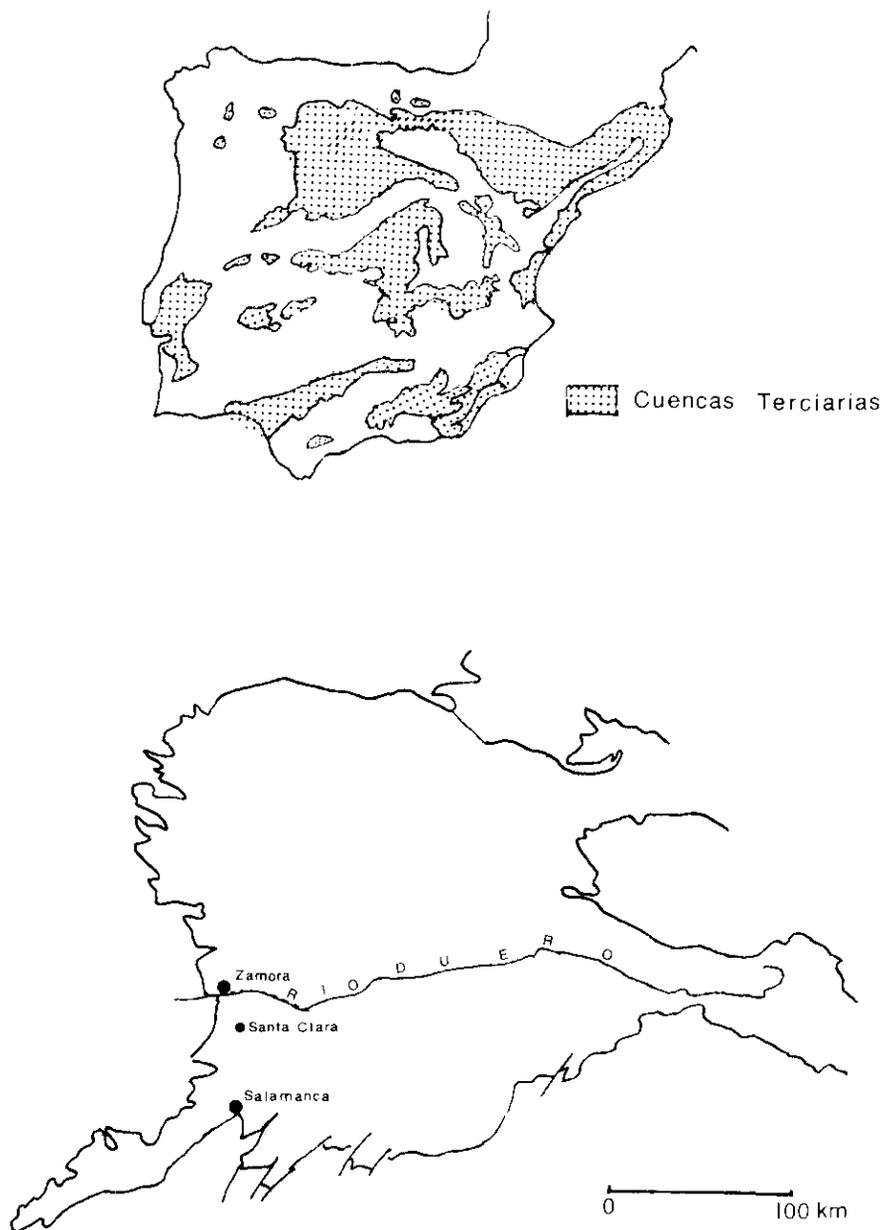


Figura 1.—Localización del yacimiento. Arriba, Cuencas Terciarias de la Península Ibérica. Abajo, situación del yacimiento en la Cuenca del Duero.

Figure 1.—Location of Santa Clara locality. Up, tertiary basins in the Iberian Peninsula. Down, location of Santa Clara in the Duero Basin.

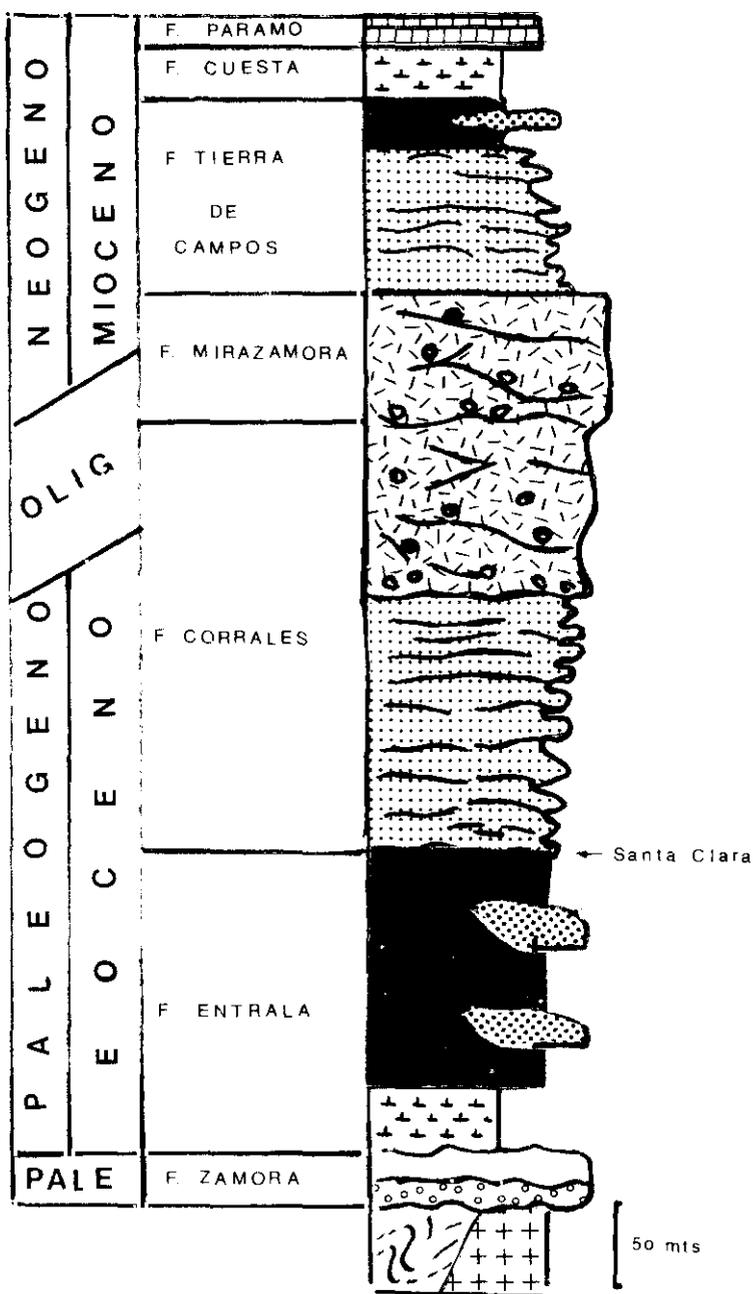


Figura 2.—Columna estratigráfica general (tomada de Corrochano, 1986).
 Figure 2.—General stratigraphic section (after Corrochano, 1986).

Por último, el tramo superior de este sector estaría representado por la formación Corrales, donde pueden distinguirse dos áreas; una occidental con cuerpos tabulares de arenas conglomeráticas y una oriental con arenas y limos, típica de sedimentos de ambientes fluviales. Según CORROCHANO (1980), este tramo refleja una interrupción de las condiciones anteriores de sedimentación por la reactivación de relieves dando origen a unos nuevos abanicos aluviales, teniendo los más modernos como fuente sedimentaria los propios materiales del Paleógeno de los tramos anteriores.

DATAACION

La datación del yacimiento se ha basado, fundamentalmente, en los mamíferos hallados junto a los restos ictiológicos (PELAEZ-CAMPOMANES, DE LA PEÑA y LOPEZ MARTINEZ, 1989). Particularmente interesante para este fin es *cf. Anthonomys stehlini* Gigerich 1977. Este primate es comparable al encontrado en Egerkingen 1979 nivel MP 14 de la escala Biocronológica de Mainz 1987 (SCHMIDT-KITTLER, Ed., 1987). La presencia de *Peratherium matronense* Crochet 1979 nos indica una posible mayor antigüedad de los restos (nivel de referencia MP 8-9, Eoceno Inferior) (fig. 3).

