




ELSEVIER

Disponible en ligne sur  
 ScienceDirect  
 www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France  
  
 www.em-consulte.com

---



---

**GEOBIOS**


---



---

Geobios 42 (2009) 293–327

Article original

## *Diaceratherium massiliae* nov. sp. des argiles oligocènes de Saint-André et Saint-Henri à Marseille et de Les Milles près d'Aix-en-Provence (SE de la France), premier grand Rhinocerotidae brachypode européen<sup>☆</sup>

*Diaceratherium massiliae* nov. sp. from the Oligocene clays of Saint-André and Saint-Henri in Marseille and Les Milles near Aix-en-Provence (South Eastern France), the first European large brachypod Rhinocerotidae

Bernard Ménouret, Claude Guérin<sup>\*</sup>

Département des sciences de la Terre, UMR 5125 « paléoenvironnements et paléobiosphère », université Lyon-1, campus de la Doua, bâtiment Géode, 43, boulevard du 11-Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France

Reçu le 23 octobre 2007 ; accepté le 1 octobre 2008

Disponible sur Internet le 31 mars 2009

**Résumé**

La révision du matériel disponible permet de reconnaître trois espèces de Rhinocerotidae à Saint-André et Saint-Henri, deux sites de la région de Marseille appartenant au niveau-repère MP 26 : *Protaceratherium albigense*, *Ronzotherium romani* et *Diaceratherium massiliae* nov. sp. Une quatrième y existe sans doute, *Eggysodon* cf. *gaudryi*. Seules les deux premières y étaient connues jusqu'ici. *D. massiliae* nov. sp. est le plus ancien *Diaceratherium* attesté en Europe, où le genre, pour la première fois sympatrique de *Ronzotherium*, n'était pas connu jusqu'ici avant le niveau MP 29. Les os des membres de cette très grande espèce annoncent les proportions brachypodes des espèces ultérieures, particulièrement celles de *D. lemanense* de l'Oligocène supérieur-Miocène ancien et suggèrent un rapport de parenté avec ce dernier, ainsi que l'existence d'au moins deux lignées différentes et partiellement contemporaines parmi les *Diaceratherium* européens. Dans le gisement de Les Milles près d'Aix-en-Provence, contemporain des deux précédents, on retrouve *P. albigense*, *R. romani* et *D. massiliae* nov. sp.

© 2009 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** *Diaceratherium* ; *Protaceratherium* ; *Ronzotherium* ; Phylogénie ; Provence ; Oligocène supérieur

**Abstract**

A revision of all previously collected mammalian fossils from the two Late Oligocene sites of Saint-André and Saint-Henri in Marseille (both from the MP 26 reference-level) allows us to identify three Rhinocerotidae species: *Protaceratherium albigense*, *Ronzotherium romani*, *Diaceratherium massiliae* nov. sp., and maybe a fourth one, *Eggysodon* cf. *gaudryi*. Only the first two were previously known there. *D. massiliae* nov. sp. is found together with *R. romani*; it is the first case of sympatry ever known between the two genera. *D. massiliae* nov. sp. is then the most ancient *Diaceratherium* in Europe, where the genus was previously unknown before the MP 29 reference-level. It is a very large species whose limb bones proportions foreshadow those of the later species of the genus, especially *D. lemanense* from the Late Oligocene-Early Miocene. This suggests a possible phylogenetic link between *D. massiliae* nov. sp. and *D. lemanense*, and the coexistence of at least two different but partially contemporaneous lineages among the European *Diaceratherium*. In Les Milles near Aix-en-Provence, also from the MP 26 reference-level, the three species *P. albigense*, *R. romani* and *D. massiliae* nov. sp. were also found.

© 2009 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

**Keywords:** *Diaceratherium*; *Protaceratherium*; *Ronzotherium*; Phylogeny; Provence; Upper Oligocene

<sup>☆</sup> Éditeur correspondant : Gilles Escarguel.

<sup>\*</sup> Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [claude.guerin@univ-lyon1.fr](mailto:claude.guerin@univ-lyon1.fr) (C. Guérin).

## 1. Introduction

Les carrières d'argiles de Saint-Henri et Saint-André étaient voisines et situées dans les quartiers Nord-Ouest de Marseille (16<sup>e</sup> arrondissement). Elles ont été exploitées par de multiples petites entreprises depuis au moins le début du XIX<sup>e</sup> siècle jusqu'à leur fermeture progressive dans les années 1980. Actuellement leur emplacement est occupé en partie par un grand complexe commercial ; l'autre partie n'est plus exploitée.

Ces argiles se sont déposées à la fin du Stampien et au début de l'Oligocène supérieur (Nury et Raynaud, 1986 ; Nury, 1990). Elles ont livré au cours de leur exploitation une riche faune comptant 24 espèces de mammifères (Brunet et al., 1981), rapportée au niveau-repère MP 26. Parmi celles-ci, deux espèces de rhinocéros, une de petite taille et une de grande taille, ont été signalées. Le matériel de l'Université Claude-Bernard Lyon-1 correspondant à l'espèce de petite taille a été rapporté par Roman (1911) à *Acerotherium albigense* (actuellement *Protaceratherium albigense*), celui de grande taille à *Acerotherium filholi* (actuellement *Ronzotherium romani*). Heissig (1969) a attribué une partie du matériel à *R. velaunum*, mais ce dernier matériel a depuis été déterminé comme *R. romani* par Brunet (1979).

La carrière des Milles n'est plus en activité. Elle se trouve à proximité du village Les Milles, à quelques kilomètres d'Aix-en-Provence. Les argiles de cette carrière sont contemporaines de celles de Saint-André et Saint-Henri (Repelin, 1916 ; Hugueney et Truc, 1976a, 1976b ; Nury, 1990). Elles ont été exploitées par intermittence du début du XX<sup>e</sup> siècle jusqu'aux années 1990 et ont livré une faune assez riche comprenant des restes de rhinocéros, parmi lesquels une dent attribuée par Heissig (1969) à *R. velaunum* ; nous la déterminons ici comme *R. romani*.

Les restes de Rhinoceroidea issus de Saint-André/Saint-Henri et Les Milles sont nombreux mais n'avaient pas jusqu'à présent fait l'objet d'une étude détaillée, bien que ces gisements soient fréquemment cités. Nous avons réalisé cette étude qui nous a permis de reconnaître trois espèces de Rhinoceroidea à Les Milles ; ces trois espèces se retrouvent à Saint-André et Saint-Henri où une quatrième, de provenance incertaine, s'y rajoute probablement. Deux de ces espèces, les Rhinocerotidae coureurs *P. albigense*, de petite taille, et *R. romani*, de grande taille, avaient déjà été signalées à Marseille et sont bien connues de l'Oligocène d'Europe occidentale (et même bien au-delà pour la première), depuis le niveau MP 23 pour *P. albigense* et le niveau MP 24 pour *R. romani* ; toutes deux disparaissent à la fin de l'Oligocène. Le Rhinoceroidea de provenance incertaine est l'Hyracodontidae *Eggysodon* cf. *gaudryi*, forme coureuse connue des niveaux MP 24 à MP 28. Mais le Rhinoceroidea le plus intéressant que nous ayons découvert est une espèce nouvelle de *Diaceratherium*. Ce genre de Rhinocerotidae graviportal et brachypode (la taille est grande mais le segment distal des pattes, constitué essentiellement par les métapodes, tend à se raccourcir), à l'allure et aux mœurs hippopotamoïdes, est très différent des deux ou trois autres espèces de Rhinoceroidea qui l'accompagnent, toutes coureuses avec des métapodes longs. Il n'avait pas été signalé

jusqu'ici avant le niveau MP 29, avec *D. lamilloquense*. La nouvelle espèce constitue donc la première apparition d'un rhinocéros graviportal en Europe occidentale. Elle est bien plus ancienne que les cinq espèces successives de *Diaceratherium* connues jusqu'à présent, une fini-oligocène, une oligo-miocène et trois du Miocène inférieur et moyen. Au début du Miocène supérieur le genre *Brachypotherium*, encore plus graviportal et brachypode, succédera à *Diaceratherium*.

Il semblait jusqu'ici que l'évolution des brachypothères européens (*Diaceratherium* et *Brachypotherium*) était linéaire, avec raccourcissement progressif des métapodes ; or notre nouvelle espèce montre des métapodes relativement plus courts que chez certaines de celles qui vont lui succéder à l'Oligocène terminal et au Miocène inférieur. Une explication pourrait résider dans l'existence de plusieurs lignées différentes parmi les brachypothères. Les Rhinoceroidea montrent d'ailleurs de nombreux exemples de parallélisme évolutif, pour des caractères anatomiques très divers, dans des groupes (sous-familles, tribus ou genres) différents, à des périodes différentes : étirement vers l'arrière de la grande crête occipitale, tendance à la disparition des dents antérieures, acquisition de l'hypsodontie des dents jugales, réduction de quatre à trois doigts aux pattes antérieures... (Prothero et al., 1989 ; Guérin, 1989). Il est évident que la tendance à la brachypodie, connue aussi notamment chez les *Teleoceras* américains, les *Alicornops*, les *Chilotherium* et les *Prosantorhinus* eurasiatiques, et les *Chilotheridium* africains, est un caractère récurrent de ce type.

## 2. Les Rhinoceroidea de l'Oligocène d'Europe occidentale

Ils appartiennent à trois familles : Amynodontidae, Hyracodontidae et Rhinocerotidae (Prothero et al., 1989). La classification utilisée est, dans ses grandes lignes, celle de Prothero et Schoch (1989) ; dans le détail, notamment pour les Rhinocerotidae, c'est celle employée par Guérin (1980, 1989), et pour *Epiaceratherium* celle de Ühlig (1999).

La liste de leurs gisements, avec l'âge de ces derniers, est établie d'après Heissig (1969), Brunet (1979), Brunet et al. (1981), Ginsburg et al. (1981), Michel (1983), Ginsburg et Hugueney (1987), Brunet et al. (1987), Cerdeño (1989), Duranthon (1990), Ginsburg et al. (1991), de Bruijn et al. (1992), Cerdeño (1993), de Bonis et Brunet (1995), Antoine et Duranthon (1997), Hugueney (1997), Ühlig (1999), Hugueney et al. (1999), Mein (1999), Antunes et Ginsburg (2000), Antoine (2002) et Becker (2003). La répartition biostratigraphique des Rhinoceroidea oligocènes d'Europe occidentale est donnée dans le Tableau 1, qui résume le présent paragraphe.

### 2.1. Les Amynodontidae

La famille, connue de l'Éocène moyen au Miocène ancien (Wall, 1989), se caractérise notamment par ses canines puissantes, les supérieures étant verticales et les inférieures légèrement inclinées en avant ; les M3/ sont quadratiques. Le crâne aux nasaux courts est doté de fossettes préorbitaires ; il

Tableau 1

Répartition biochronologique des Rhinocerotoides de l'Oligocène et du Miocène inférieur d'Europe occidentale (voir explications dans le texte).  
*Biochronological distribution of Western European Oligocene and Lower Miocene Rhinocerotoids (see text for explanations).*

Genre espèce	MP 21	MP 22	MP 23	MP 24	MP 25	MP 26	MP 27	MP 28	MP 29	MP 30	MN 1	MN 2
<i>Cadurcotherium cayluxi</i>		X	X	X	X							
<i>Cadurcotherium minus</i>		X										
<i>Eggysodon osborni</i>	X	X	X									
<i>Eggysodon reichenau</i>			X									
<i>Eggysodon gaudryi</i>				X	X	X	X	X				
<i>Eggysodon pomeli</i>									X	X		
<i>Ronzotherium velaunum</i>	X											
<i>Ronzotherium filholi</i>	X	X	X	X	X							
<i>Ronzotherium romani</i>				X	X	X	X	X	X			
<i>Epiacetherium bolcense</i>	X											
<i>Epiacetherium magnum</i>	X	X	X	X	sp.							
<i>Diaceratherium massiliae</i> n. sp.						X		?				
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>									X			
<i>Diaceratherium lemanense</i>										X	X	
<i>Diaceratherium aginense</i>												X
<i>Diaceratherium tomerdingense</i>											X	
<i>Protaceratherium albigense</i>			X	X		X			X	X		
<i>Protaceratherium minutum</i>											X	X
<i>Mesaceratherium paulhiacense</i>						?	X	X	X	X	X	
<i>Pleuroceros pleuroceros</i>										?	X	
<i>Menoceras zitteli</i>											X	X

possède une grande crête sagittale et ne portait pas de cornes. La main est tétradactyle, le pied tridactyle.

*Cadurcotherium* Gervais, 1873 est le seul genre présent en Europe ; c'est aussi le plus évolué de la famille. Sa formule dentaire est 2/1 I, 1/1 C, 3/2 P, 3/3 M ; les jugales sont très hautes, les jugales inférieures remarquablement étroites. Les arcades zygomatiques sont très puissantes. Il disposait probablement d'une courte trompe analogue à celle des tapirs modernes (Wall, 1989). Contrairement à ce qui a été écrit à diverses reprises, le genre n'était pas hippopotamoïde : les membres sont relativement allongés et les métapodes ont des proportions voisines de celles des rhinocéros non hippopotamoïdes (de Bonis et Brunet, 1995). Deux espèces sont connues en Europe :

- *C. cayluxi* Gervais, 1873, l'espèce-type du genre, est défini sur quatre dents des « Phosphorites du Quercy » (sans plus de précision). Il est connu également de l'Isle-sur-la-Sorgue (Vaucluse ; MP 22 ou 23), Briatexte (Tarn), Puylaurens (Tarn ; MP 22 à 27 ?), Dausse près de Penne d'Agenais (Lot-et-Garonne ; Oligocène « moyen »), Etampes (Essonne ; MP 24), Le Garouillas (Phosphorites du Quercy à Escamps, Lot ; MP 25), Moissac (Tarn-et-Garonne ; MN 1 ou 2a) ;
- *C. minus* Filhol, 1880 est fondé sur une P/4 isolée des Phosphorites du Quercy. Il est aussi présent à Barlières près Brioude (Haute-Loire ; MP 22).