SISTEMATICA

ORDEN: Perciformes Bleeker 1859.
 SUBORDEN: Percoidei Bleeker 1859.
 FAMILIA: Indet.
 GENERO: *Vixperca* gen. nov.

DERIVATIVO NOMINIS: Del latín Vix, trabajoso, dificultoso. Perca, nombre del género tipo del orden Perciformes.

DIAGNOSIS: Ver especie tipo del género.

ESPECIE: *Vixperca corrochani* sp. nov.

DERIVATIVO NOMINIS: Dedicado al doctor A. CORROCHANO, profesor de la Universidad de Salamanca que ha contribuido al conocimiento sedimentológico del Paleógeno de la Cuenca del Duero.

SINONIMIAS:

1977 «Characidae indet». JIMENEZ, pp. 3, 4.
 1979 «Characidae indet». CORROCHANO, p. 691.
 1983 «Characidae indet». JIMENEZ *et al.*, p. 492.
 1984 «Perchichthyidae indet». GAUDANT, p. 14, figura 3.
 1986 «Characidae indet». JIMENEZ, pp. 15 y 201.

	MP	NIVEL ST.	LOCALIDADES DE MAMIFEROS	TAXONES RELEVANTES
EOCENO SUPERIOR	20	ST. CAPRAISE	Tabarly Frohnstetten Whitecliff Bay	A. stehlini
	19	ESCAMPS	San Cugat Möhren 6 Headon Hill 6-7	
	18	LA DÉBRUGE	Gousnat Sainte-Néboule Headon Hill 3-4	
	17	FONS 4	Sosis Ferrière Hordle	
EOCENO MEDIO	16	ROBIAC	Grisalles Le Bretou Creechbarrow	
	15	LA LIVINIÈRE 2	Pontils Cesseras	
	14	EGERKINGEN β	Capella Lissieu Geiseltal OK	
	13	GEISELTAL OMK	Bouxwiller Aumelas La Défense	
	12	GEISELTAL UMK	Geiseltal UMK	
EOCENO INFERIOR	11	GEISELTAL UK	Messel	
	10	GRAUVES	Los Saleres Prémontré East-Wittering	P. matronense
	8-9	AVENAY	Brasles Herne Bay	
7	DORMAAL	Palette Suffolk Pebble Beds		

Figura 3. —Cuadro bioestratigráfico establecido en Mainz (Schmidt-Kittler, 1987) con los taxones encontrados válidos para establecer dataciones en Santa Clara.

Figure 3. —Biostratigraphic chart settled in Mainz (Schmidt-Kittler, 1987) with the useful taxa to stablish datacions in Santa Clara.

DIAGNOSIS: Perciforme que puede llegar a alcanzar tamaños cercanos a los 50 cm de longitud total. Preopérculo robusto con la rama vertical

aproximadamente de doble tamaño que la horizontal. En la rama horizontal y en la base de la vertical posee entre cinco y ocho dientes de sierra cuya morfología varía de sencillos a dobles. La orientación de los mismos es divergente, siendo distal en los dientes de sierra posteriores, ventral en los centrales o con ligeras inclinaciones hacia la parte cefálica o caudal y claramente anterior en los proximales. El canal sensorial es abierto y recorre ambas ramas por el centro. Subopercular de forma laminar ovalada con una zona ligerísimamente aserrada en la parte posterior-ventral. Opercular robusto y de forma subcuadrangular con al menos una espina de gran tamaño en su borde posterior. Lacrimal muy robusto con el borde libre ornamentado con cinco a diez grandes dientes de sierra, tanto dobles como sencillos, siempre dirigidos hacia atrás.

DIAGNOSIS DIFERENCIAL: *Vixperca corrochani* gen. nov. sp. nov. difiere de *Antracoperca*, *Pararhenanoperca* y *Rhenanoperca* por tener espinas de ornamentación en el opercular, preopercular, subopercular y lacrimal. Difiere de *Eolates* y *Lates* en la morfología de diente situado en el ángulo del preopercular, que en los dos últimos géneros es de gran tamaño y de dirección claramente posterior, formando un ángulo de 90° con la rama vertical del hueso, morfología que no se observa en *Vixperca*. También de otros géneros como *Cyclopoma*, *Bilinia*, *Amphiperca* y la especie *Prolates* (?) *dormaalensis*, cuyos dientes de sierra del preopercular se orientan todos hacia adelante; *Dapalis*, *Dapalooides* y *Paleoperca* y *Prolates herbeti* todos hacia atrás; *Santosius* y *Percichthys*, en los que hay más de diez dientes de sierra en la rama horizontal, y son muy similares a los de la vertical, mientras que en *Vixperca* no hay más de ocho y se diferencia de las crenulaciones que se observan en la rama vertical.

HOLOTIPO: Preopercular (Scl. 321) (lám. 1) conservado en el Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid.

SERIE TIPO: Preopercular (Scl. 321), opercular (Scl. 10), Cleitro (Scl. 13), subopercular (Scl. 9), Lacrimal (Scl. 316), radio duro (Scl. 1012), fragmento de radio blando (Scl. 853), fragmento de vómer (Scl. 859), dentario (Scl. 1025), premaxilar (Scl. 1026), costilla (Scl. 860), pterigóforo (Scl. 864), hyomandibular (Scl. 28), y cuadrado (Scl. 22) (lám. 1-4).

LOCALIDAD TIPO: Santa Clara. Eoceno Medio.

MATERIAL: Cuatro fragmentos de opercular, diez preoperculares, dos suboperculares, once lacrimales, dos cuadrados, cuatro hyomandibulares, un vómer, tres premaxilares, un maxilar, tres dentarios, tres cleitros, una costilla, dos fragmentos de radios blandos y un elevado número de vértebras, pterigóforos y radios blandos.

DESCRIPCION PREOPERCULAR (lám. 1): Los diez restos que han sido atribuidos al preopérculo muestran una morfología compuesta por dos ramas diferenciadas que forman entre sí un ángulo medio de aproximada-

mente 120°, comprendido entre un rango de variación que va desde 115° (Scl. 24) a los 130° (Scl. 313). La rama inferior u horizontal posee la mitad de la longitud que la superior o vertical. El tamaño, muy variable toma valores cercanos a 0,5 cm hasta los 2,7 cm (Scl. 864), medidos en la longitud de la rama horizontal. En el borde ventral se orna con grandes dientes de sierra en un número de cinco a ocho.

El diente de sierra más proximal, diente A, se dirige siempre hacia la parte anterior, y corresponde a la zona más proximal del preopérculo. En ningún caso era doble.

El segundo diente de sierra (contando desde la parte anterior), diente B, se encuentra situado debajo del primer diente de sierra (en algunos casos como en Scl. 321, muy juntos), y se dirige siempre hacia la parte proximal. Es normalmente sencillo, aunque puede ser excepcionalmente doble como en Scl. 11.

El diente de sierra C, suele ser el de mayor tamaño, mostrándose tanto doble como sencillo, y su dirección suele ser ventral con ligera inclinación hacia la parte anterior. Sólo en el caso de Scl. 113 tendía a orientarse hacia el lado posterior.

El diente de sierra D es también de gran tamaño puede ser tanto doble como sencillo y su dirección es ventro-distal en todos los casos.

El diente de sierra E es de menor tamaño que los anteriores, aproximadamente como el segundo. Se dirige siempre hacia la zona distal y puede ser tanto doble como sencillo. Se halla situado al comienzo del ángulo formado por ambas ramas.

El diente de sierra F, de pequeño tamaño, está incluido en el ángulo formado por ambas ramas, puede ser tanto doble como sencillo y su dirección es siempre distal.

Los dientes de sierra G y H, si existen, están ya colocados en la rama vertical, su tamaño es muy superior a las crenulaciones de la rama horizontal y su aspecto es más heterogéneo.

La rama vertical va desde tamaños cercanos al centímetro, hasta los 4,65 cm de Scl. 824. Se halla ornamentada con muy ligeras crenulaciones a lo largo de todo el borde posterior y sólo en la parte más dorsal desaparecen estas estructuras.

El canal sensorial que recorre ambas ramas es amplio y abierto desde el diente de sierra A de la rama horizontal hasta el extremo superior de la vertical.

DESCRIPCION OPERCULAR (lám. 2): El opérculo con sólo cuatro fragmentos en mal estado de conservación, es aplanado y de forma cuadrangular observándose en su zona media superior un resalte que discurre desde la foseta de articulación hasta el margen posterior, donde se continuaría reforzando con al menos una espina, que debía de ser de gran tamaño, aunque ésta se encuentra fracturada.