## 2.2. Les Hyracodontidae

La famille se caractérise par ses canines puissantes, ses deux paires d'incisives inférieures et ses prémolaires inférieures allongées. La main et le pied sont tridactyles, les métapodes sont allongés et graciles.

Un seul genre est connu en Europe, *Eggysodon Roman, 1911* (synonyme *Allacerops* Wood, 1932), avec au moins quatre espèces européennes. La taille était moyenne, l'allure élancée :

- *E. osborni* (Schlosser, 1902) est l'espèce-type. L'holotype est une M2/ de Verigenstadt (Jura Souabe ; MP 21) ; l'espèce est signalée aussi des Phosphorites du Quercy (sans précision d'âge), de Lagny-Thorigny (Seine-et-Marne ; calcaire de Brie ; MP 21) et probablement de Soumailles (Lot-et-Garonne ; MP 21). Ühlig (1999) indique d'autres gisements : Möhren 13 (MP 22), Möhren 19 (MP 21), Weissenbourg (MP 21), Grafenmühle 7 (MP 21–23), Grafenmühle 11 (MP 21), Haag 2 (MP 21), Kleinblauen (MP 21–22) et Ronheim 1 (MP 21–23) ;
- *E. gaudryi* (Rames, 1886) est fondé sur une mandibule de Brons (St-Flour, Cantal ; entre MP 24 et MP 29) ; il est connu également à Latou (Trémont, Lot-et-Garonne ; MP 26–27), Puylaurens (Tarn ; Phosphorites ; MP 22–27 ?), des Phosphorites du Quercy (sans précision d'âge), de La Ferté-Alais (Essonne ; MP 24) et sans doute à Villebramar (Lot-et-Garonne ; MP 22) ;
- *E. pomeli* Roman, 1911 ne serait selon certains qu'une forme évoluée de l'espèce précédente. L'holotype est un palais de la région de Gannat (Allier ; MP 30 à MN 1) ; elle existe peut-être au Garouillas (Lot ; MP 25) et à Lalbenque près d'Escamps (Phosphorites du Quercy ; Lot ; MP 25) ;
- *E. reichenau* (Deninger, 1903) est défini sur deux rangées dentaires (l'inférieure incomplète) découvertes à Trift près de Alzey-Weinheim (Rheinland-Pfalz, MP 23 ?).

## 2.3. Les Rhinocerotidae

Cette famille compte dans l'Oligocène d'Europe un genre de Caenopinae (*Ronzotherium*), un de Diceratheriinae (*Epiacer-*

*atherium*), un de Teleoceratinae (*Diaceratherium*), deux d'Aceratheriinae (*Protaceratherium*, *Mesaceratherium*), et au moins un de Menoceratinae (*Pleuroceros* et peut-être *Menoceras*).

Le genre *Ronzotherium* Aymard, 1854 (principal synonyme : *Paracaenopus* Breuning, 1923) apparaît à l'Oligocène inférieur en Europe occidentale et disparaît à l'Oligocène supérieur. La taille est grande. Le crâne possède une ensellure pariéto-occipitale bien marquée et des prémaxillaires allongés. Denture antérieure : 2/1-2 I avec I/1 vestigiale ou absente, I/2 puissante. La main est tétradactyle. Il compte trois espèces européennes :

- *R. velaunum* (Aymard, 1853) est l'espèce-type. L'holotype est une hémimandibule portant P/2-M/3 provenant de Ronzon (Haute-Loire ; MP 21). L'espèce est signalée aussi à Ruch (Gironde ; MP 21) et Lagny-Thorigny (MP 21) ;
- *R. filholi* (Osborn, 1900), qui a souvent été confondu avec *Aceratherium lemanense* Pomel (*pro parte*), a pour holotype un palais avec ses rangées dentaires provenant des Phosphorites du Quercy (sans précision d'âge) ; l'espèce est également connue à Villebramar (MP 22), Montalban (Espagne ; MP 23), Bournoncle Saint-Pierre (Haute-Loire ; MP 21-22), Montans (Tarn), Pernes (Vaucluse ; Oligocène « moyen »), Pechelbronn (Bas-Rhin ; Oligocène « moyen »), Kleinblauen (Suisse ; MP 21-22) et Bumbach (Suisse ; MP 25) ;
- *R. romani* Kretzoi, 1940, fondé sur une I/2 et quatre molaires inférieures de La Ferté-Alais (MP 24), est attesté aussi à Comberatière (Lot-et-Garonne ; MP 29), Rickenbach (Suisse ; MP 29), Rabastens (Tarn ; MP 24), Vendèze (Cantal ; MP 24), Brons (MP 24-25), Vodable (Loire), Cournon (Puy-de-Dôme ; MP 28), La Bénissons-Dieu (Loire ; MP 23-25), Etampes (MP 24), Sainte-Quitterie (Haute-Garonne), Gaimersheim (Bavière ; MP 28) et Gannat (MP 30 et MN 1).

Le genre *Epiaceratherium* Abel, 1910 est proche du genre américain *Trigonias* Lucas, 1900, avec I1/ plus petite, I/2 relativement plus forte, des P supérieures plus primitives. La taille est petite, la main est tétradactyle. Il compte deux espèces en Europe occidentale :

- *E. bolcense* Abel, 1910 est l'espèce-type, dont *Trigonias ombonii* Dal Piaz, 1930 est le principal synonyme. L'holotype est une mâchoire supérieure de Monteviale (Vénétie), d'âge Oligocène inférieur (MP 21?). L'espèce n'est pas connue dans d'autres sites ;
- *E. magnum* Ühlig, 1999 est défini sur un fragment de rangée dentaire supérieure provenant du remplissage de fissures karstiques Möhren 13 (MP 22) près Treuchtlingen (Fränkische Alb, Bavière). La révision de Ühlig (1999) montre qu'il est aussi présent dans d'autres sites allemands (Möhren 16, MP 21 ; Grafenmühle 7, 11, 12, MP 21-23 ; Ronheim 1, MP 21-23, et peut-être Offenheim, MP 23), ainsi qu'en France (Soumaillies, MP 21 ; Villebramar, MP 22), peut-être Monclar-de-Quercy (Tarn-et-Garonne, MP 23), et en Tchécoslovaquie (Markvartice = Markersdorf, MP 21-23 ;

Detan, MP 21-23). Antoine et al. (2003a, 2003b) signalent *E. cf. magnum* au Pakistan.

*Diaceratherium* Dietrich, 1931 (= *Brachydiceratherium* Lavocat, 1951 = *Brachypotherium* Roger, 1904 *pro parte*) regroupe cinq espèces européennes qui se succèdent de l'Oligocène supérieur au Miocène moyen (MN 4, Cerdeño, 1993), avec tendance à l'augmentation de la taille, à la molarisation des prémolaires et au raccourcissement du segment distal des pattes. Ces tendances s'exagèrent au Miocène moyen avec les *Brachypotherium*, qui succèdent aux *Diaceratherium*. Les brachypothères au sens large (*Diaceratherium* et *Brachypotherium*) étaient de gros rhinocéros d'allure hippopotamoïde, au corps en barrique et aux pattes courtes et épaisses. Ils ont de puissantes défenses. Les jugales supérieures tendent vers l'hypsodontie, leur ectolophe devient plat. Ils étaient aquatiques, leurs mœurs étant elles aussi hippopotamoïdes :

- *D. lamilloquense* Michel, 1983 est fondé sur une mandibule juvénile de La Milloque (Lot-et-Garonne ; MP 29). L'espèce est signalée dans divers sites de la région toulousaine, tous en MP 29 (Dieupentale ; Castelmaurou ; Castelnaud d'Estrètefonds) par Duranthon (1990), qui en a décrit de nombreux restes. Elle n'est d'ailleurs pas limitée à l'Europe occidentale, une P2/ attribuée à *D. cf. lamilloquense* ayant été signalée dans l'Oligocène supérieur de Thaïlande (Marivaux et al., 2004) ;
- *D. lemanense* (Pomel, 1853) a pour principaux synonymes *Aceratherium gannatense* Duvernoy, 1854 et, pour partie, *Diceratherium asphaltense* Depéret et Douxami, 1902. L'espèce définie à Gannat (Allier) est représentée à Saint-Gérand-le-Puy (Allier), Randan (Puy-de-Dôme), Grenade-sur-Garonne (Haute-Garonne) et à Paulhiac (Lot-et-Garonne), tous en MN 1, et Montaigu-le-Blin (Allier ; MN 2). Une forme primitive se trouverait à Thezels (Lot ; MP 30) ;
- *D. aginense* (Repelin, 1917) est défini à Laugnac (Lot-et-Garonne, MN 2 b), son site le plus ancien est Cintegabelle (Haute-Garonne, MN 1) et il dure jusqu'à la fin du Miocène inférieur ;
- *D. tomerdingense* Dietrich, 1931 est l'espèce-type. Il est défini de l'Aquitainien de Souabe ;
- *D. aurelianense* (Nouel, 1866) a pour gisement-type Neuville-aux-Bois (Loiret, MN 3 b). Il est connu de MN 3 à MN 4 en France, en Espagne et au Portugal (Cerdeño, 1989, 1993).

Le genre *Protaceratherium* Abel, 1910 a une position discutée : ce serait un Dicerorhinae pour Heissig (1969), mais soit un Caenopini, soit un Aceratheriinae pour Heissig (1973). Spillmann (1969) le met en synonymie avec *Diceratherium* (genre n'ayant rien à voir avec *Diaceratherium*). Pour Cerdeño (1995) ce n'est pas un Aceratheriinae, et pour Antoine et al. (2003a, 2003b) ce serait un Rhinocerotinae *incertae sedis* ne faisant pas partie des Aceratheriinae. En ce qui nous concerne, nous le considérons comme un Aceratheriinae. Le plus ancien Aceratheriinae connu à ce jour

pourrait être (Michel, 1983) une forme non définie (on n'en a recueilli que le squelette appendiculaire) provenant du Puy-de-Vaurs dans le bassin d'Aurillac-Arpaçon (Cantal), dans un niveau datant de la fin de l'Oligocène inférieur (Sannoisien supérieur). *Protaceratherium* est de petite taille, avec des membres élancés et des mains peut-être tétradactyles, mais ce dernier point est discuté :

- *P. albigense* (Roman, 1912) a pour holotype un crâne de Sauzière-Saint-Jean, près de Salvagnac (Lot). Il est attesté à Rabastens (MP 24), Étampes (MP 24), Coderet (MP 30), Saint-Menoux (Allier ; MP 26 ; Hugueney et Guérin, 1981), peut-être à Comberatière (MP 29 ; Brunet, 1979), ainsi qu'en Espagne à Montalban (province de Teruel ; MP 23), à Linz en Autriche et en Turquie occidentale (Saraç, 2003). L'espèce est connue du Stampien moyen ancien à la fin de l'Oligocène ;
- *P. minutum* (Cuvier, 1824) est l'espèce-type du genre, parfois attribuée à *Dicerorhinus*, définie sur des dents et un fragment de mandibule de Saint-Laurent près de Moissac (Tarn ; MN 1 ou 2a) et signalé à Pechbonnieu (Haute-Garonne ; MN 1), Cintegabelle (Haute-Garonne ; MN 1), Laugnac (Lot-et-Garonne ; MN 2b), Nicot (Lot-et-Garonne ; MN 1) et Montréal-du Gers (Gers, MN 4). *Dicerorhinus tagicus* (Roman, 1907), du Miocène de la région de Lisbonne, de Moissac (MN 1 ou 2a), Selles-sur-Cher (MN 2) et divers sites français miocènes jusqu'à la zone MN 4 b (Antunes et Ginsburg, 2000) en est synonyme.

*Mesaceratherium* Heissig, 1969 est à notre avis plus probablement un sous-genre de *Aceratherium* qu'un genre à part entière. Les acérathères sont des formes moyennes à grandes, dépourvues de corne, cursoriales-médiportales et à l'allure de gros tapirs. Ils ont quatre métacarpiens et quatre doigts fonctionnels aux pattes antérieures. Ils disposent fondamentalement d'une puissante paire de défenses inférieures (les I/2), leurs jugales sont très brachyodontes ; les jugales supérieures ont un ectolophe plus ou moins plat, sans plis bien marqués. Les mœurs étaient aquaphiles :

- *Aceratherium (Mesaceratherium) paulhiacense* (Richard, 1937) a pour principaux synonymes *M. gaimersheimense* Heissig, 1969 et *Aceratherium croizeti* Pomel (de Bonis, 1973). L'holotype est un maxillaire de Paulhiac (MN 1). L'espèce est connue de Gaimersheim (Bavière ; MP 28), La Roche Blanche près de Gergovie (MN 1) et Pyrimont-Challonges (Ain et Haute-Savoie ; MN 1). Elle durerait jusqu'au Burdigalien inférieur (MN 3a) de Wintershof West (Heissig, 1969).

*Pleuroceros* Roger, 1898 est proche du genre américain *Diceratherium* Marsh, 1875. Il se caractérise par un crâne court, des prémaxillaires réduits, une paire de cornes juxtaposées insérées sur des petites bosses en position rostrale. Les prémolaires supérieures sont molarisées. La main serait tétradactyle, et les métapodes courts :

- *P. pleuroceros* (Duvernoy, 1852), l'espèce-type, a pour principaux synonymes *Aceratherium croizeti* Pomel, pour partie *Diceratherium asphaltense* Depéret et Douxami, 1902, et *Rhinoceros paradoxus* Pomel. L'holotype est un crâne de la région de Gannat/Saint-Gérard-le-Puy. L'espèce est attestée à Paulhiac (MN 1), Pyrimont-Challonges (MN 1), Laugnac (MN 2b) et sans doute à La Milloque (MP 29).