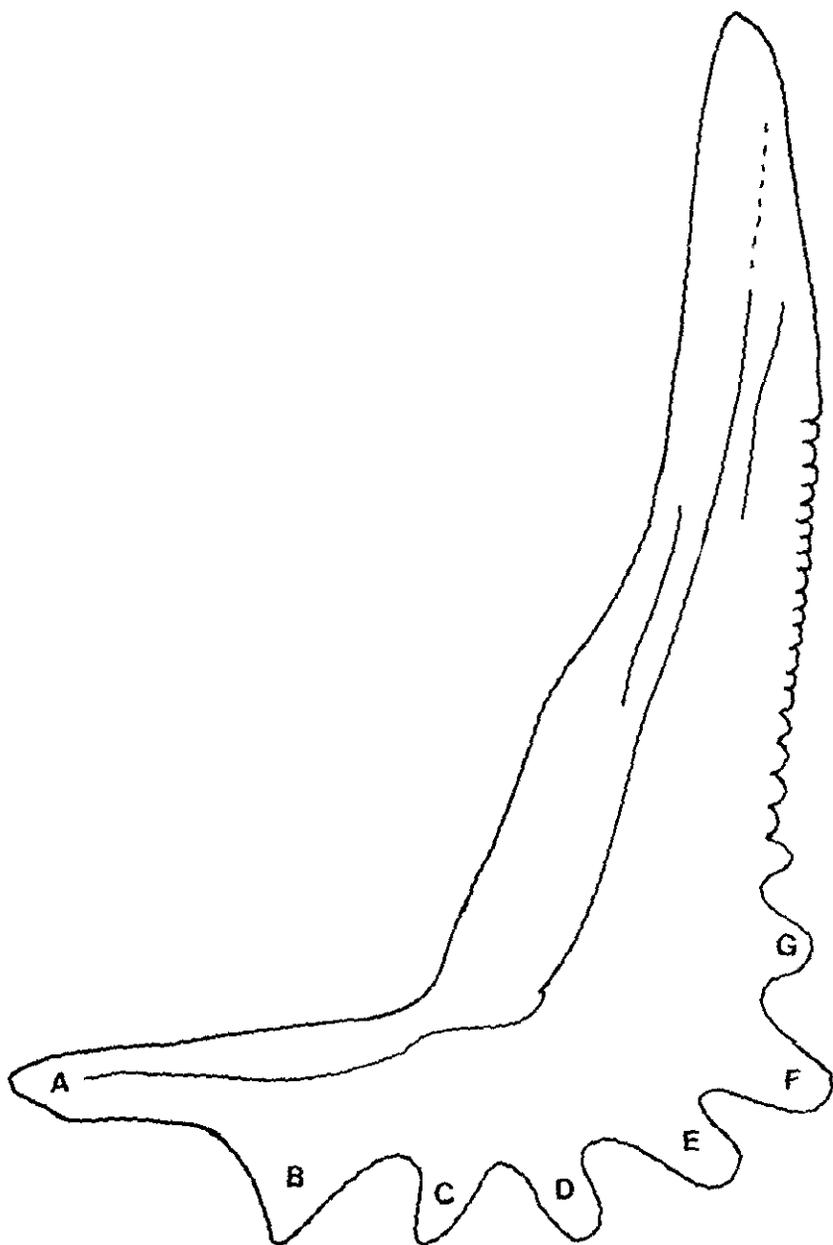


Figura 4.—Morfología general del preopercular con la nomenclatura asignada a los dientes de sierra ornamentales de la rama horizontal.

Figure 4.—General morphology of preopercular with nomenclature used for the saw teeth at the horizontal branch.

DESCRIPCION LACRIMAL (lám. 2): Los lacrimales poseen una morfología general muy constante entre los once restos hallados, mostrando, sin embargo, una alta variabilidad en tamaños (desde 0,4 mm a 12 mm de longitud máxima). El borde libre lo tiene ornamentado con dientes de sierra en un número próximo a ocho (las fracturas no permiten visualizar este carácter en todos los casos) dirigidos todos hacia atrás, aunque el rango de variación oscila entre cinco y diez. En todos los casos los dientes eran sencillos excepto en Scl. 1, que poseía un diente doble.

DESCRIPCION CUADRADO (lám. 3): Los dos cuadrados encontrados son huesos subtriangulares, formados por una fina lámina. En uno de los vértices del triángulo se distingue la foseta de articulación que le une con el aparato mandibular. De esta articulación nace un resalte que recorre completamente el borde posterior del hueso hasta encontrarse en el vértice superior.

DESCRIPCION HYOMANDIBULAR (lám. 1): Son huesos laminares de contorno irregular. Poseen un resalte de gran tamaño en forma de «L» que recorre todo el hueso por su centro, desde la región antero-ventral hasta la dorsal, donde termina formando la articulación que le sirve de unión con el opercular. Existe otro resalte que discurre desde el ángulo de la «L» de la estructura anterior hasta el borde del hueso. Este resalte pequeño forma un ángulo recto con la rama de mayor tamaño del resalte grande y 180° con la rama pequeña.

DESCRIPCION VOMER (lám. 3): El único vómer conseguido es largo y plano, con un engrosamiento en forma de media luna en su parte anterior. En la zona ventral del engrosamiento se puede observar la superficie de inserción de los dientes en una disposición que recuerda una formación al tresbolillo. Este tipo de disposición es semejante a la que encontramos en los dientes de tipo villiforme, muy común en el Suborden Percoidei.

DESCRIPCION DENTARIO (lám. 3): Los dentarios encontrados son de gran tamaño a excepción del fragmento Scl. 858. Se trata de unos huesos rectangulares alargados antero-posteriormente con una ligera curvatura en su extremo posterior hacia la cara media. En la parte superior muestra las típicas superficies de inserción circulares dispuestas al tresbolillo dejados por los dientes que coinciden en forma y disposición con los encontrados en otros Percoidei con dientes villiformes.

DESCRIPCION MAXILAR: El único resto de maxilar corresponde a un fragmento de la parte posterior del mismo. Se trata de un hueso rectangular progresivamente más laminar y aplanado hacia la zona posterior. El fragmento no permite distinguir ninguna otra estructura dado su estado de conservación.

DESCRIPCION PREMAXILAR (lám. 3): Los tres premaxilares en bastante buen estado de conservación son robustos, formando la curvatura propia del aparato mandibular del pez. En su zona ventral muestran las numerosas superficies de inserción circulares en disposición al tresbolillo que aparecen en otros premaxilares con dientes villiformes característicos de los miembros del suborden Percoidei.

DESCRIPCION CLEITRO (láms. 2-3): En los tres cleitros hallados, sus morfologías se caracterizan por la presencia de dos ramas que al fusionarse dan una lámina plana, pero de aspecto robusto. Debido al mal estado de conservación no fue posible distinguir la presencia o no de la ornamentación que en ocasiones aparece en este hueso.

DESCRIPCION VERTEBRAS (lám. 3): Las vértebras son los restos más numerosos, junto con los radios duros. Su forma es Tronco-cónica, anficélica con el perímetro de ambos extremos del centro vertebral prácticamente circular. En las vértebras abdominales podemos distinguir las estructuras que sustentaban el arco neural y ambas costillas. En las caudales existe este tipo de estructuras para los arcos hemal y neural. En ambos extremos y hacia el interior del cuerpo vertebral se distinguen con cierta dificultad los anillos de crecimiento concéntrico, en bandeados alternos de color claro y oscuro. En el corte longitudinal se puede observar cómo ambas concavidades poseen distintos grados de inclinación a modo de escalones desde el interior hasta el exterior. En algunas vértebras pudimos observar ocho anillos de crecimiento, aunque lo normal era un número cercano a cuatro o cinco. La variabilidad de tamaño es amplísima con una continuidad desde un par de milímetros, hasta vértebras con 15 mm de diámetro.

DESCRIPCION RADIOS: Los radios duros (lám. 4) se caracterizan por su forma lanceolada, en ocasiones muy parecida a una aguja de coser, debido al orificio que presenta la apófisis de inserción con el pterigóforo. En su extremo proximal se divisa la mencionada zona de articulación estando la punta en su extremo distal. El contorno del perímetro es subtriangular observándose un pequeño canal que recorre el hueso en toda su longitud. El número de restos es muy elevado (más de un millar) variando su tamaño desde elementos con 4 mm de longitud total a algunos de más de 30 mm con aspecto muy robusto. De acuerdo con estas medias, algunos individuos cuyos restos han fosilizado debieron alcanzar 50 cm de longitud total.