*Menoceras* Troxell, 1921 est un genre essentiellement nord-américain, dont l'espèce-type est *M. arikarense* (Barbour, 1906). Le genre est connu de l'Arikaréen terminal à l'Hemingfordien moyen (de 19,2 à environ 17 Ma). Il regroupe des rhinocérotylides de taille petite à moyenne, dont les mâles portent une forte excroissance osseuse à l'extrémité de chaque nasal. La longueur basicrânienne est faible par rapport à la longueur palatine, les molaires supérieures ont un fort crochet et un cingulum lingual faible ou absent (Prothero, 2005). La main est tridactyle. Une seule espèce est signalée en Europe :

- *M. zitteli* (Schlosser, 1902) a pour holotype un élément de rangée dentaire constitué des bourgeons des P2/, P3/ et P4/ droites, conservé au Musée de Munich et provenant probablement de Pappenheim près d'Eischstätt en Allemagne ; ces prémolaires sont très molarisées. L'espèce est surtout connue par un crâne de Wischberg près de Langenthal en Suisse, plus long que celui de l'espèce-type du genre, et doté de dents jugales aux couronnes plus basses. Les principaux synonymes sont *Diaceratherium floersheimense* Heller, 1933 et pour partie *D. asphaltense*. Les gisements les plus connus sont Wischberg (MN 1) et Saulcet (Allier, MN 1).

### 3. Matériel et méthodes

Le matériel de Saint-André, Saint-Henri et Les Milles se trouve à l'Université de Provence à Marseille (Saint-Charles), au Muséum d'histoire naturelle d'Aix-en-Provence, à l'Université Claude-Bernard Lyon-1, au Muséum de Lyon, au Musée de Bâle et au Muséum national d'histoire naturelle de Paris.

Au Muséum d'histoire naturelle de Marseille le matériel attribué à *D. aginense* provenant de Laugnac et décrit par Repelin (1917) a été revu, ainsi que des pièces provenant de Villebramar et déterminées comme *R. filholi*. Pour *D. lamilloquense* et *D. lemanense* des pièces provenant de La Milloque et de Gannat conservées au Musée de Bâle, à l'université Claude-Bernard Lyon-1 et au muséum d'histoire naturelle de Lyon ont été revues.

Au musée de Montauban nous avons étudié une mandibule (et des dents supérieures) attribuées par Roman (1911) à *Aceratherium lemanense* mais dont on verra plus loin qu'elles sont à rapporter à *R. romani*. Ces pièces proviennent des molasses de l'Agenais mais leur localisation précise n'est pas connue.

Les mesures concernant *P. minutum* de Budenheim (Allemagne ; MN 2a) sont prises sur un moulage du squelette se trouvant à l'université Claude-Bernard Lyon-1.

Le système biochronologique utilisé est celui des niveaux-repères MP en vigueur pour le Paléogène d'Europe (Schmidt-Kittler, 1987).

Dans les tableaux supplémentaires (S1–S17) fournis en Annexe A, A désigne la carrière de Saint-André, H celle de Saint-Henri, AH quand il n'y a pas de précision sur la carrière et LM les Milles.

Le préfixe FSL avant un numéro indique que le fossile concerné appartient aux collections de l'Université Claude-Bernard Lyon-1, NMB signale le Musée de Bâle, UPM l'Université de Provence à Marseille-Saint-Charles, MHNA le Muséum d'Aix-en-Provence, ML le Muséum de Lyon, MNHN le Muséum national d'histoire naturelle à Paris.

Le référentiel utilisé pour les diagrammes des rapports est la moyenne d'une trentaine de spécimens adultes de l'actuel *Diceros bicornis* (valeurs in Guérin, 1980). Les mesures sont prises en suivant le protocole de Guérin (1980), l'étude des caractères morphologiques utilise les travaux de Guérin (1980) et Antoine (2002). Toutes les dimensions sont en millimètre (mm). Les abréviations suivantes sont utilisées : abs. = absolu ; anat. = anatomique ; art. = articulaire ; D = molaire de lait ; DAP = diamètre antéropostérieur ; DDV = diamètre dorsoventral ; dI = incisive lactéale ; dia. = diaphyse ; DT = diamètre transversal ; dist. = distal ; I = incisive ; h = hauteur ; h ant. = hauteur antérieure ; L = longueur ; l = largeur ; min. = minimum ; M = molaire ; Mc = métacarpien ; Mt = métatarsien ; n = nombre de spécimens ; P = prémolaire ; prox. = proximal ; som. = sommet ; tub. = tubercule. L'indice d'hypsodontie est donné par la formule  $hy = 100 \times h/L$ . L'indice de robustesse des métapodes est calculé par la formule  $100 \times DT \text{ dia.}/L$ .

#### 4. *Protaceratherium albigense*

Genre *Protaceratherium* Abel, 1910.

*Protaceratherium albigense* (Roman, 1911).

##### 4.1. Matériel

###### 4.1.1. Saint-André et Saint-Henri

- Un crâne FSL 8543 (Saint-Henri) portant P2/-M3/ droites et P4/-M3/ gauches, figuré in Roman (1911 : Pl. IV, Fig. 1–3) ;
- un crâne avec mandibule FSL 8486 (Saint-André) incomplètement dégagés, ne sont visibles que les P1/-M3/ droites, M2/-M3/gauches, P2/-M/2 droites et P2/-M3/ gauches ;

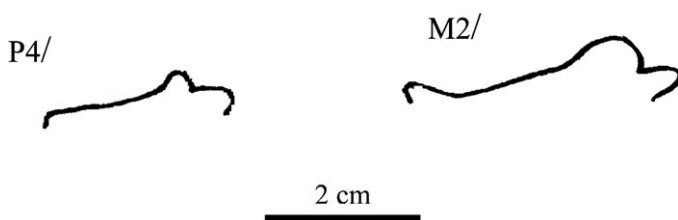


Fig. 1. Profil des ectolophes de P4/ et M2/ de *Protaceratherium albigense* pris à 1 cm du collet sur le palais FSL 8543.

Ectoloph profiles, at 1 cm of the alveoli, of the P4/ and M2/ of *Protaceratherium albigense*, palate FSL 8543.

- un palais portant P2/-M3/ droites et gauches UPM 20028 (Saint-Henri) ;
- quatre D1/, deux droites FSL 9522, NMB Mar 354a (Saint-André), deux gauches NMB Mar 354a et Mar 698 (Saint-André) ;
- une D2/ droite FSL 8563 (Saint-Henri) ;
- une D3/ droite FSL 9446 ;
- un fragment de maxillaire portant P2/-P3/ FSL 8550 (Saint-Henri) ;
- deux P2/, une gauche et une droite NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- trois P3/, une droite FSL 9444, une gauche et une droite NMB Mar 698 ;
- deux P4/, une gauche FSL 8859, AH et une droite NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- trois M1/, deux droites NMB Mar 354a (Saint-André), FSL 8853 (Saint-Henri) et une gauche NMB Mar 698 (Saint-André) ;
- six M2/, deux droites FSL 8853, FSL 8863 (Saint-Henri), une droite et une gauche NMB Mar 354a (Saint-André), une droite et une gauche NMB Mar 698 (Saint-André) ;
- quatre M3/, deux gauches FSL 8558, FSL 8551 (Saint-Henri) ; une gauche et une droite NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- cinq mandibules fragmentaires UPM 13726 portant D/1-M/1 droites et gauches, UPM sans numéro portant I/1 et I/2 ainsi que D/1-M/1 droites et gauches (Saint-Henri), FSL 8544 (Saint-Henri) portant P4/-M/3 droites, M/1-M/3 gauches représentée in Roman (1911 : Pl. III, Fig. 4 et 5), NMB Mar 549 portant P2/-M/3 gauches et droites (Saint-André), NMB Mar 866 portant I/2, P2/-M/3 gauches et I/2, P/2, M/2 et M/3 droites (Saint-André) ;
- six héli-mandibules, quatre droites fragmentaires UPM 20033 portant D/1-M/3, FSL 9478 portant D/2 fragmentaire, racines de D/3 et D/4, FSL 8822 (Saint-André) portant M/1-M/2 et racines de M/3, ML H 108 (Saint-Henri) portant M/2 et M/3, deux gauches FSL 9479 portant D/1 fragmentaire, racines de dI/1 et dI/2 et MNHN sans numéro portant P/3-M/3 (Saint-André) ;
- une I/1 gauche NMB Mar 552 (Saint-André) ;
- trois I/2, 2 droites NMB Mar 514, MB Mar 354a et une gauche NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- deux D/1 FSL 9478 et NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- deux P/2 gauches FSL 8809 (Saint-André) et NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- une M/1 droite FSL 8808 (Saint-André) ;
- deux M/2, une droite FSL 8811 (Saint-André) et une gauche NMB Mar 354a (Saint-André) ;
- trois M/3, une gauche NMB Mar 354a (Saint-André) et deux droites NMB Mar 354a, FSL 8812 (Saint-André) ;
- deux scapula fragmentaires, une droite FSL 9443 et une gauche FSL 9441 ;
- trois extrémités distales d'humérus FSL 9440, FSL 9467 et FSL 9486 ;
- deux extrémités proximales de radius, une gauche FSL 9495 et une droite NMB Mar 593 (Saint-André) ;
- deux extrémités distales de radius, une droite FSL 9488 et une gauche NMB Mar 354 (Saint-André) ;

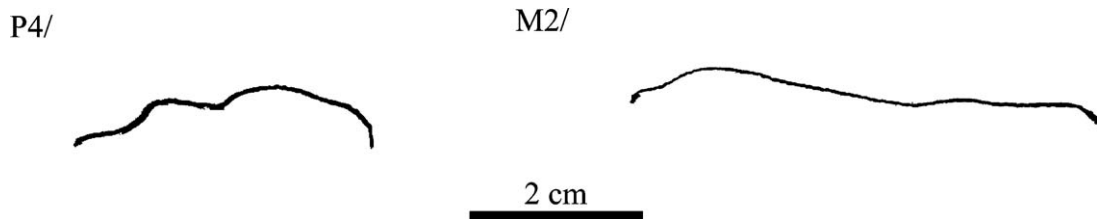


Fig. 2. Profil des ectolophes de P4/ et M2/ gauches de *Ronzotherium romani* pris sur le crâne FSL 8547. Ectoloph profiles of the left P4/ and M2/ of *Ronzotherium romani*, calvarium FSL 8547.

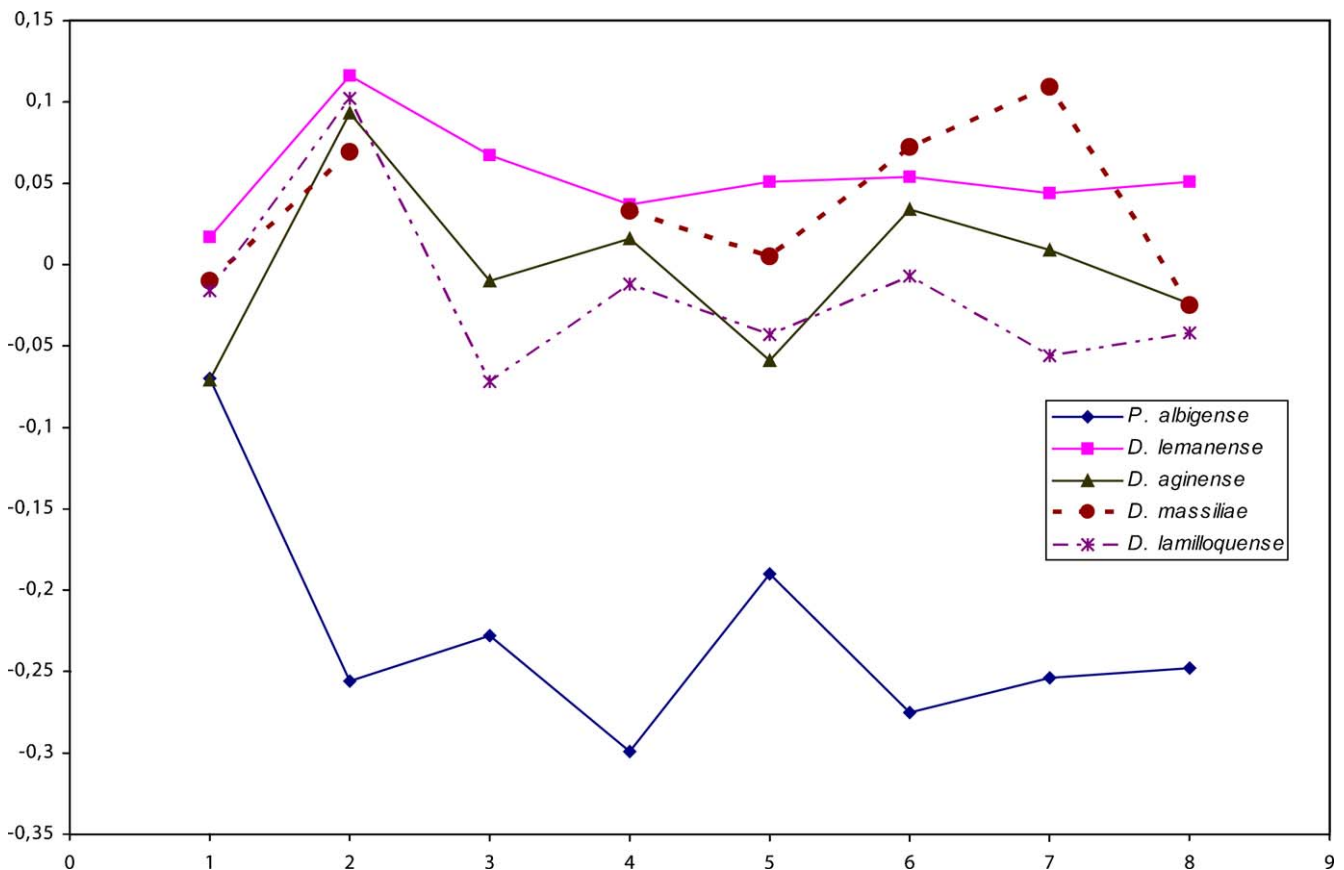


Fig. 3. Diagrammes des rapports des Mc II ; les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau S7 ; le référentiel est *Diceros bicornis*. Simpson diagram of the Mc II ; variables are in the same order as in Table S7 ; reference is *Diceros bicornis*.

- une extrémité proximale de cubitus FSL 9489 ;
- deux mains incomplètes, une droite FSL 8485 (Saint-André) et une gauche NMB Mar 354 (Saint-André) ;
- deux scaphoïdes, un droit FSL 9453 et un gauche FSL 9454 ;
- deux magnums, un droit FSL 9452 et un gauche FSL 9451 ;
- un oncifforme droit, NMB Mar 263c (Saint-André) ;
- un Mc II fragmentaire FSL 9469 (Saint-André) ;
- trois Mc III fragmentaires FSL 8965 (Saint-André), FSL 9471 et NMB Mar 263c (Saint-André) ;
- deux rotules FSL 9468 et NMB Mar 263 g (Saint-André) ;
- deux extrémités proximales de tibia gauche FSL 9439 et NMB Mar 173 (Saint-André) ;
- trois extrémités distales de tibia, deux gauches FSL 9487, FSL 9438 et une droite NMB Mar 263 (Saint-André) ;
- un pied droit incomplet NMB Mar 263 (Saint-André) ;
- deux astragales gauches UPM 13663 (Saint-André) et FSL 8813 (Saint-André) ;
- deux calcanéums fragmentaires NMB Mar 354e et NMB Mar 700c (Saint-André) ;
- trois naviculaires, deux gauches FSL 8813 (Saint-André), FSL 520288 (Saint-Henri), et un droit FSL 9620 ;
- une extrémité proximale de Mt III gauche, UPM 13667 ;
- six phalanges FSL 8817, FSL 8820 et NMB Mar 354b (Saint-André).

4.1.2. Les Milles

- Trois M3/ droites, deux fragmentaires MHNA 1979-11, 1979-12 et un moulage MNHN sans numéro ;

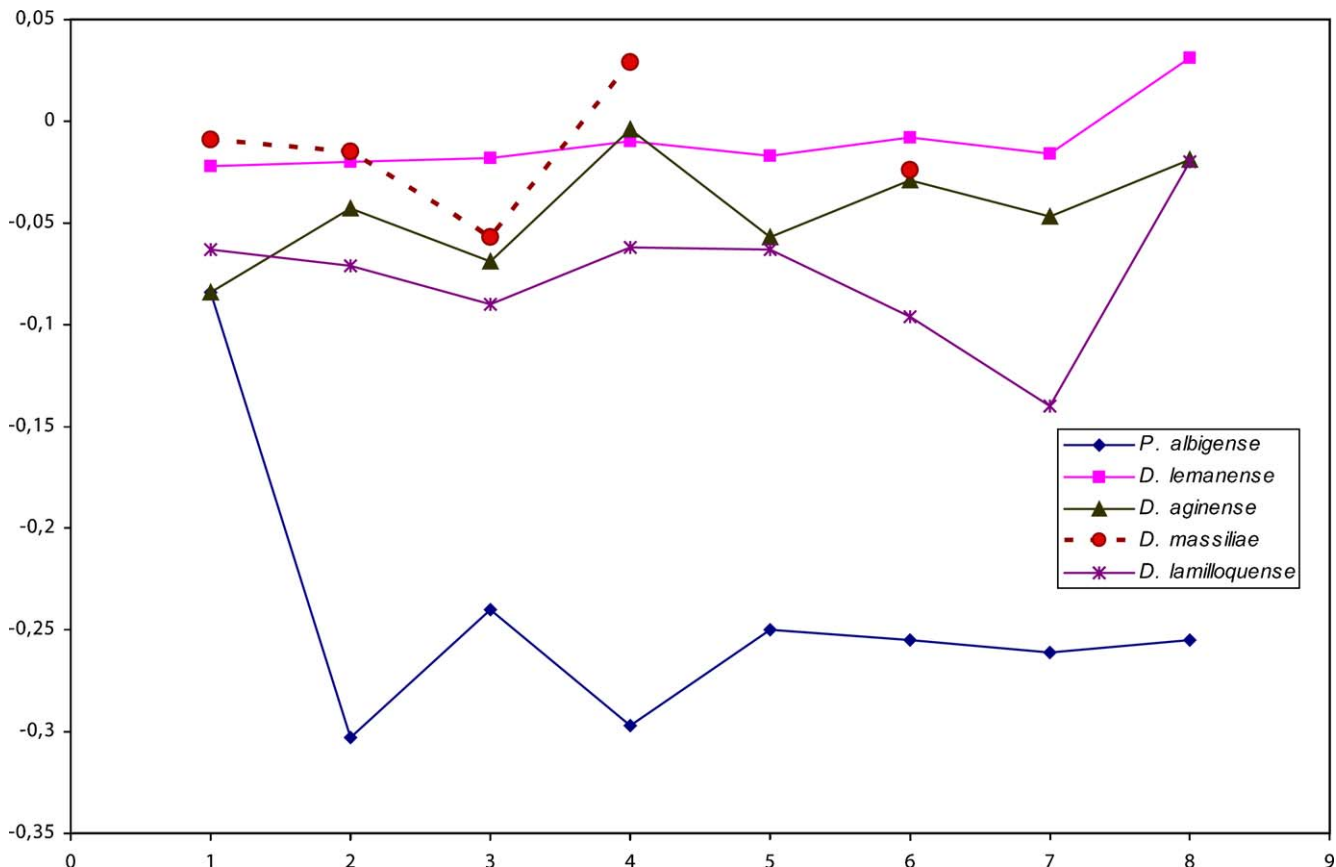


Fig. 4. Diagrammes des rapports des Mc III ; les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau S8; le référentiel est *Diceros bicornis*. Simpson diagram of the Mc III; variables are in the same order as in Table S8; reference is *Diceros bicornis*.

- deux mandibules fragmentaires MHNA 1979-5 portant I/1, I/2 et D/1 droites, P/2-M/2 gauches et MNHN sans numéro portant D/1-P/2-M/3 droites et P/2 gauche ;
- une I/1 gauche MHNA 1979-9.

#### 4.2. Crâne

Les deux crânes sont déformés. Les crêtes frontopariétales sont fortes et convergentes mais ne fusionnent pas. Le bord antérieur de l'orbite est au niveau du milieu de M1/. L'échancrure postpalatine est au milieu de M2/. Le fond de l'échancrure nasale est situé entre P2/ et P3/.

Tous ces caractères se retrouvent sur le type qui est conservé au musée Toulouse Lautrec d'Albi (collection Caraven-Cachin) ; cette pièce n'est pas égarée contrairement à ce qu'avait signalé Ühlig (1999).

Le rapport longueur du segment molaire sur longueur P3-/P4/ varie de 1,76 à 1,94, il est de 1,96 pour la pièce-type.

Au musée de Montauban se trouve le moulage d'un crâne dont l'original est en cours d'étude par Antoine. Il a été trouvé dans la région de Moissac, dans des sédiments oligocènes que l'on notera Moissac inférieur, et attribué à *P. albigense* (communication personnelle de Antoine).

Les quelques caractères qualitatifs observables sur l'holotype de Sauzière se retrouvent tous sur le crâne de Moissac inférieur, qui est beaucoup plus complet.

Les os nasaux de *P. albigense* ne sont pas fusionnés médialement ; ils sont courts et triangulaires. Ceux de *P. minutum* sont aussi scindés mais allongés et à bords subparallèles.

##### 4.2.1. Dentition lactéale supérieure

D1/ : la faible épaisseur de l'émail montre qu'il s'agit d'une D1/ persistante. Pour les quatre spécimens disponibles la longueur est supérieure à la largeur ( $L \times l$  :  $16 \times 15$  ;  $20 \times 16,5$  ;  $20 \times 17$  ;  $18,5 \times 14$  ;  $18 \times 13$  mm). Le cingulum labial fort et continu se prolonge postérieurement ; il n'y a pas de cingulum lingual ni de cingulum antérieur. Il existe une échancrure nette entre le paracône et le protocône. La vallée interne n'est pas fermée et il n'y a pas de repli interne.

Deux D1/ de *P. minutum* de Selles-sur-Cher (MN 2, Loir-et-Cher) conservées au MNHN ont des dimensions comparables ( $20 \times 15$  et  $19 \times 14,5$  mm) mais elles diffèrent par la présence d'une médifosse.

D2/ : elle est à peine plus large que longue ( $24 \times 25$  mm). Le cingulum labial est continu, il remonte aux deux extrémités. Le cingulum lingual est aussi continu, le postérieur est fortement encoché au niveau de la postfossette. L'ectolophe est globalement convexe avec un parastyle bien séparé d'un faible paracône qui descend presque jusqu'au collet. Le mésostyle est faible et disparaît bien avant le collet. L'extrémité linguale du protolophe est très fine. La largeur est équivalente au niveau du



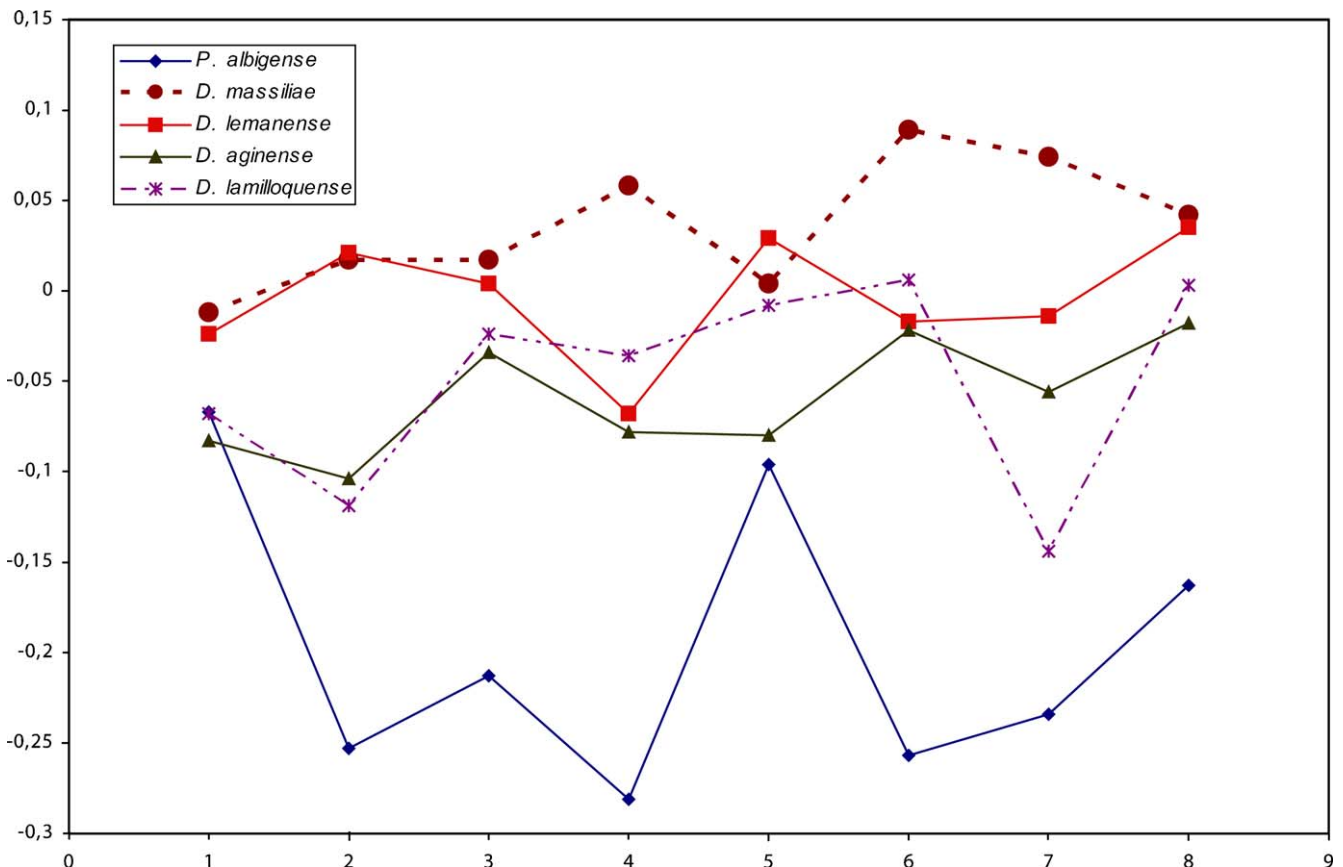


Fig. 5. Diagrammes des rapports des Mc IV ; les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau S9 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.  
Simpson diagram of the Mc IV ; variables are in the same order as in Table S9 ; reference is *Diceros bicornis*.

protolophe et du métalophe. Protocône et hypocône ne sont pas reliés. Il n'y a pas de pli interne ni d'étranglement du protocône.

D3/ : cette dent, plus large que longue (27 × 33 mm), est très usée. Sur l'ectolophe on note un parastyle très épais, un fort pli du paracône suivi d'une dépression avant de passer à un pli du métacône large mais peu distinct. Le cingulum interne s'enneie au niveau de l'hypocône, le postérieur est encoché au niveau de la postfossette.

#### 4.2.2. Jugales supérieures définitives

4.2.2.1. *Prémolaires*. Les prémolaires portent un cingulum sur les quatre faces ; l'interne est particulièrement fort (Tableau S1). Le labial est continu sur P2/ et P3/ et discontinu sur P4/, il disparaît au niveau du paracône. Elles sont dépourvues de crochet et d'anticrochet ; une petite crista peut être présente.

P2/ : le profil de l'ectolophe est globalement convexe. Le parastyle est faible, le pli du paracône peu marqué et le pli du métacône inexistant. Le protolophe et l'ectolophe ne sont reliés qu'à la base. Le protolophe s'infléchit vers l'arrière, le protocône et l'hypocône ne sont pas toujours reliés ; dans ce cas la vallée médiane est ouverte mais son débouché est très étroit. Le protolophe et le métalophe sont très fins et la postfossette importante.

P3/ : le parastyle est plus marqué que sur P2/, le pli du paracône est étroit et saillant, le pli du métacône est à peine marqué. Le protocône et l'hypocône peuvent être reliés. La

postfossette est très réduite. Le protolophe est plus large que le métalophe. Seule la dent FSL 9444 est vierge, sa hauteur est de 30 mm ce qui donne un indice d'hypsodontie de 111. Il est à noter que le cingulum postérieur, quand il est observable, est fortement encoché au niveau de la postfossette.