Sólo ha sido posible hallar dos extremos proximales de radios blandos (lám. 3) con las apófisis de inserción. Mostraban en uno de los casos una inserción en forma de flecha no ramificándose el radio en su extremo distal (radio sencillo). En el segundo caso, la apófisis tenía 45° de inclinación con respecto al eje del radio, mostrando una pequeña muesca en su borde. Hacia la zona distal se va ramificando progresivamente hasta alcanzar 4 ramas (radio ramificado).

DESCRIPCION PTERIGOFOROS (lám. 4): Los pterigóforos son huesos de aspecto alargado, con forma lanceolada, mostrándose más grueso en la parte distal, donde se encuentran la apófisis de inserción con los radios, siendo de punta aguda en su extremo proximal. Posee cuatro expansiones a modo de quilla que recorren el hueso longitudinalmente por su parte inferior y laterales respectivamente, siendo las laterales de mucho mayor tamaño.

DESCRIPCION DIENTES: Sólo disponemos de un diente de contorno circular alargado y con la punta roma, dando un pequeño aspecto de pelo (villiforme). El no encontrarnos con más restos de este tipo se debe al pequeño diámetro (inferior a los 0,4 mm) que poseen, reflejado en las superficies de inserción del vómer, dentario y premaxilar, y que seguramente hemos perdido en el proceso de lavado-tamizado (cuya maya permitía el paso a toda partícula inferior a 0,5 mm de diámetro). La disposición, dejada sobre la superficie de inserción que muestran dichos huesos, es similar a los dientes de tipo villiforme que presentan los miembros del suborden Percoidi y que ha sido ampliamente comentada con anterioridad.

DISCUSION

Vixperca puede ser atribuida sin reservas al orden Perciformes por los peculiares rasgos de su preopercular (crenulaciones en la rama vertical y grandes dientes de sierra en la rama horizontal), opercular (al menos una espina de gran tamaño en su borde posterior), subopercular (aserrado en su borde posterior), lacrimonal (borde libre con dientes de sierra), distribución de los dientes (villiformes) en premaxilar, vómer y dentario y la presencia de radios duros en sus aletas. Para su discusión y atribución taxonómica puede ser comparada con los géneros de Perciformes basales (Serranidae, Percichthyidae y Centropomidae), familias que según los autores consultados (ARRATIA, 1982; GAUDANT, 1984; GOSLINE, 1961, 1966a, 1966b y 1968; GREENWOOD *et al.*, 1966; GREENWOOD, 1976; JORDAN *et al.*, 1890, y MOYLE *et al.*, 1982) constituyen los representantes más primitivos del Orden Perciformes. Pero, además, dada la confusión de identidad de estos restos de Perciformes con miembros de la familia Characidae (Characidei, Cipriniformes) por varios autores (JIMENEZ, 1977, 1986; JIMENEZ *et al.*, 1983, y CORROCHANO, 1979) realizamos un estudio comparativo de *Vixperca* con los representantes más característicos del Orden Cipriniformes. Con ello, pretendemos demostrar, la imposibilidad de adscribir los restos aparecidos en el «nivel de peces» de la Cuenca del Duero, a cualquier taxón del citado Orden.

La revisión taxonómica de los Percoides basales desborda el marco de este trabajo. El criterio que se ha utilizado para clasificar los géneros dentro

COMPARACION DE VIXPERCA GEN NOV. CON
OTROS GENEROS DE PERCIFORMES BASALES

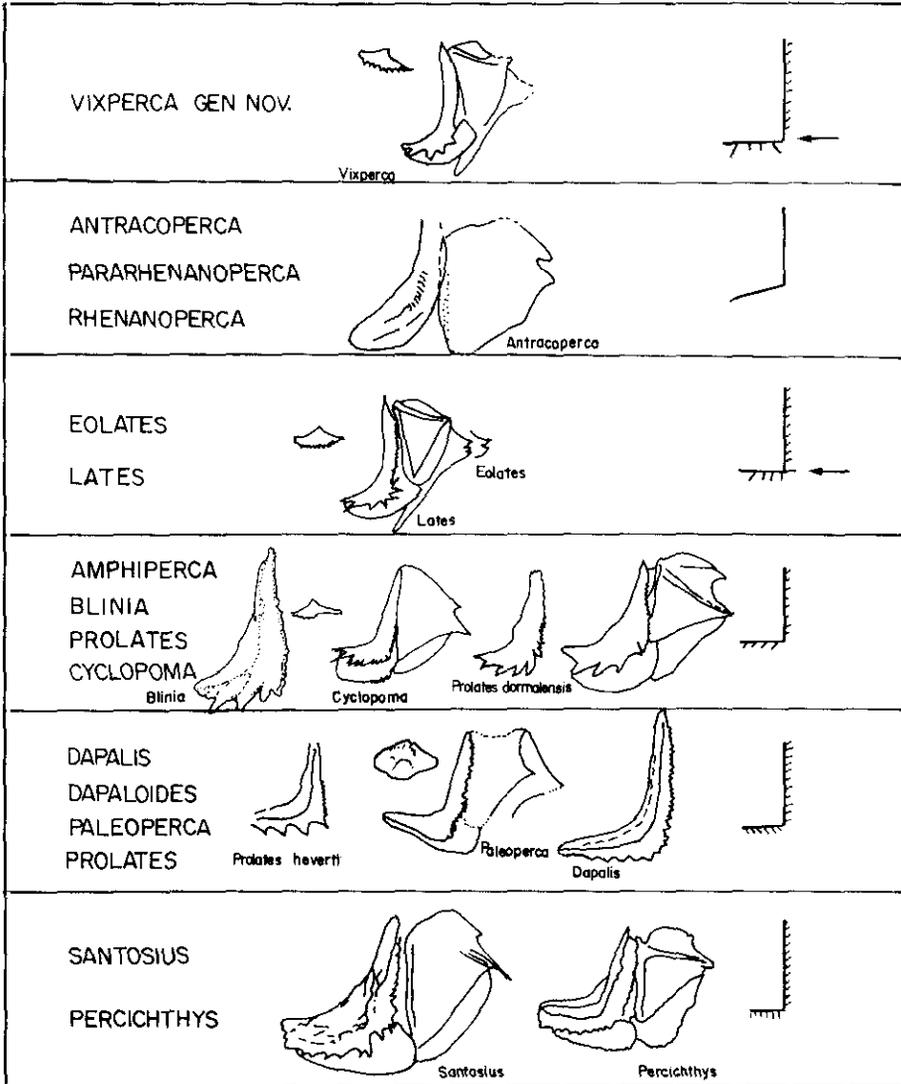


Figura 5.—Comparación de la región opercular entre el *Vixperca* gen. nov. y otros perciformes basales. El dibujo de la derecha representa de forma simplificada y esquemática las diferentes morfologías del opercular.

Figure 5.—Comparison between the opercular area of *Vixperca* gen. nov. and other basal perciform. Right simplified and schematic form of several opercular morphologies.

de las distintas familias, y que es seguido por muchos autores (GAUDANT, 1984, y MOYLE *et al.*, 1982), es el número de espinas que posee el opercular en su margen postero-ventral. Así pertenece a la familia Serranidae aquellos géneros que poseen tres espinas en el opérculo, a la familia Percichthyidae aquellos que poseen dos espinas en el opérculo y a la familia Centropomidae aquellos que poseen una espina en el opérculo. Sin embargo, aunque *Dicentratus labrax* (Lubina) posee dos espinas en el opercular, otras características, como el hermafroditismo, llevan a incluirlo en la familia Serranidae.

El preopérculo de *Dicentratus labrax* está formado por dos ramas completamente aserradas con dientes de sierra de pequeño tamaño y homogéneo en la rama vertical, y por seis dientes de sierra todos dirigidos hacia adelante, y gradualmente más grandes del extremo posterior al anterior en la rama horizontal, diferenciándose así de la dirección divergente de los dientes de sierra de la rama horizontal del preopercular de *Vixperca*.