P4/ : elle diffère de P3/ par un parastyle plus marqué, un pli du paracône plus saillant ; son ectolophe est plat au niveau du métacône (Fig. 1), et son profil est totalement différent de celui, très convexe, du ronzothère (Fig. 2). Sur une dent pas trop usée on observe un étranglement postérieur du protocône.

4.2.2.2. *Molaires*. Une formation cingulaire linguale est parfois présente (dans ce cas elle barre le débouché de la vallée médiane) ; elle diminue de M1/ à M3/ (Tableau S2). Sur l'ectolophe le parastyle ainsi que le pli du paracône sont très forts, par contre, il n'y a pas de pli du métacône (Fig. 1) ; le profil de l'ectolophe du ronzothère est beaucoup plus plat (Fig. 2). Le protocône est étranglé postérieurement sur les trois molaires ; antérieurement l'étranglement est moins marqué et n'existe que sur M1/ et M2/.

M1/ : la vallée médiane est réduite. Il existe un cingulum externe continu, l'interne est présent antérieurement et jusqu'au niveau de la vallée médiane dont il barre l'accès. Le profil de l'ectolophe devient concave après le pli du paracône. Il y a un anticrochet mais pas de crochet ni de crista. Le métalophe est épais et laisse peu de place à la postfossette.

M2/ : la vallée médiane est nettement plus profonde et plus ouverte que celle de M1/, l'anticrochet étant moins important. Le cingulum interne est plus réduit ; il est limité au débouché de la vallée médiane. Le métalophe est moins épais et la postfossette est donc plus importante. Quand il est observable le cingulum postérieur est fortement encoché au niveau de la postfossette. Pour deux dents vierges on obtient des indices d'hypsodontie de 80 et 86,5.

M3/ : elle est munie d'un cingulum antérieur et postérieur. Le protolophe est plus épais que l'ectométalophe. La vallée médiane est très ouverte, un léger cingulum se trouve au débouché mais ne barre pas complètement l'accès. L'anticrochet est fort à la base ; il n'y a ni crista ni crochet.

#### 4.2.3. Mandibule

La branche horizontale est basse (hauteur comprise entre 33 et 42 mm sous P/2 et entre 50 et 52 mm sous M/3) et peu épaisse (entre 18 et 20,5 mm sous P/2 et entre 28 et 29,5 mm sous M/3). La symphyse est courte ; la position de son bord postérieur varie du niveau de D/1 à la racine antérieure de P/2. Le rapport longueur du segment molaire sur longueur P/3-P/4 varie de 1,64 à 1,88. Le bord inférieur de la branche horizontale est convexe vers l'avant, puis rectiligne. La branche horizontale est souvent abîmée dans la partie antérieure ; sur celle qui est en bon état on observe trois foramens mentonniers rapprochés, le plus important étant le central situé au niveau de la racine antérieure de P/2 et à peu près à mi-hauteur. Les incisives sont proclives mais le contact avec les incisives supérieures existe.

Sur la mandibule NMB Mar 866, la D/1 est absente. Une carène existe entre I/2 et P/2 ; la longueur du diastème est d'environ 34 mm. La branche montante est verticale, l'apophyse coronéide est bien développée. La hauteur du condyle est de 144,5 mm.

Sur les mandibules juvéniles un sillon lingual horizontal est présent sur la branche horizontale. Cette observation a aussi été faite par Antoine (2002).

#### 4.2.4. Incisives inférieures

4.2.4.1. *Incisives lactéales*. dI/1 : elle est petite (13,3 × 12,5 ; 13 × 12 mm), en forme de trapèze, un fort cingulum cordé entoure sa face linguale ; à l'intérieur celle-ci est bombée. La face labiale dépourvue de cingulum est convexe.

dI/2 : elle est encore plus réduite (7 × 6,5 ; 8 × 7 mm) ; elle présente sur le bord antérieur des traces d'usure en forme de triangle très étiré vers le haut. Sur la face linguale il y a un fort cingulum qui remonte antérieurement jusqu'à la pointe.

4.2.4.2. *Incisives définitives*. I/1 : elle est plus réduite que dI/1, le DT est compris entre 8 et 11 mm et le DAP entre 7,5 et 10 mm. Elle possède un cingulum lingual au niveau du collet, il remonte antérieurement jusqu'à la facette d'usure. Les deux spécimens ont une face d'usure plane très allongée qui fait disparaître une partie du cingulum postérieur. La racine à section ronde est très longue et droite.

I/2 : les trois sont assez usées ; le DT est compris entre 17,5 et 22,5 mm et le DAP entre 10,5 et 13 mm. La face d'usure est plane, triangulaire, elle atteint le collet. Sur une des pièces on

aperçoit le départ d'une arête interne, les deux autres sont trop usées. Il n'y a pas d'arête externe. Sur une on distingue le départ d'un petit cingulum interne. La face labiale est convexe, sans trace de cingulum. La racine très longue a une section elliptique.

Il est à noter que les dI/2 sont incisiformes et plus réduites que les dI/1 alors que les I/2 sont en forme de défense.

#### 4.2.5. Jugales lactéales inférieures

La première molaire de lait possède une seule racine, les autres deux. Elles ont toutes un cingulum labial fort ; le cingulum antérieur et le postérieur remontent haut, le lingual est continu sur D/1 mais disparaît au milieu pour les autres. D/1, D/2 et D/3 sont trilobées, D/4 est molarisée.

D/1 : pour six spécimens, les longueurs sont comprises entre 13 et 14,5 mm et les largeurs entre 8 et 8,5 mm. Cette dent est en général persistante. Deux sillons labiaux descendent jusqu'au cingulum. Le lobe antérieur est le plus réduit, lingualement il est délimité par un faible sillon. Le lobe médian, très convexe labialement et lingualement, est le plus important ; la plus grande largeur de la dent est à ce niveau. La vallée postérieure est une encoche abrupte qui descend jusqu'au cingulum.

Les D/1 de *P. minutum* de Selles-sur-Cher et des Beilleaux ont une face labiale convexe dépourvue de sillons verticaux ; leurs dimensions sont plus faibles.

D/2 : pour les quatre spécimens les longueurs sont comprises entre 21 et 22 mm et les largeurs égales à 11,5 mm. Deux sillons verticaux labiaux descendent jusqu'au cingulum, l'antérieur est étroit, le postérieur est plus large et plus profond. Le paralophide est dirigé antérieurement et se termine en avant par un petit tubercule ; la branche linguale détermine une première dépression antérieure. Le pli du protoconide est fort. La branche linguale du métalophide est déportée vers l'arrière ; le métaconide est bien individualisé. La vallée antérieure est bien marquée ; son débouché au niveau du cingulum est large. Le débouché de la vallée postérieure est étroit.

D/3 : la morphologie est la même que celle de D/2. Les deux sillons labiaux sont toutefois plus larges, le postérieur est aussi plus profond. Le métalophe est moins déporté vers l'arrière, donc l'ouverture de la vallée postérieure est plus large (L × l : 29,5 × 14,5 ; 28,5 × 15 ; 28,5 × 15 mm).

D/4 : elle est très molarisée, de largeur plus faible que P/4. Les deux lobes sont séparés par un synclinal externe bien marqué. La branche linguale du métalophide forme un angle droit avec l'ectolophide alors que celle de l'hypolophide forme un angle légèrement obtus. La vallée antérieure est moins étroite et moins profonde que celle de D/3, elle débouche au niveau du cingulum interne qui est à peine marqué. La vallée postérieure est plus basse, en U ; son débouché est barré par une petite formation cingulaire (L × l : 28 × 15,5 ; 29 × 16 ; 29,5 × 16 mm).

Les jugales de lait inférieures de l'*Eggysodon* sp. de Villebramar sont de longueurs comparables mais les largeurs antérieures sont plus faibles. Elles sont dépourvues de cingulum interne et externe et le pli du protoconide n'apparaît pas. La branche linguale du paralophide de D/2 est absente (Brunet, 1979). Ces dents de Villebramar ont été attribuées à *Epiaceratherium magnum* par Ühlig (1999).

#### 4.2.6. Jugales inférieures définitives (Tableau S2)

4.2.6.1. *Prémolaires*. Elles ont toutes un cingulum labial fort et continu pour P/2 et P/3, qui peut s'estomper au milieu pour P/4. Le cingulum interne est continu sur P/2 et très souvent discontinu sur P/3 et P/4 mais il est présent au débouché des deux vallées internes. Les vallées antérieures sont très abruptes et ne pénètrent pas profondément ; leur profil transversal est en V aigu. Les vallées postérieures sont plus larges et plus profondes ; le profil est aussi en V.

P/2 : c'est une dent trilobée. Le pli du protoconide est plus large et plus bombé que les deux autres, qui sont d'égale importance. Le pli du paraconide est séparé du pli du protoconide par un sillon peu profond. Le synclinal externe est bien marqué ; il n'est pas vertical mais oblique vers l'avant et le haut. Le métaconide est important. La vallée antérieure est réduite à une simple entaille qui descend au niveau du cingulum. La vallée postérieure est encore très abrupte.

P/3 : la vallée antérieure est toujours très réduite. La vallée postérieure est plus basse que l'antérieure, qui débouche en dessus du cingulum.

P/4 : elle est très molarisée. Le synclinal externe est très marqué. La vallée antérieure étroite, à peine plus profonde que sur P/3, débouche au niveau du cingulum antérieur. La vallée postérieure est profonde, son débouché est étroit ; elle s'élargit labialement.

4.2.6.2. *Molaires*. La longueur du segment molaire est comprise entre 85,5 mm et 97,5 mm (Tableau S2).

Le cingulum labial est très variable : il peut être absent complètement, discontinu ou continu. Le cingulum lingual est aussi variable ; il est en général discontinu. Les vallées antérieures ont un profil en V, les vallées postérieures en V ouvert ou en U ; elles débouchent plus près du collet que celles des prémolaires. Les branches linguales et labiales des métalophides et des hypolophides forment des angles droits. Le synclinal externe est fort.

Pour M/1 et M/2 les largeurs prises au niveau du métalophide et de l'hypolophide sont très proches. Par contre, pour M/3 la plus grande largeur est au niveau du métalophide.

### 4.3. Squelette postcrânien

#### 4.3.1. Scapula

Les deux pièces sont très incomplètes ; la mieux conservée est brisée peu après le col (Tableau S3). La cavité glénoïde est subcirculaire. L'apophyse coracoïde est globuleuse, le tubercule sus-glénoïdien est faible. L'apophyse coracoïde est séparée du bord antérieur de la cavité glénoïde.

La cavité glénoïde est plus circulaire chez *P. minutum*, alors que chez *Eggysodon osborni* et chez *Epiacetherium bolcense* elle est plus elliptique. Le col est à peine plus étroit chez *P. minutum* et bien plus large pour *Eggysodon osborni* et *E. bolcense*.

#### 4.3.2. Humérus

Seules les épiphyses distales sont conservées (Tableau S4). L'articulation distale est en forme de sablier sans gouttière

trochléenne (Antoine, 2002). La gouttière distale sur l'épicondyle est absente. Il y a une seule facette articulaire pour le cubitus.

#### 4.3.3. Radius

En vue antérieure l'épiphyse proximale ne présente pas de tubérosité externe ; sur son bord médial la tubérosité n'atteint pas le niveau de l'articulation humérale (Tableau S5). La surface articulaire proximale est composée de deux facettes articulaires adjacentes peu concaves, l'externe étant nettement plus petite. La séparation entre les deux est endommagée. Les deux facettes de l'articulation proximale arrivent au même niveau vers l'avant ; entre les deux il y a une dépression. Le bord postérieur de la facette externe est légèrement concave. Sur la face postérieure de l'épiphyse proximale existent deux facettes articulaires pour le cubitus qui sont en contact avec la surface articulaire pour l'humérus : l'externe a une extension verticale importante mais n'est pas en contact avec la totalité du bord postérieur de la facette humérale externe ; sa surface est légèrement concave. L'interne est plus réduite verticalement, elle forme une mince bande qui borde la totalité de la facette interne humérale ; sa surface est plane.

La diaphyse a une section semi-circulaire, son bord postérieur est légèrement déprimé.

Au niveau de l'épiphyse distale la surface articulaire est constituée de deux facettes séparées par une faible ondulation. La facette articulaire interne (qui répond au scaphoïde) déborde sur la face postérieure de l'épiphyse. Sur le bord latéral, en position postérieure, on note une petite facette articulaire de forme semi-elliptique, répondant au cubitus. Le bord antérieur a un contour très ondulé avec une dépression nette au niveau de la séparation des deux facettes. Il n'y a pas de gouttière qui limite le bord postérieur. La coulisse des extenseurs du carpe est large et profonde.

#### 4.3.4. Cubitus

La pièce est très incomplète, il manque l'olécrâne. Les facettes d'articulation avec le radius sont bien séparées et il y a une grosse différence de hauteur entre le point le plus bas de chacune de ces facettes. Le diamètre transversal articulaire proximal est d'environ 48 mm.

#### 4.3.5. Carpe

4.3.5.1. *Scaphoïde*. Sur la face proximale la facette d'articulation avec le radius est convexe antéropostérieurement et fortement concave dans le sens transversal sur la partie médiale ; elle devient convexe sur le bord latéral (Tableau S6). Sur la face distale on observe trois surfaces articulaires, une petite interne pour le trapèze, une médiane fortement convexe dans le sens antéropostérieur et concave latéralement pour le trapézoïde, une externe grande et concave pour le magnum. Ces trois surfaces sont séparées par des crêtes bien marquées.

Sur le bord latéral en position postérieure se trouvent deux surfaces articulaires pour le semi-lunaire, une proximale subtriangulaire, étirée dans le sens antéropostérieur, en contact

avec la surface articulaire proximale, et une distale, petite, de forme elliptique, séparée de la facette d'articulation pour le magnum par une crête.

La hauteur antérieure est plus faible que la hauteur postérieure.

Les dimensions de l'articulation proximale de la pièce de St-Menoux sont plus fortes (Huguéney et Guérin, 1981).

**4.3.5.2. Semi-lunaire.** La facette d'articulation pour le radius débordé largement sur la face antérieure, où elle descend à mi-hauteur. Sur la face distale la facette articulaire pour l'onciforme est la plus importante ; elle est presque aussi étirée transversalement qu'antéropostérieurement. Celle pour le magnum est beaucoup plus étirée antéropostérieurement que transversalement ; elle est très concave. Il y a une deuxième facette répondant au magnum, plus petite et subcirculaire, qui fait un dièdre aigu avec celle pour l'onciforme et un obtus avec celle pour le magnum.

Sur la face latérale, la facette articulaire proximale est de forme rectangulaire aux angles arrondis, étirée antéropostérieurement ; elle fait un dièdre droit avec la surface articulaire proximale. Une deuxième, distale, très éloignée, a la forme d'un parallélogramme prolongé distalement et en avant par un petit triangle. Ses dimensions ( $l = 25,5$  ;  $h = 28$  ;  $h \text{ ant.} = 29,5 \text{ mm}$ ) sont inférieures à celles de *P. minutum*. Pour cette dernière espèce les minima sont respectivement de 27, 28,5 et 30 mm pour des pièces provenant de Budenheim, Lagnac, Selles-sur-Cher, Loranca et Valquemado (mesures d'après Cerdeño, 1989, pour Selles-sur-Cher, Loranca et Valquemado).

**4.3.5.3. Pyramidal.** L'articulation distale pour le semi-lunaire est symétrique. La face distale est occupée par la facette articulaire pour l'onciforme ; elle est ensellée et de forme trapézoïdale. Sur la face postéro-interne la facette d'articulation pour le semi-lunaire est rectangulaire à extension verticale réduite, la deuxième facette est très éloignée.

Les dimensions ( $L \times l \times h$  :  $23 \times 35 \times 37$  et  $21,5 \times 35,5 \times 33 \text{ mm}$ ) sont supérieures à celles de St-Menoux et comparables à celles de *P. minutum* (Cerdeño, 1989).

**4.3.5.4. Pisiforme.** Le contour général est en forme de raquette. Les dimensions ( $L \times l \times h$  :  $45 \times 30 \times 19,5$  et  $41,5 \times 28 \times 16 \text{ mm}$ ) sont comparables à celles de la pièce de St-Menoux (Huguéney et Guérin, 1981).

**4.3.5.5. Magnum.** La face antérieure haute et étroite porte deux facettes d'articulation pour l'onciforme et le semi-lunaire. Ces deux facettes bien séparées par une crête ne sont pas dans le même plan. Le bord proximal de la face antérieure est fortement concave. Distalement la facette d'articulation pour le Mc III est grande, plus large antérieurement que postérieurement. Elle est très concave antéropostérieurement et convexe transversalement. Sur la face médiale existe, sur le bord antérieur, une échancrure superficielle entre les deux facettes articulaires ( $L \times l \times h \times h \text{ ant.}$  :  $54,5 \times 25 \times 40 \times 38,5$  ;  $53,5 \times 25,5 \times 41 \times 38,5$  ;  $56 \times 26 \times - \times - \text{ mm}$ ).

**4.3.5.6. Onciforme.** La face antérieure est beaucoup plus étroite proximale que distalement ; le bord distal est faiblement convexe et la partie articulaire du bord proximal est assez inclinée. La plus grande hauteur se situe au milieu de cette facette. Les dimensions ( $l \text{ ant.} \times h \text{ ant.}$  :  $41,5 \times 31,5 \text{ mm}$ ) sont très proches de celles de St-Menoux.

#### 4.3.6. Métacarpiens

Les diagrammes des rapports des Fig. 3–5 mettent en évidence le grand allongement et la gracilité de ces métapodes dont les diamètres antéropostérieurs de l'épiphyse proximale et de la diaphyse restent cependant relativement élevés.

**4.3.6.1. Mc II.** C'est un os gracile dont la section de la diaphyse est triangulaire avec un côté antérieur convexe, un côté interne plat à angles vifs et un côté postérieur plat ou légèrement concave (Tableau S7). Sur l'épiphyse proximale se trouve une petite facette d'articulation pour le trapèze. Les facettes articulaires répondant au magnum et au Mc III ne sont pas séparées et constituent une bande. Il existe aussi une deuxième facette antérieure pour le Mc III.

**4.3.6.2. Mc III.** En vue antérieure la facette articulaire pour le magnum est visible, elle est très convexe antéropostérieurement et concave transversalement (Tableau S8). L'articulation avec le Mc IV se fait par deux facettes : la postérieure est elliptique ou trapézoïdale, elle n'est pas en contact avec la face proximale ; l'antérieure est beaucoup plus réduite, triangulaire et en continuité avec la facette d'articulation pour le magnum, avec laquelle elle fait un dièdre à peu près droit. La facette articulaire pour le Mc II est très réduite. La section de la diaphyse est trapézoïdale, plate antérieurement et légèrement déprimée postérieurement. Les tubérosités distales sont importantes, spécialement la latérale.

**4.3.6.3. Mc IV.** L'articulation proximale est triangulaire (Tableau S9). La diaphyse de section elliptique s'élargit distalement. Les deux facettes articulaires répondant au Mc III sont éloignées l'une de l'autre ; l'antérieure a la forme d'un parallélogramme, la deuxième est elliptique à subcirculaire. Il ne semble pas y avoir de facette d'articulation latérale pour le Mc V, mais des concrétions ne permettent pas une bonne vision de cette partie de l'os.

#### 4.3.7. Rotule

Sur les deux pièces la pointe proximale est endommagée. La pointe distale est aiguë. La quille articulaire est large et forte. Les dimensions ( $DT \times DAP$  :  $50 \times 32$  et  $49,5 \times 32,5$ ) sont semblables à celle de *P. minutum* et de *E. bolcense*, mais chez ce dernier l'extrémité distale est arrondie et l'angle médial beaucoup plus bas.

#### 4.3.8. Tibia

Les quatre pièces sont très incomplètes. Les dimensions (FSL 9487 :  $DT \text{ dist.} \times DAP \text{ dist.}$  :  $52,5 \times 44$  ; NMB Mar 173 :  $DT \text{ prox.}$  :  $74,5 \text{ mm}$ ) sont tout à fait comparables à celles de St-Menoux (Huguéney et Guérin, 1981). La coulisse tibiale est

bien marquée. La lèvre externe de l'épine tibiale est plus haute que l'interne. L'échancrure poplitée est en V dissymétrique, le côté externe est le plus long.

L'articulation distale est composée de deux gorges séparées par une ondulation large et bien marquée. Le bord antérieur est très ondulé avec une échancrure étroite, mais très accentuée au niveau de la séparation des deux gorges.

La malléole interne est peu saillante. L'incisure fibulaire est large mais peu creusée ; la facette d'articulation pour le péroné est petite, sub-triangulaire et en contact avec le bord latéral de l'articulation distale dans sa partie postérieure. Le sillon antérodistal est présent mais il n'y a pas de coulisse médiolaterale.

#### 4.3.9. Tarse

**4.3.9.1. Astragale.** La poulie articulaire est profonde et large (Tableau S10). Les deux lèvres sont asymétriques. Le col est haut. Un sillon sur le bord antérieur de la lèvre latérale la sépare du col ; il disparaît au niveau de la gorge. Le tubercule distal de la face médiale est à peu près à égale distance des bords antérieur et postérieur. En face latérale la facette d'articulation pour le péroné est sub-verticale et plane. Distalement il y a deux facettes articulaires, une pour le naviculaire, convexe antéropostérieurement et faiblement concave latéralement, séparée de la facette pour le cuboïde par une crête peu marquée. La facette répondant au cuboïde possède une butée postérieure. L'axe de l'articulation distale est fortement oblique sur la trochlée. En vue proximale le bord postérieur de la trochlée est sinueux. Sur la face postérieure il y a trois facettes articulaires indépendantes pour le calcanéum : une latérodistale, mince, étirée transversalement, légèrement convexe, est en contact avec la facette pour le cuboïde ; une en position médiale interne, plate et réniforme, est en contact avec la facette pour le naviculaire ; la troisième, plus grande, est supérolatérale, concave dans sa partie proximale et se prolonge par une extension large et basse. Les deux dernières facettes sont séparées par une gouttière large et profonde.

La facette articulaire pour le péroné sur l'astragale d'*Epiaceratherium bolcense* est oblique.

Chez *P. albigense* le DT est inférieur à la hauteur alors que chez *P. minutum* il est le plus souvent (13 fois sur 16) supérieur à la hauteur. Le tubercule distal de la face médiale est plus près du bord chez *P. minutum* que chez *P. albigense*. L'angle formé par les côtés de la gorge de la poulie est plus obtus chez *P. minutum*.

**4.3.9.2. Calcanéum.** La pièce Mar 263 (h 86 mm ; DAP som. 37,5 mm ; DAP bec 39 mm ; DT som. 29 mm ; DT min. post. 21 mm) du musée de Bâle est la plus complète, cependant le sustentaculum tali est cassé. Des trois facettes d'articulation avec l'astragale deux sont observables. La facette supéro-externe est sans extension pour le tibia, la facette inféro-interne est étirée, elle forme un dièdre droit avec la surface répondant au cuboïde qui se trouve sur la face distale. Les deux autres calcanéums sont très incomplets (DAP som. × DT som. : 39,5 × 27,5 et 38,5 × 27 mm).

**4.3.9.3. Cuboïde.** La face proximale est incomplète postérieurement (Tableau S11). La face antérieure est beaucoup plus haute que large. La face médiale est abîmée ; on y distingue une facette antéroproximale très étirée d'avant en arrière. Sur la face proximale, la séparation entre les deux facettes n'est pas marquée ; le bord externe antérieur est décalé en avant. Sur la face distale la surface d'articulation avec le Mt IV a la forme d'un carré aux angles arrondis.

**4.3.9.4. Naviculaire.** Sa face proximale est entièrement occupée par la facette articulaire pour l'astragale (Tableau S12). Les bords antérieur et postérieur sont droits, le bord interne est convexe antérieurement et postérieurement mais concave au milieu. Sur la face latérale se trouvent deux facettes d'articulation répondant au cuboïde, une antérosupérieure sub-triangulaire qui est en continuité avec la facette articulaire pour l'astragale, et une postérieure, elliptique.

#### 4.3.10. Métatarsiens

Le diagramme des rapports de la Fig. 6 met en évidence l'allongement et la gracilité du Mt IV dont les diamètres antéropostérieurs de l'épiphyse proximale, de la diaphyse et de l'épiphyse distale restent cependant relativement élevés. Les proportions des Mt II et III (Tableau S13) justifient le même commentaire.

**4.3.10.1. Mt II.** La face proximale est triangulaire (Tableau S13). La face latérale de l'épiphyse proximale porte deux facettes articulaires ; l'antérieure sub-circulaire est nettement plus petite. La postérieure est piriforme ; elle forme un dièdre obtus avec la face proximale. La section de la diaphyse est en triangle arrondi.

**4.3.10.2. Mt III.** Le bord antérieur de la face articulaire proximale est régulièrement convexe, son bord médial est rectiligne et le bord latéral fortement échancré (Tableau S13). En vue de face le bord proximal est rectiligne et fortement oblique. Il y a deux facettes articulaires pour le Mt IV : la plus antérieure, sub-triangulaire, est en contact avec la face d'articulation proximale ; la deuxième est elliptique et n'est pas en contact avec l'articulation proximale. Ces deux facettes sont très espacées. Le contact avec Mt II se fait avec deux petites facettes sub-circulaires, très écartées. La diaphyse s'élargit régulièrement vers le bas, sa section est en trapèze.

**4.3.10.3. Mt IV.** L'épiphyse proximale est très étirée antéropostérieurement. La tubérosité postérieure est forte (Tableau S14 et Fig. 6). Sur la face médiale les deux facettes articulaires pour le Mt III sont très éloignées, l'antérieure trapézoïdale est en contact avec la face articulaire proximale. La section de la diaphyse est un triangle à côtés convexes et angles arrondis. Distalement il y a un tubercule externe mais pas d'interne.