Refiriéndonos ahora a la familia Centropomidae, aunque la diagnosis original de *Dapalis* (= *Smerdis*) AGASSIZ 1983 puede, hoy día, ser válida para otros géneros, hemos podido añadir descripciones de otros autores (GAUDANT, 1977a, 1977b y 1979a, y MARTINI, 1965) que permiten realizar la comparación con *Vixperca*. El opercular de *Dapalis* es un hueso subcuadrangular con una única espina de extremo romo en su borde posterior, morfología que podría coincidir con la de *Vixperca*, aunque la mala conservación de este hueso en los ejemplares de Santa Clara no permite una mayor presión. El preopercular de *Dapalis* posee un aserramiento muy ligero y homogéneo en la rama vertical, mientras que la ornamentación en la rama horizontal se caracteriza por estar los dientes de sierra orientados constantemente hacia atrás y ser homogéneos en forma y tamaño, mientras que en *Vixperca* nov. gen. se orientan de manera divergente y poseen tamaños y formas diferentes entre sí. En definitiva, podemos diferenciar *Dapalis* de *Vixperca* por la morfología diferente de su preopercular.

Eolates SORBINI 1970 es un taxón exclusivamente eocénico con localidad tipo en Monte Bolca (Pesciara, Italia). Su hábitat es marino, aunque según GREENWOOD (1976) está más emparentado con peces de tipo dulceacuicola. Se trata de un pez de cuerpo comprimido y algo ovalado. El maxilar se extiende recto y estrecho hasta la parte central de la cavidad orbital. Tiene dientes muy pequeños, villiformes, sobre el supramaxilar, maxilar, vómer, ectopterigoideo y faríngeo. La lámina posterior del cleitro tiene tres pequeñas espinas ornamentales en el margen posterior. SORBINI (1973) diferencia dos especies (*E. grácilis* y *E. macrurus*) basándose en el número de radios de la primera aleta dorsal, lo cual puede ser un carácter variable dentro de una misma especie y no taxonómicamente significativo.

El opérculo de *Eolates* es de forma subtriangular, y está ornamentado por un engrosamiento que recorre el hueso desde la foseta de articulación con el hyomandibular hasta el borde posterior del mismo, terminando en

una robusta espina. Esta morfología coincide con lo que nos dejan ver los fragmentos de opercular de *Vixperca*.

El preopérculo, como la mayoría de los huesos sufre modificaciones en el desarrollo del individuo; en *Eolates* los ejemplares más jóvenes poseen una rama vertical con regiones lisas (las más cercanas al ángulo y las más alejadas al ángulo en el extremo superior de la rama vertical), y con la zona intermedia aserrada. Los dientes de sierra son pequeños y homogéneos; en la rama horizontal posee dientes de sierra en un número aproximado de siete a nueve heterogéneos en forma y tamaño. Los ejemplares de edad intermedia, poseen una rama vertical completamente aserrada por dientes de sierra homogéneos y de tamaño decreciente hacia el límite superior. La rama horizontal posee un número aproximado de seis dientes de sierra de mayor tamaño que los pertenecientes a la rama vertical y muy heterogéneos en forma. Destaca siempre el diente E, que se encuentra situado en el ángulo formado por dichas ramas, pues se orienta con 180° respecto al diente de sierra A. La orientación de los otros dientes de la rama horizontal es divergente estando los dientes de sierra anteriores dirigidos hacia adelante y los posteriores dirigidos hacia la zona caudal. Los ejemplares de mayor tamaño han perdido los dientes de sierra de la rama vertical y poseen el borde posterior de dicha rama completamente liso. Se ve de esta forma una tendencia a disminuir el número de dientes de sierra en el preopérculo.

En *Vixperca* nov. gen. todos los preoperculares observados tenían dientes de sierra en el borde posterior de la rama vertical, no observándose esa tendencia a la pérdida de dientes con el incremento del tamaño. Tampoco se vio ningún caso en el que existiera un diente de sierra en el ángulo formado entre las dos ramas comparables ni en forma ni en tamaño con los que presenta *Eolates*, no hallándose diente de sierra que formara 180° con el diente de sierra A. En cambio sí coinciden en la dirección divergente de los dientes de sierra de la rama horizontal.

Los lacrimales de *Eolates* y *Vixperca* presentan una morfología muy parecida por lo robusto de su hueso y por la ornamentación tan similar del borde libre con dientes de sierra grandes y fuertes en parecido número dirigidos hacia la parte anterior.

GAUDANT (1977c) considera *Eolates* y *Lates* sinónimos, argumentando que la única diferencia diagnóstica utilizada por SORBINI (1973), el número de dientes de sierra que presenta el cleitro (dos en *Eolates* y tres en *Lates*) y otras relativas a huesos en conexión, están dentro del campo de variabilidad genérico de *Lates*. Es, por ello, que en lo referido a los huesos aquí tratados pueden hacerse las mismas argumentaciones de semejanzas y diferencias entre *Vixperca* y *Lates* que entre *Vixperca* y *Eolates*.

Según la diagnosis corregida por GAUDANT (1979c), *Properca* Sauvage 1880 posee un preopérculo caracterizado por una rama vertical con dientes de sierra homogéneos tanto en forma como en tamaño, y una rama

horizontal con seis dientes de sierra de gran tamaño y morfología diferente entre sí. La dirección divergente de los mismos (A, B, C y D dirigidos hacia el frente y E y F hacia la parte posterior) se asemeja bastante a la encontrada en *Vixperca*. En cambio, el lacrimal de *Properca* tiene el borde liso sin ningún tipo de ornamentación y es de aspecto frágil, diferenciándose de esta forma del robusto y ornamentado lacrimal de *Vixperca*.

JORDAN *et al.* (1890) consideraron a los Percichthyinae como los representantes más primitivos de la familia Serranidae. La presencia de dos espinas en el opercular fue considerado por GOSLINE (1966a) como el carácter diagnóstico principal para separar la familia Percichthyidae de la Serranidae, familias que según este mismo autor se encuentran fuertemente emparentadas. Posteriormente ARRATIA (1982) restringe aún más esta familia para los representantes exclusivamente sudamericanos. En cualquier caso, la ausencia de hermafroditismo es compartida por todas las especies consideradas tanto por ARRATIA como por GOSLINE, cualidad que les separa de los Serranidos. Si consideramos los Percichthyidae según el concepto argumentado por ARRATIA, estos peces son de ámbito exclusivamente continental, en cambio, GOSLINE considera a los Percichthyidae como un taxón polifilético dividido en tres grandes grupos, dos de ellos marinos. En la actualidad conocemos los géneros fósiles *Amphiperca*, *Cyclopoma*, *Dapaloides* y *Paleoperca* desde el Eoceno Medio europeo y *Percichthys* y *Santosius* desde el Eoceno sudamericano.

El género *Amphiperca* Weitzel 1933 fue hallado en el Eoceno Medio de Messel (Alemania) siendo exclusivo de aquella región. Su posición sistemática es muy discutida según los diferentes autores (MICKLICH, 1987). Su opercular posee dos espinas ornamentando el borde posterior del opérculo, por ello nuestra inclusión en la familia Percichthyidae. *Amphiperca* puede diferenciarse de *Vixperca* por poseer en la rama horizontal del preopérculo todos los dientes dirigidos hacia la parte proximal. Además posee el lacrimal con el borde libre liso a diferencia de *Vixperca*.

Cyclopoma AGASSIZ 1833 es incluido en diferentes familias según autores (Agassiz, 1833, y SORBINI *et al.*, 1973). Se trata de un género marino de ambiente costero, de clima tropical o subtropical húmedo que ha aparecido en yacimientos franceses e italianos. *C. gigas* posee un cuerpo ovalado y de gran tamaño, con ejemplares que alcanzan una longitud total de 60 cm. El preopercular (SORBINI *et al.*, 1973) caracteriza al género separándolo de otros afines por poseer en ejemplares de pequeñas dimensiones una rama horizontal con tres o cuatro dientes de sierra sencillos, mientras que en los de medianas dimensiones comienzan a tener dientes de sierra dobles, empezando desde el extremo distal y avanzando hacia adelante según se incrementa la longitud total del pez. En los más grandes, todos los dientes son dobles. El aserramiento de la rama superior del preopercular no disminuye con el incremento de la talla como en el caso actual de *Lates*, sino por el contrario aumenta. Los dientes de sierra del borde ventral de la rama hori-

zontal se dirigen todos hacia adelante. *Cyclopoma* sp. descrito por GAUDANT (1982) posee, en cambio, cinco dientes de sierra todos dobles, señalando que el ángulo formado por ambas ramas tiene un valor aproximado de 130°. De todo ello podemos deducir que *Vixperca* difiere de *Cyclopoma* en la dirección divergente de los dientes de sierra. Además, el borde libre del lacrimal está ornamentado con pequeños y homogéneos dientes de sierra a diferencia de los grandes dientes de sierra que muestra *Vixperca*.

El género *Dapaloides* GAUDANT 1984 fue hallado en sedimentos continentales del Oligoceno Inferior de Sieblos (Hesse, Alemania) (GAUDANT, 1985) y de D'Altkich (Francia) (GAUDANT *et al.*, 1984). Se trata de un pez con el cuerpo más o menos alargado en el caso de Sieblos y ovoide en el de D'Altkich. En ambos la altura máxima se halla por delante de la primera aleta dorsal, que referido al ejemplar francés es 2/5 partes de la longitud standard. La longitud total llega hasta los 140 mm. Coincide con *Vixperca* en el borde libre aserrado del lacrimal, aunque Gaudant en su diagnóstico no refleja ni el número, ni la dirección de los dientes de sierra, por lo que con los caracteres dados no es posible mostrar las diferencias, si es que existen, entre el lacrimal de *Vixperca* y *Dapaloides*. El preopercular de *Dapaloides* sp. posee el borde posterior de la rama vertical completamente aserrado por dientes de sierra muy homogéneos y de pequeño tamaño, y la rama horizontal formada por siete u ocho dientes de sierra todos dirigidos hacia atrás y no de forma divergente como en *Vixperca*.

Paleoperca, género descrito por MICKLICH (1978) para el Eoceno Medio de Messel, quedó momentáneamente sin asignación familiar por falta de caracteres observables válidos para su clasificación. Posteriormente, *Paleoperca* es incluida en Percichthyidae por el mismo autor en 1985. Este género puede diferenciarse de *Vixperca* por la morfología del lacrimal completamente liso, y por la presencia, en el preopercular, de espinas con una orientación posterior en el ángulo formado por ambas ramas, así como borde liso en el resto de la rama horizontal.

El género *Santosius* ARRATIA 1982, perteneciente al Terciario Superior de São Paulo (Brasil), es un pez de cuerpo ovalado y comprimido. El opercular en todas las especies del género es subtriangular y muestra una espina de muy gran tamaño. La rama vertical del preopérculo está ligeramente aserrado por dientes agudos y algo heterogéneos en cuanto forma y tamaño. La rama horizontal posee dientes de sierra no mucho más grandes que los anteriores y en número superior a ocho. La morfología del preopercular, en ambas ramas, difiere significativamente al de *Vixperca*. Los dientes de sierra de la rama vertical son más homogéneos y pequeños que en *Vixperca* y en la rama horizontal son, en cambio, mucho más grandes. La ornamentación en el lacrimal es mucho más tenue en *Santosius* que en *Vixperca*.

Percichthys GIRARD 1854 es el representante tipo de la familia, conocido desde el Paleoceno de Chile. Se trata de peces de gran tamaño, con hasta 40 cm de longitud total. El cuerpo es más o menos ovalado y comprimido.

El hueso subopercular está aserrado como en *Vixperca*. Al igual que en *Santosius* posee una gran espina en el opérculo que debido a su tamaño no es probable su presencia en *Vixperca* a juzgar por los fragmentos de opercular observados. El preopérculo forma un ángulo entre ambas ramas de 90°. La rama vertical posee pequeños dientes de sierra de puntas agudas. La rama horizontal posee dientes de sierra de tamaño semejante a la rama vertical y en número superior a ocho, separándole esta morfología de la que presenta *Vixperca*. Por último el lacrimal posee unos dientes de sierra de pequeño tamaño y aspecto frágil que le distingue del lacrimal de *Vixperca*.

El género *Bilinia* perteneciente a la familia Percichthyidae (S. S. JOHNSON, 1984) según la diagnosis corregida por MICKLICH (1988) se diferencia de *Vixperca* por poseer todos los dientes de sierra en dirección convergente hacia la zona anterior. El lacrimal no posee dientes ornamentales en su borde libre.

El género *Pararhenanoperca* Micklich & Wuttke 1988 (Familia incerta) posee una única especie *P. eckfeldensis* del Eoceno Medio de Eckfeld (localidad tipo). El preopercular de borde liso tiene en su conjunto forma de hoz siendo la rama vertical de 1,6 a 1,7 más larga que el fragmento horizontal. El lacrimal posee los bordes lisos. Ambas descripciones le separan de *Vixperca*.

Rhenanoperca Gaudant & Micklich se encuentra fuertemente emparentado con el género anterior (MICKLICH *et al.*, 1988) su diagnosis y descripción, aún en prensa, no han podido ser estudiadas directamente, pero en un cuadro comparativo publicado por MICKLICH *et al.* (1988) entre *P. eckfeldensis* y *R. minuta* no se citan diferencias en estos huesos, por lo que suponemos una morfología muy similar de preopercular y lacrimal en ambos géneros.

Aunque con ciertas dudas, CASIER (1967) incluye el género *Prolates* Priem 1899 (Serranidae) dentro de las especies dulceacuícolas de Dormaal, señalando la semejanza de estos preoperculares con los preoperculares de los Serranidos marinos. Se desconoce la morfología del opercular, por lo que no es posible señalar con precisión la familia a la que pertenece *Prolates*. GAUDANT (1984) ve una cierta proximidad entre este género y el material del «nivel de peces» de la Cuenca del Duero que él atribuye a «Percichthyidae». El preopercular es el hueso utilizado en la diagnosis de la especie *Prolates dormaalensis*. Se trata de un preopercular mucho más alto que ancho, con la rama vertical ornamentada con dientes de sierra numerosos y homogéneos. La rama inferior destaca por la presencia de cuatro dientes de sierra bastante más grandes que los anteriormente citados. Estos dientes tienen una dirección uniforme hacia la parte anterior. En *Vixperca* gen. nov. el número de dientes es superior siempre a cinco y la dirección que toman los mismos es divergente. El lacrimal de *Prolates* es descrito como un hueso con el borde libre lleno de fuertes espinas orientadas hacia atrás, se-

ñalando que una de ellas es más corta y bifida, pero sin decir cuál. Esta ornamentación se asemeja a la de *Vixperca*.

Anthracoperca VOIGT 1934 es un género incluido por su creador dentro de Percidae. Se trata, según VOIGHT (1934), de un pez típico percoide extraído de los lignitos de Grube Cecilie (Geiseltales, Alemania). La revisión posterior de MICKLICH *et al.* (1989) completa los estudios morfológicos anatómicos y sistemáticos dejando el género como *incertae Familiae*. El opercular, subopercular, preopercular y lacrimal carecen de cualquier tipo de ornamentación de ahí su clara diferencia con *Vixperca*.

En lo referente a los Characidei fósiles, los restos más completos y abundantes se encuentran en América del Sur, y los niveles establecidos más antiguos datan del Terciario Inferior. La presencia de Carácidos fósiles en Europa es mencionada por primera vez por PITON (1938) en Menat (Eoceno Medio), aunque WEITZMAN (1960) niega la pertenencia de estos restos a este suborden. Hallazgos posteriores parecen establecer un registro estratigráfico de la familia Characidae en Europa que va desde el Eoceno Inferior (CAPETTA *et al.*, 1972, y CAPETTA, 1974) al Oligoceno Inferior (GAUDANT, 1979b). *Eurocharax touranei* Gaudant 1980 es la única especie del suborden definida y diagnosticada en el continente europeo y con la que podemos establecer comparación de la región opercular, circumorbitaria y restos postcraneales. En lo referente a los representantes actuales hemos sacado información de las familias y subfamilias Leniasinae y Erithrinae en WEITZMAN (1964), Characidae en WEITZMAN (1962), Citharinidae y Distichodontidae en VARI (1979), Gasteropelecinae en WEITZMAN (1954) y Anostominae en WINTERBOTTOM (1980).

En la mayoría de las familias estudiadas el opercular se muestra como un hueso plano, de forma cuadrangular, contorno irregular, con todos los bordes lisos y sin ningún aserramiento o cualquier otro tipo de ornamentación característica. El tamaño es muy variable dependiendo de las distintas familias a tratar. Existen dos familias (Cutimatidae y Chitharinidae) con géneros que poseen alguna modificación; en concreto el género *Citharinus* posee una prominencia muy aguda en la región antero-dorsal orientada hacia el vértice superior del opérculo. Otra modificación existente en los géneros *Nanaethiops* y *Neolebias* (Distichodontidae) es la progresiva fenestración en el ángulo antero-superior del opérculo.