#### 4.4. Affinités

Du point de vue de l'anatomie crânienne la seule différence que nous ayons pu observer entre les deux espèces de

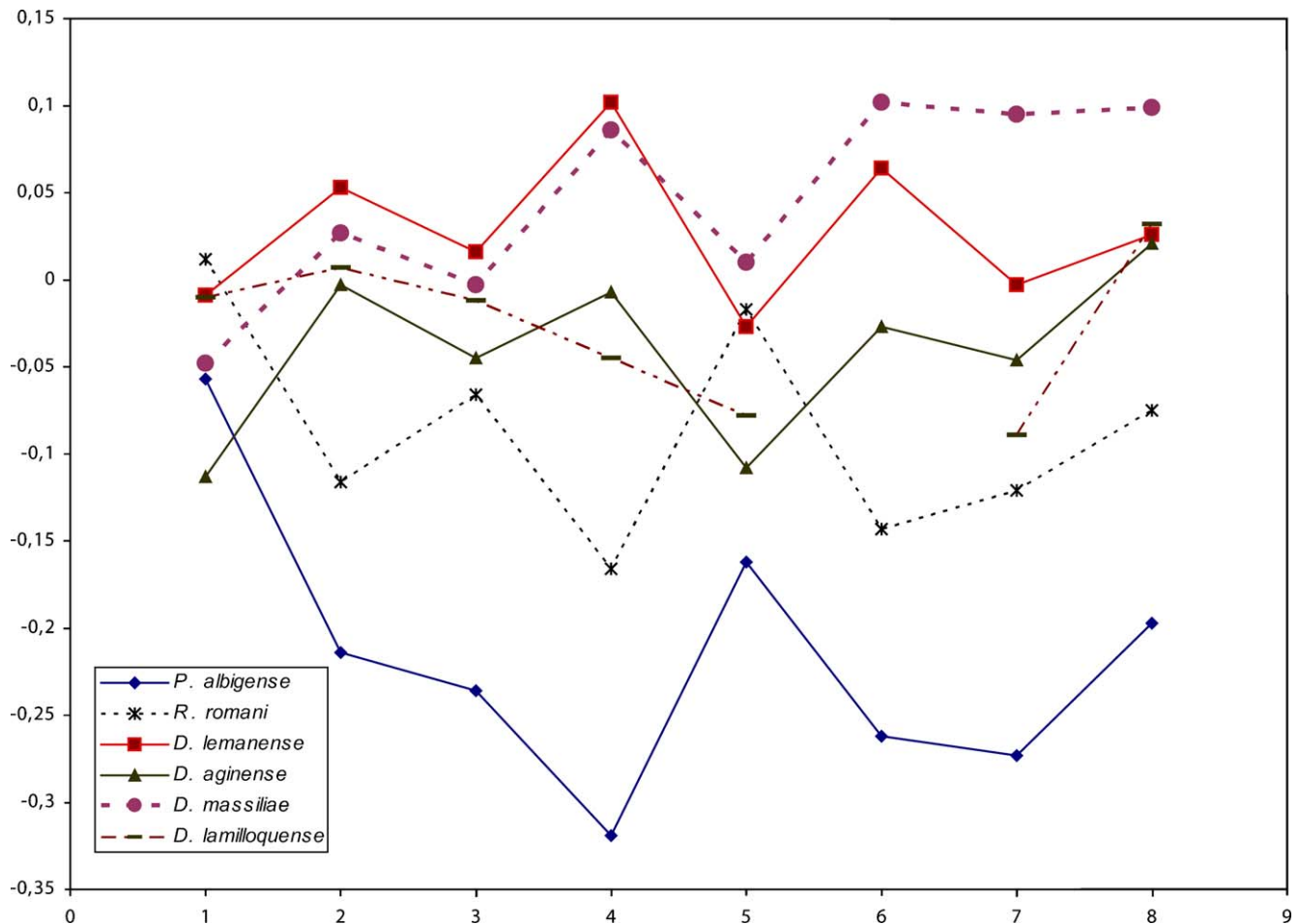


Fig. 6. Diagrammes des rapports des Mt IV ; les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau S14; le référentiel est *Diceros bicornis*. Simpson diagram of the Mt IV; variables are in the same order as in Table S14; reference is *Diceros bicornis*.

*Protaceratherium* réside, comme vu plus haut, dans la forme des os nasaux. Du fait de l'état du matériel dont nous disposons, les autres caractères crâniens ne sont pas observables.

Les jugales supérieures de *P. minutum* sont plus évoluées que celles de *P. albigense*. Les replis internes sont bien développés ; la crista est plus souvent présente et plus importante ; le crochet est fort, son extrémité est souvent denticulée sur les prémolaires, et dans certains cas il peut isoler une médifossette.

Par contre, chez *Eggysodon* les jugales supérieures sont primitives, en particulier les prémolaires où le protocône et l'hypocône sont toujours reliés. Le seul pli interne des molaires est un anticrochet faible pour M1/ et M2/.

Chez *Epiaceratherium bolcense* les prémolaires supérieures sont de dimensions inférieures à celles de *P. albigense* ; les molaires ont des largeurs comparables mais sont moins longues, ce qui leur donne un contour occlusal plus rectangulaire.

Chez *Epiaceratherium bolcense* les métacarpiens sont plus courts et plus larges que ceux de *P. albigense* ; de plus la diaphyse s'élargit régulièrement vers le bas.

De l'*Eggysodon osborni* de Villebramar on ne connaît que le Mc III ; ses dimensions sont proches de celles de

*P. albigense*. La diaphyse s'élargit régulièrement sans tubercule distal et le DT distal articulaire est plus important (Brunet, 1979).

Pour le *P. minutum* de Budenheim Roman (1924) écrit à propos du Mc IV « on ne constate aucune facette articulaire à sa partie supérieure. Il est donc bien certain que le *Rh. tagicus* ne possédait que trois doigts à la patte antérieure ». Ginsburg et al. (1981), Heissig (1999), Cerdeño (1989) et Becker (2003) le signalent comme tétradactyle ; dans l'article de Heissig (1999) il est écrit à propos du *P. minutum* de Budenheim « From the same locality comes an articulated hand skeleton with a reduced but possibly complete fourth metapodial ». Le matériel de *P. albigense* que nous avons étudié n'apporte pas d'information sur cette question.

##### 5. *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940

Le matériel de Saint-André, Saint-Henri et Les Milles appartenant au genre *Ronzotherium* a été attribué à *R. velaunum* par Heissig (1969). Nous partageons l'opinion de Brunet (1979) qui a montré que cette attribution ne pouvait être maintenue et que le matériel doit être rapporté à l'espèce *R. romani*. Le

squelette postcrânien de cette dernière espèce est peu connu ; il provient pour l'essentiel de Rickenbach (Suisse, MP 29). À ce jour quatre os ont été décrits, il s'agit du Mt III étudié par Becker (2003), de l'humérus, du Mt IV et de l'astragale (Emery, 2004).

### 5.1. Synonymie simplifiée

- 1911. *Acerotherium filholi* Roman.
- 1969. *Ronzotherium velaunum* Heissig.
- 1979. *Ronzotherium romani* Brunet.
- 1981. *Ronzotherium romani* Brunet et al.

### 5.2. Matériel

#### 5.2.1. Saint-André et Saint-Henri

- Un palais FSL 8547 portant D1/-P2/-M3/ droites et D1/-P2/-M2/ gauches figuré in Heissig, 1969 (Fig. 6d, 8d) ; une mandibule avec I/2, P/3-M/3 droites et P/2-M/3 gauches (Saint-Henri) ;
- un fragment de rangée dentaire supérieure droite avec D1/, P2/, P3/ FSL 520275 ;
- I1/ gauche FSL 8835 (Saint-André) figurée in Heissig (1969: Fig. 5) ;
- cinq I2/, deux droites et une gauche NMB Mar 354a (Saint-André), une gauche et deux droites FSL 9445, 9448 et 9524 ;
- une D1/ droite FSL 9519 ;
- une D3/ droite FSL 8557 figurée in Heissig (1969: Fig. 6a) ;
- une D4/ gauche FSL 9530 (Saint-Henri) figurée in Heissig (1969: Fig. 6b) ;
- trois P2/ deux gauches FSL 8826 et FSL 8833 et une droite FSL 8834 ;
- une P3/ gauche FSL 8832 (Saint-André) figurée in Heissig (1969: Fig. 8e) ;
- une P3-4/ droite NMB Mar 844 (Saint-André) ;
- quatre M3/, deux gauches FSL 8828 et NMB Mar 862 (Saint-André) et deux droites FSL 520290 (Saint-Henri) et NMB Mar 862 incomplète (Saint-André) ;
- deux mandibules FSL 8545 (Saint-Henri) portant P/2-M/3 gauches et P/3-M/3 droites et UPM portant P/2-P/3 droites et P/3-M/3 gauches (Saint-Henri) ;
- une héli-mandibule droite portant P/3-M/3 NMB Mar 843 (Saint-André) ;
- deux I/2 une droite et une gauche NMB Mar 862 (Saint-André) ;
- une D/1 droite FSL 9521 ;
- deux D/2, une gauche FSL 9517 et une droite FSL 9520 ;
- une D/3 droite FSL 9518 ;
- une P/3 gauche FSL 8831 (Saint-André) ;
- une P/4 droite FSL 520277 ;
- une M/1 ou M/2 droite FSL 520273 ;
- quatre M/2 gauches FSL 8827, FSL 8829, FSL 8830 et FSL 520276 (Saint-Henri), et une droite FSL 520278 ;
- une M/3 droite NMB Mar 1 (Saint-André) ;
- une extrémité distale de fémur NMB Mar 828 (Saint-André) ;
- un cuboïde FSL 9528 ;
- un grand cunéiforme NMB Mar 735 (Saint-André) ;

- huit phalanges I, FSL 9508, 9516, 9503, et 5 FSL sans numéro ;
- sept phalanges II FSL 9507, FSL 9515 et 5 FSL sans numéro.

#### 5.2.2. Les Milles

- Deux I2/ une gauche et une droite FCM 13679 ;
- P4/ gauche (moulage) MNHN figurée in Heissig, 1969 (Fig. 8g) ;
- une mandibule MHNA 1979-1 portant I/2 et P/2-M/3 droites et gauches ;
- deux héli-mandibules fragmentaires UPM 13697 une gauche portant M/1-M/2, une droite portant M/2-M/3 ;
- une P/4 droite MHNA 1900-1 ;
- une omoplate gauche MHNA 1979-2.

### 5.3. Crâne

Il est complètement écrasé dorsoventralement ; la largeur du palais au niveau des P4/ est de 68 mm.

#### 5.3.1. Incisives

5.3.1.1. *Incisives supérieures.* I1/ (Fig. 7(A)) : en parfait état, elle ne présente aucune surface d'usure (DT × DAP × DDV : 25 × 15,5 × 29 mm). L'occlusion I1/-I2 ne se fait pas. De la pointe arrondie partent deux fortes crêtes, l'une ventrale et l'autre dorsale. Ces deux crêtes sont reliées par un cingulum interne en W. Il n'y a pas de cingulum labial.

I2/ (Fig. 7(B)) : la surface d'usure est plate transversalement et fortement concave antéropostérieurement. Les crêtes sont moins marquées que sur I1/. Il n'y a pas de crête antérieure ni postérieure, seule les crêtes accessoires sont présentes. Le DT est compris entre 20 et 22 mm et le DAP entre 10 et 12,5 mm.

Les incisives supérieures de *R. romani* sont très proches de celles de *R. filholi* tant par les proportions que par la morphologie.

Les I1/ de *D. lamilloquense* et de *D. lemanense* sont beaucoup plus étirées antéropostérieurement, basses, sans pointe, dépourvues de crêtes ; en vue occlusale une flexure sinueuse sépare la face linguale de la face labiale. Les I2/ sont absentes dans ces deux espèces (Michel, 1983 ; Brunet et al., 1987).

Les I1/ de *Mesaceratherium gaimersheimense* (= *Mesaceratherium paulhiacense* pour Heissig, 1999) de Gaimersheim, ont la même morphologie que celles de *Diaceratherium*. La I2/ est présente mais de taille très réduite : 9 mm × 4,5 mm (Heissig, 1969).

5.3.1.2. *Incisives inférieures.* Il n'y a pas trace de I/1 ; les I/2 très proclives sont fortes, divergentes et longues. La I/2 droite (DT × DAP × DDV : 44,5 × 27 × 85 mm) de la mandibule des Milles est presque complète, seule la pointe est un peu détériorée ; il ne semble pas qu'il y ait de trace d'usure, ce qui confirme que le contact entre I1/ et I/2 ne devait pas être possible. La section est ovale avec un bord latéral plus épais. Sur celui-ci on voit une crête crénelée qui diminue vers la pointe. Sur le bord médial existe aussi une crête bien plus développée et tranchante que la précédente. Les I/2 sont

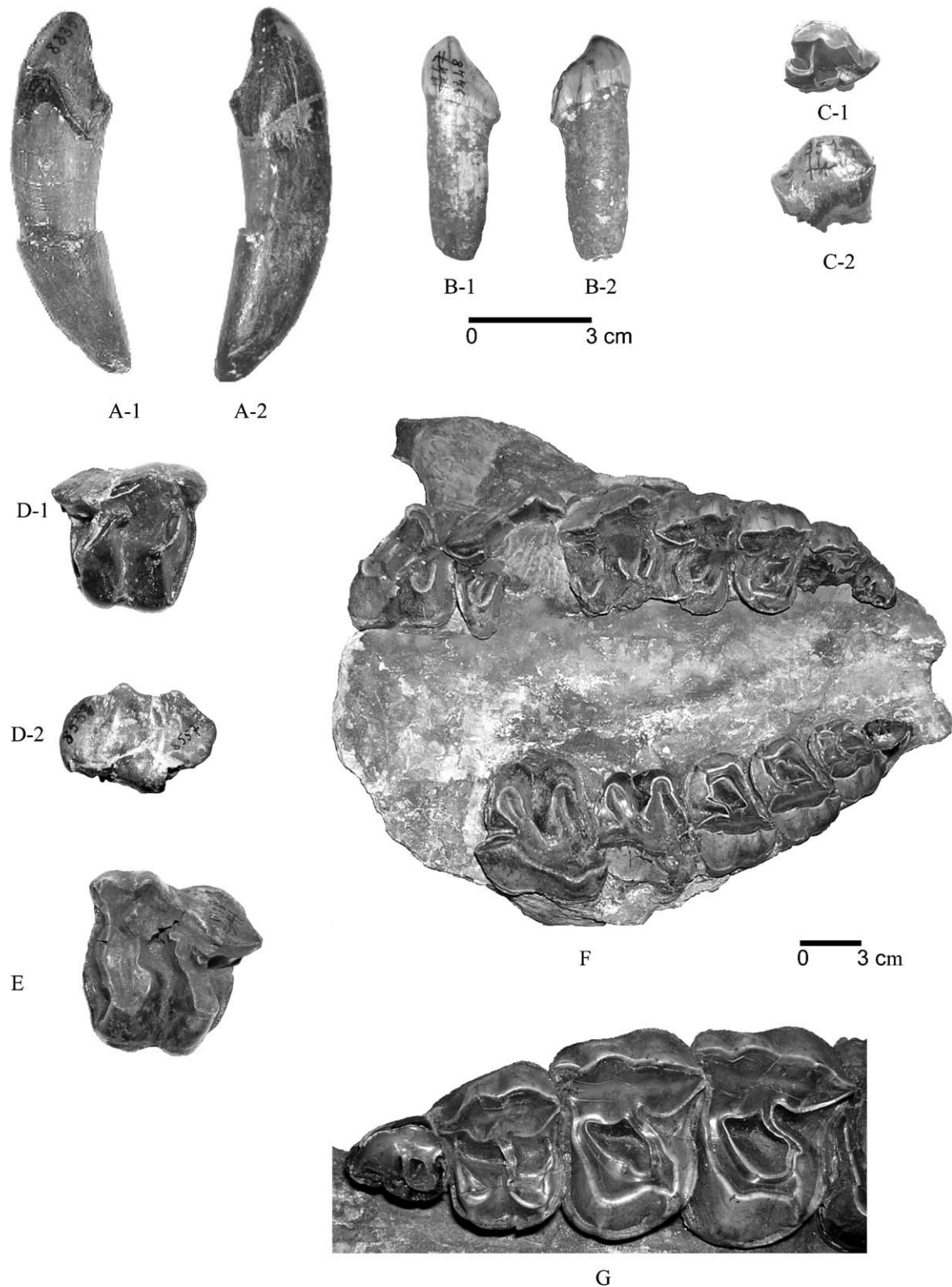


Fig. 7. *Ronzotherium romani*. A. I1/ gauche (FSL 8835, Saint-André): 1, vue linguale, 2, vue labiale. B. I2/ (FSL 9448, Saint-André et Saint-Henri): 1, vue linguale, 2, vue labiale. C. D1/ droite (FSL 9519, Saint-André et Saint-Henri): 1, vue occlusale, 2, vue linguale. D. D3/ droite (FSL 8557, Saint-André et Saint-Henri): 1, vue occlusale, 2, vue labiale. E. D4/ gauche. Vue occlusale (FSL 9530, Saint-Henri). F. Palais (FSL 8547, Saint-Henri) portant D1/-P2/-M3/ droites, D1/-P2/-M2/ gauches. Vue occlusale ( $\times 1/3$ ). G. D1/-P2/-P4/ gauches du palais FSL 8547. Vue occlusale.