El preopercular es un hueso que no presenta ningún tipo de ornamentación especial, aunque existen pequeñas variaciones en algunos géneros de las familias Distichodontidae. El canal sensorial en la rama vertical está claramente desviado (especialmente en *Ichthyborus*) dando como resultado una ancha separación entre el canal y el borde posterior del hueso. *Phago* presenta un ligerísimo aserramiento en el borde de muy pequeño tamaño.

El lacrimal de los Characidei es un hueso frágil, de forma subtriangular a rectangular y sin ningún tipo de ornamentaciones.

Respecto a la dentición, las observaciones realizadas por ROBERTS (1967) demuestran un reemplazamiento de diferentes morfologías dentarias a lo largo del desarrollo de los Characidei. Los cambios morfológicos los atribuye a diferencias en el número, tamaño y disposición de los dientes cónicos que poseían los representantes más primitivos del Suborden. Las familias actuales y fósiles de Characidei europeos muestran una distribución diferencial de tamaños y formas en las superficies de inserción dentaria de la región mandibular y un alto nivel de complejidad y heterodoncia.

Es característica diagnóstica del suborden la falta de aletas con radios duros, consecuentemente ninguna de las familias estudiadas posee esos radios espinosos que están presentes en *Vixperca* y en todos los Perciformes.

La adscripción de los restos de Santa Clara como Characidae indet. citados por diversos autores no es admisible, por encontrarse diferencias significativas en el opercular, preopercular, subopercular, número y disposición de las superficies de inserción de las piezas dentarias en vómer, premaxilar y dentario, así como la existencia de radios duros en las aletas.

CONCLUSIONES

De la información utilizada podemos sacar las siguientes conclusiones:

1. La ictiofauna fósil del yacimiento de Santa Clara (Eoceno Medio zamorano) ha proporcionado numerosos restos óseos aislados que corresponden principalmente a una asociación monoespecífica de un taxón nuevo.

2. La atribución de dicho taxón al suborden Percoidei del orden Perciforme es demostrada por las morfologías del opercular (ornamentado con al menos una espina en su margen posterior), del preopercular y subopercular (aserrados), el lacrimal (borde libre con dientes de sierra), la forma y disposición de las superficies de inserción de dientes en el vómer, dentario y premaxilar (circulares y dispuestas al tresbolillo) y la morfología de los dientes (villiformes). La aparición de este suborden en la Península Ibérica no es de extrañar debido a la gran abundancia de restos fósiles que de ellos existe en toda Europa. Más concretamente, los peces de Santa Clara podemos enmarcarlos dentro del grupo de los Perciformes basales, compuesto, según Greenwood por las familias Serranidae, Percichthyidae y Centropomidae.

3. Podemos excluir, por el momento, en base a los restos hallados, la presencia de Characidae en el Terciario de la Cuenca del Duero, al contrario de lo que incorrectamente afirmaban diversos autores (JIMENEZ, 1977 y 1986; CORROCHANO, 1979, y JIMENEZ *et al.*, 1983).

4. Por las peculiaridades morfológicas del preopercular (de cinco a ocho dientes de direcciones divergentes sierra heterogéneos en la rama horizontal y base de la vertical), subopercular (ligero aserramiento en el borde postero-ventral) y lacrimal (borde libre ornamentado con un número que os-

cila entre cinco y diez fuertes dientes de sierra, todos ellos dirigidos hacia atrás) puede definirse con estos restos de Santa Clara un nuevo género y una nueva especie, denominada *Vixperca corrochani*, netamente diferente de los Perciformes fósiles europeo.

5. Con los datos actuales, no es posible encuadrar los restos del «nivel de peces» de la Cuenca del Duero dentro de la familia Percichthyidae, tal y como afirma GAUDANT (1984). Los tres caracteres utilizados para argumentar dicha aseveración; preopercular con el borde ventral aserrado, lacrimal (primer infraorbital) con el borde ventral libre aserrado y dientes villiformes se dan en las tres familias citadas y en otras varias. Gaudant, no señala la presencia de un opercular cuya morfología podría esclarecer este punto.

6. La inclusión de *Vixperca* gen. nov. dentro de una familia queda postergada al hallazgo de nuevo material que pueda confirmar la presencia de una espina en el borde posterior del opercular, como parece deducirse de los fragmentos observados.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento en primer lugar a la doctora N. López Martínez que por sus constantes consejos demostró tener una gran paciencia y posibilitó la elaboración del manuscrito. Al doctor N. Micklick que me facilitó parte de la bibliografía utilizada en el trabajo. Al doctor A. Goy y a todo su equipo por las facilidades dadas para la realización del mismo. A «Uli» por sus fotografías, al señor F. Paso por sus dibujos, y a todos los Tesinandos y Doctorandos del Departamento de Paleontología por su ayuda y amistad.

Recibido el 1 de octubre de 1990.

Aceptado el 31 de enero de 1991.

BIBLIOGRAFIA

- AGASSIZ, L. (1893): *Recherches sur les Poissons fossiles*, **IV**: 296 pp.. Neuchâtel (Suiza).
- ALONSO GAVILAN, G; ARMENTEROS, I; CARBALLERIA, J.; CORROCHANO, A.; DABRIO, C.; JIMENEZ, E.; LOPEZ, N.; OLIVA, A.; DEL OLMO, P.; POL, C., y PORTERO, J. M. (1983): «La depresión del Duero». *Libro Jubilar J. M. Rios. Geología de España*, **II**: 487-489. Ed. IGME.
- ARRATIA, G. (1982): «A review of freshwater Percoids from South America (Pisces, Osteichthyes, Perciformes, Percichthyidae and Percillidae)». *Abh. Senck. Naturforsch. Ges.*, **540**: 1-52. Frankfurt.
- CAPETTA, H. (1974): «Presence de Poissons Characidae, caractéristiques de l'Eocène inférieure Européen, dans la formation lignifère de Sarraigne». *Fac. Sc. Uni. Cagliari Suppl.*, **43**: 69-71.

- CAPETTA, H., y THALER, L. (1972): «Sur la découverte de Characidae dans l'Eocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes)». *Mus. Nat. Hist. ser 3, n. 51 Sc Ter.*, **9**. Paris.
- CASIER, E. (1967): «Le landénien de Dormaal (Bradant) et sa faune ichtyologique». *Inst. r. Sci. nat. Belg. mem.*, **156**: 1-66. Bruxelles.
- CORROCHANO, A. (1979): El Paleógeno del borde Occidental de la Cuenca del Duero (Provincia de Salamanca)». *1.ª Reunión sobre geología de la Cuenca del Duero*, **II**: 687-697. Salamanca.
- (1980): «Los sistemas de abanicos aluviales del Paleógeno de Zamora». *IX Congreso Nacional de Sedimentología. Salamanca*. Guía de sesiones de campo, 48-77.
- (1986): «Anomalías y diferencias en la evolución sedimentaria de las Cuencas del Duero occidental Portuguesa y Lousã (Península Ibérica)». *Stydia geológica salamanticensia*, **XXII**: 309-326. Salamanca.
- GAUDANT, J. (1977a): «*Smerdis glangeaudi* Prim (Poisson Téléostéen) espece mythique du stampien des environs de corent (Puy-de-Dôme)». *Geobios*, **10** (5): 671-688. Lyon.
- (1977b): «Objections à la presence de *Dapalis* (= *Smerdis*) *macrurus* (poisson téléostéen) dans l'Oligocene de Froidefontaine (Territoire de Belfort)». *C. R. Sonn. Soc. Geol. Fr. Fasc.*, **6**: 318-319.
- (1977c): «Additions à l'Ichthyofaune Stampiense d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône)». *Geologie Méditerranéene*, **IV** (3): 205-210.
- (1979a): «Découverte de *Dapalis* (= *Smerdis*) *macrurus* (Poisson téléostéen) dans l'Oligocene du bassin de Valence (Drôme): implications stratigraphiques et paléocologiques». *Bull. Mu. nat. Hist. Paris 4 ser. 1 sec.*, **1**: 25-33.
- (1979b): «Sur la presence de dents de Characidae Poissons Téléostéens, Osteoriophysi dans les calcaires a bythininess et les sebles blents du var». *Geobios*, **12** (3): 451-457. Lyon.
- (1979c): «Mise au Point sur l'ichthyofaune Paléocene de Menat (Puy-de-Dôme)». *C. R. Acad. Sci. (D)*, **288**: 1461-1464. Paris.
- (1982): «Découverte du Genre *Cyclopoma* AG. (Poisson Téléostéen, Percoidei) dans le calcaire grossier d'ile-de-France». *Bull. D'infor. des Geol. du Bassin Paris*, **19** (2): 25-28.
- (1984): «Sur la présence de «Percichthyidae» (Poissons, Téléostéen) dans l'Eocene moyen du Bassin du Duero (Province de Zamora, Espagne)». *Acta Geol. Hisp.*, **19** (2): 139-142.
- (1985): «Mise au point sur les vertébrés inférieurs de l'Oligocene de Sieblos (Hesse, Allamagne)». *C. R. Acad. Sc. Paris. t.300 ser II*, **5**: 185-188.
- GAUDANT, J., y BURKARDAT, T. (1984): «Sur la découverte de poisson fossiles dans les marnes grises rayées de la zone fossilifère (Oligocene basal) D'Alt-kirch (Haut-Rhin)». *Sci. Geol. Bull.*, **37** (2): 153-171. Strasbourg.
- GOSLINE, W. A. (1961): «The Perciform. caudal skeleton». *Copeia* **3**: 265-270.
- (1966a): «The limits of the fish family Serranidae. with notes on other lower percoids». *Proc California Acad of Sc. 4 ser*, **33** (6): 91-112.

- (1966b): «Comments on the classification of the Percoid fishes». *Pacif. sci.*, **20**: 409-418. Honolulu.
- (1968): «The Suborders of Perciform fishes». *Proceedings of the United States National Museum*, **124** (3647): 1-78. Washington D. C.
- GREENWOOD, P. H. (1976): «A review of the family Centropomidae (pisces, Perciformes)». *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. London, (Zool)*, **29**: 1-81.
- GREENWOOD, P. H.; HUMPRY, P.; ROSEN, D. E.; WEITMAN, S. H., y MYERS (1966): «Phyletic studies of Téléostéan fishes, with a provisional classification of living forms». *Bol. Am. Mus. Nat. Hist.*, **131** (4): 341-455. New York.
- JIMENEZ, E. (1977): «Sinopsis sobre los yacimientos fosilíferos Paleógenos de la Provincia de Zamora». *Bol. Geol. Min.*, **LXXXVIII** (V): 357-364. Madrid.
- (1986): «Redescubrimiento de unos fósiles hallados por J. Royo Gómez en Corrales (Zamora) en 1992». *Stydia Geol. Salmanticensis*. Número extraordinario de la Cuenca del Duero, **XXII**: 61-70. Salamanca.
- JIMENEZ, E.; CORROCHANO, A., y ALONSO GAVILAN, G. (1983): «El Paleógeno de la Cuenca del Duero». *Libro Jubilar J. M. Geología de España*, **II**: 489-494. Madrid.
- JOHNSON, G. D. (1984): «Percoidci: Development and relationships». In: MO-SER, H. G. & al. (Hrsg): *Ontogeny and systematics of fishes.*— *Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. spec. Publ.*, **1**: 464-498, 11 Abb., 4 Tab.; Lawrence/Kan.— (Ahlstrom Symposium).
- JORDAN, D., y EIGEMANN, C. (1890): «A review of the genera and species of serranidae found in water of America and Europa». *Bull. United States, fish comm*, **8**: 329-441.
- MARTINI, E. (1965): «Die fishfauna von Sieblos/Rhön (Oligozän) 1. *Smerdis* skellette mit otolithen in situ». *Senckenberg. leth.*, **46** (a): 291-305. Frankfurt.
- MICKLICH, N. (1978): «*Paleoperca proxima*, ein neuer knochenfisch aus dem Mittel-Eozän von Messel bei Darmstadt». *Senckenbergiana lethea*, **59** (4/6): 483-501. Frankfurt am Main.
- (1987): «Neue Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Systematik Messeler Knochenfische». *Cour. Forsh. G. Inst.G Senckenberg*, **91**: 35-106, 17 Abb., 3 Tab., 1 Taf. Frankfurt am Main.
- (1988): «Ergänzungen zur Morphologie und Systematik der Gattung *Bilinia* Obrhelová 1971 (Pisces, Percoidei)». *Paläont Z.*, **62** (3/4): 297-317. 14 Abb., 2 Tab. Stuttgart.
- MICKLICH, N., y GAUDANT, J. (1989): «*Anthracoperca siebergi* Voight 1934 (Pisces, Perciformes) Ergebnisse einer Neuuntersuchung der mittelezänen Barsche des Geiseltals». *Z. Geol. Wiss.*, **17** (5): 503-521. Berlin.
- MICKLICH, N., y WUTTKE, M. (1988): «Weitere Fischfunde aus dem Eozän von Eckfeld bei Manderscheid (SW-Eifel, Bundesrepublik Deutschland)». *Mainzer Naturw. Arciv.*, **26**: 107-149. 15 Abb., 3 Tab. Mainz.
- MOYLE, P. B., y CECHE, J. J. Jr. (1982): *Fishes: An Introduction to ichthyology*. Prentice-hall INC. Englewood cliffs, New Jersey. 593 pp.

- PELAEZ-CAMPOMANES, P.; DE LA PEÑA ZARZUELO, A., Y LOPEZ MARTINEZ, N. (1989): «Primeras faunas de micromamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero». *Studia Geol. Salamanticensia*, **5**: 135-157. Salamanca.
- PITON, L. (1983): «les Characinidae fossiles de Menat (P.-de-D)». *Rev. Sci. Bourbonnais Cent. France, Moulins*, **3-4**: 98-104.
- PORTERO, J. M.; DEL OLMO, P.; RAMIREZ DEL POZO, J., y VARGAS, I. (1982): «Síntesis del Terciario continental de la Cuenca del Duero». *Temas Geológicos y Mineros*, **6** (1): 11-37. Ed. IGME, Madrid.
- ROBERTS, T. R. (1967): «Tooth formation and replacement in characoid fishes». *Stanford Ichthyol. Bull.*, **8**: 231-247.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed.) (1987): *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleogeology of the European Paleogene*. Mainz. Schmidt-Kittler Ed. *Muchner Geowiss. Abh.* **10**: 312 pp.
- SORBINI, L. (1973): «Evoluzione e distribuzione del genere fossile *Eolates* e suoi rapporti con il genere attuale *Lates* (Pisces, Centropomidae)». *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona*. Studi e ricerche su giacimenti Terciari di bolca. Verona, **2**: 1-43.
- SORBINI, M., y SORBINI, L. (1973): «Revisión del género fósil *Cyclopoma* AG e sus relaciones con el actual género *Percalates* Ramsay e Ogilby (Pisces)». *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona*. Studi e ricerche qiasiment Terziari di Bolca, **2**: 55-84.
- VARI, P. R. (1979): «Anatomy, relationships and clasification of the families Citharinidae and distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bull. Mus. Nat. Hist. (zool)*, **36** (2): 261-349.
- VOIGHT, E. (1934): «Die Fische aus der Mitteeozänen Braunkhole des Geisseltales». *Nova acta Leopold.*, **2**: 21-146.
- WEITMAN, S. H. (1954): «The osteology and relationships of the South American Characid fishes of the subfamilia Gasteropelecinae». *Stanford Ichthyol. Bull.* **4** (4): 213-264.
- (1960): «The sistematic position of Piton's premused characid fishes from the Eocene of central france». *Stanford Ichthyol. Bull.*, **7** (4): 114-123.
- (1962): «The osteology of *Brycon meeki*, a generalizad characid fish, with an osteological definition of the family». *Stanford Ichthyol. Bull.*, **8** (1): 1-77.
- (1964): «Osteology and relationships of South America Characid fishes of subfamilies Leiasininae and Erythrininae, with special referencia to subribu Nannostomia». *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **116** (3499): 127-169. Washington.
- WINTERBOTTOM, R. (1980): «Systematics, osteology and phylogenetic relationships of fishes of the ostariophysan subfamily Anostominae (Characoidei, Anostomidae)». *Life Sciencies. Contribution Royal Ontario Museum*, **123**: 112 pp.