*Ronzotherium romani*. A. Left I1/ (FSL 8835, Saint-André): 1, lingual view, 2, labial view. B. I2/ (FSL 9448, Saint-André and Saint-Henri): 1, lingual view, 2, labial view. C. Right D1/ (FSL 9519, Saint-André and Saint-Henri): 1, occlusal view, 2, lingual view. D. Right D3/ (FSL 8557, Saint-André and Saint-Henri): 1, occlusal view, 2, labial view. E. Left D4/. Occlusal view (FSL 9530, Saint-Henri). F. Palate (FSL 8547, Saint-Henri) with right D1/-P2/-M3/ and left D1/-P2/-M2/. Occlusal view ( $\times 1/3$ ). G. Left D1/-P2/-P4/ of the palate FSL 8547. Occlusal view.



dépourvues de cingulum. La racine est très longue : sur NMB Mar 862 dr ( $40 \times 24,5$  mm) elle mesure 107,5 mm.

Entre *R. filholi* et *R. romani* l'accroissement de taille des I/2 est considérable : le DDV maximal pour *R. filholi* est de 60 (Brunet, 1979), la moyenne étant de 43,4 mm alors qu'il est de 85 mm pour celle des Milles et de 78 mm pour une pièce de Gaimersheim (Heissig, 1969). L'accroissement de taille est tout aussi important pour le DT : la moyenne pour *R. filholi* de Villebramar est de 25,9 mm ( $n = 15$ ) pour un maximum de 33 mm alors qu'il est compris entre 31 et 45 mm avec une moyenne de 39,2 mm ( $n = 12$ ) pour *R. romani*. Il en est de même pour le DAP, compris entre 14 et 23,5 mm pour *R. filholi* avec une moyenne de 18,4 mm ( $n = 15$ ) ; pour *R. romani* il est compris entre 22,5 et 28 mm, la moyenne étant de 24,7 mm ( $n = 13$ ).

Les I/2 de *Diaceratherium* possèdent une seule arête interne (Michel, 1983) et sont moins proclives.

### 5.3.2. Jugales de lait supérieures

D1/ (Fig. 7(C)) : l'ectolophe est fortement convexe mais déprimé en avant avec un parastyle mince, saillant vers l'avant. Le paracône est séparé du protocône par une échancrure, il n'y a donc pas de protolophe. Le métalophe est très mince et se prolonge vers l'arrière, resserrant l'ouverture de la postfossette. Le débouché de la vallée interne est très étroit et déporté vers l'arrière. Un cingulum antérieur joint le parastyle au protocône. Le cingulum labial est faible et s'efface au milieu de l'ectolophe.

Le parastyle est bien individualisé ; il est éloigné du paracône. Le pli du paracône est séparé du pli du métacône par un sillon peu marqué. Sur la face linguale du paracône il y a une large côte. Le métalophe est très fin. Le protocône et l'hypocône sont reliés par une crête. Une faible crista très étirée lingualement détermine une médifossette fermée. La postfossette est grande. Les dimensions sont de  $24 \times 19,5$  mm.

D3/ (Fig. 7(D)) : la plus grande largeur est antérieure ( $L \times l$  :  $38 \times 38$  mm). Le parastyle est fort mais bas, le pli du paracône est bien marqué. La partie labiale du métacône est plate. À l'arrière de l'ectolophe le métastyle est faible. Protolophe et métalophe sont à peu près parallèles et déportés vers l'arrière ; ils sont plus bas que l'ectolophe. Il y a un anticrochet, un crochet faible et un embryon de crista. La postfossette est réduite et peu profonde. Il n'y a pas de cingulum labial, le lingual est réduit à un bourrelet d'émail qui barre l'entrée de la vallée médiane ; par contre les cingulums antérieur et postérieur sont forts. Les dimensions correspondent bien aux D3/ d'Itteville, Aarwangen et Rickenbach ( $37 \leq L \leq 40$  ;  $37,5 \leq l \leq 41$  mm) ; elles ne permettent pas de les distinguer de celles de *R. filholi*.

D4/ (Fig. 7(E)) : il n'y a pas de cingulum interne ; on observe une trace de cingulum labial sur la partie postérieure du deuxième lobe. Le pli du paracône et le parastyle sont forts, le pli du métacône est très faible. Le protocône est étranglé et sur cette dent d'usure moyenne on observe une très petite crista. Les dimensions ( $L \times l$  :  $44,5 \times 45,5$  mm) correspondent bien aux D4/ de Rickenbach (Emery, 2004).

Les D3/ et D4/ de Villebramar diffèrent de celle de Saint-André par la présence d'un fort crochet qui peut être bifide ou trifide et d'une nette crista. Celles de Gaimersheim sont aussi un peu différentes : cingulum labial plus fort, postfossette plus profonde, forte crista (Heissig, 1969 ; Brunet, 1979). Ce sont celles de Rickenbach qui s'en rapprochent le plus : elles n'en diffèrent que par une postfossette plus profonde.

### 5.3.3. Jugales de lait inférieures

Les largeurs prises au collet sont les mêmes que les largeurs maximales pour les trois molaires de lait de Saint-André et Saint-Henri. L'émail est chagriné labialement.

D/1 : sa taille est réduite ( $L \times l$  :  $14,5 \times 8$  mm) ; elle possède une seule racine. Chez *R. filholi* la D/1 est plus allongée, la longueur est comprise entre 18 et 20 mm et elle a deux racines distinctes ou soudées ou une seule racine mais avec de forts sillons (Brunet, 1979). Ces différences se retrouvent sur les deux D/1 ( $L$  : 15 et 15,5 mm) de Gaimersheim (Heissig, 1969).

D/2 (Fig. 8(B)) : cette dent est trilobée, assez allongée ( $L \times l$  :  $26 \times 14,5$  ;  $27 \times 14$  mm), et possède deux racines. On note la présence d'un cingulum labial et d'un lingual uniquement sur le lobe antérieur. Les lobes sont séparés labialement par des sillons bien marqués. Il n'y a pas de branche linguale du paralophide. Le métalophide est dirigé vers l'arrière. La vallée postérieure a un débouché très étroit.

Les D/2 de *R. filholi* de Villebramar ont une morphologie sensiblement différente : le sillon lingual séparant le lobe antérieur du lobe médian est moins marqué, les cingulums lingual et labial sont plus importants, le paralophide possède une branche linguale, elles sont plus allongées (longueur comprise entre 28 et 30 mm) et plus étroites (largeur comprise entre 10 et 12 mm) selon Brunet (1979).

D/3 (Fig. 8(B)) : dent trilobée possédant deux racines et assez étirée ( $L \times l$  :  $39 \times 21,5$  mm), comme D/2. Le sillon labial séparant le lobe médian du lobe postérieur est très marqué, bien plus profond que celui séparant le lobe médian du lobe antérieur. Le cingulum labial n'est présent que sur le premier lobe, l'interne est absent sur les lobes médian et postérieur ; sur le lobe antérieur l'émail a disparu, l'observation est donc impossible. Le paralophide a deux branches, l'une antérieure très courte qui se recourbe lingualement et détermine une première vallée très réduite. La vallée médiane est réduite. Le métaconide possède une crête postérieure.

Comme pour la D/2, la morphologie de la D/3 de *R. filholi* de Villebramar est assez différente : les cingulums sont plus importants, la branche linguale du paralophide est plus longue, le métaconide présente une crête antérieure en plus de la postérieure ; par ailleurs elle est un peu plus allongée (longueur comprise entre 38 et 43 mm), et plus étroite (largeur comprise entre 17 et 21 mm) d'après Brunet (1979).

### 5.3.4. Jugales supérieures définitives (Tableau S15)

5.3.4.1. *Prémolaires*. Elles ont un cingulum externe faible qui a tendance à s'effacer au milieu, les cingulums internes antérieur et postérieur sont forts (Tableau S15). Le parastyle est

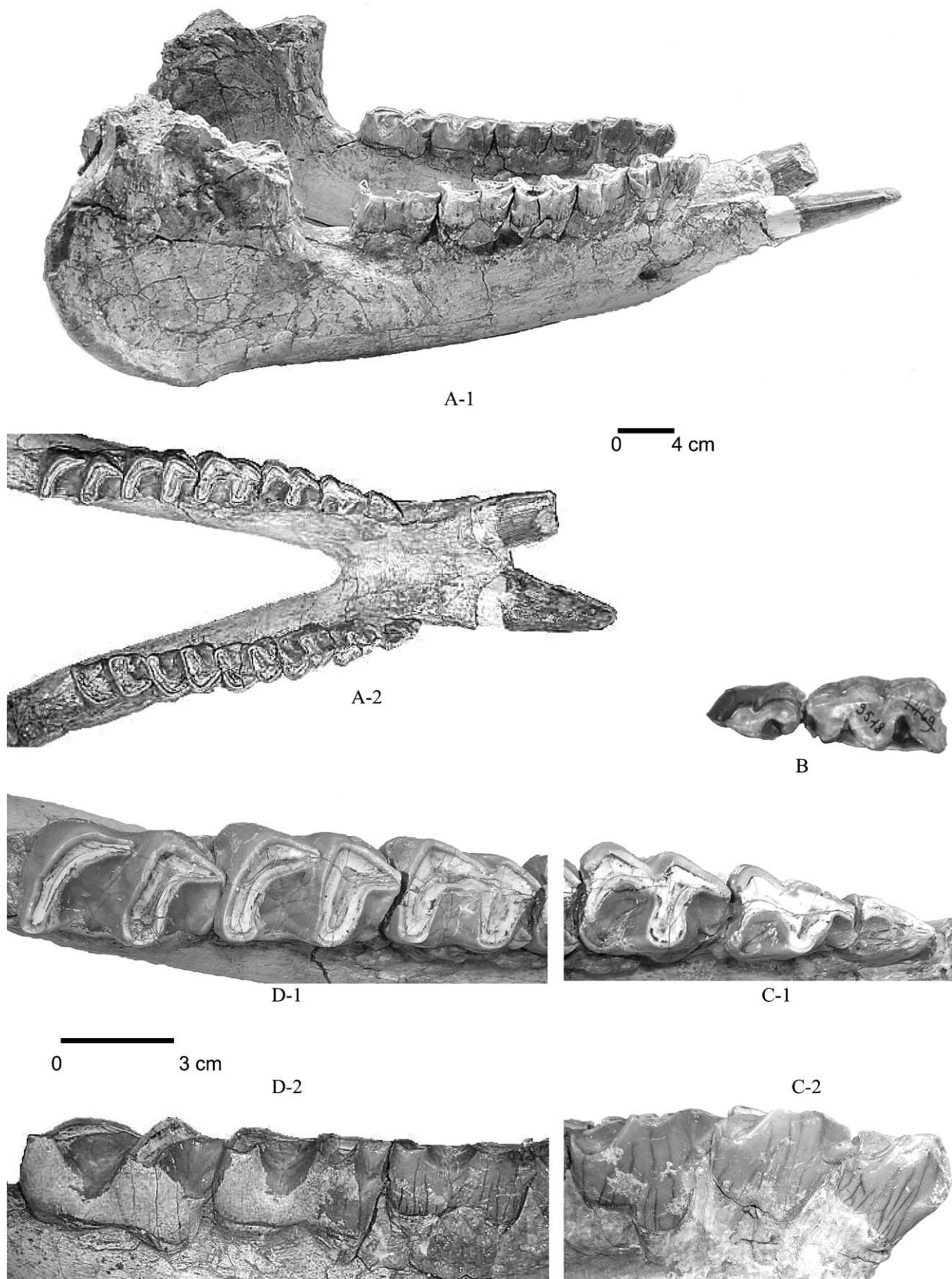


Fig. 8. *Ronzotherium romani*. A. Mandibule (MHNA 1979, 1, Les Milles) portant I/2, P/2-M/3 droites et gauches : 1, vue labiale ( $\times 1/4$ ), 2, vue occlusale des rangées dentaires ( $\times 1/4$ ). B. D/2-D/3 droites (FSL 9520 et FSL 9518, Saint-André et Saint-Henri). Vue occlusale ( $\times 2/3$ ). C. P/2-P/4 gauches de la mandibule MHNA 1979, 1 ( $\times 2/3$ ) : 1, vue occlusale, 2, vue linguale. D. M/1-M/3 gauches de la mandibule MHNA 1979, 1 ( $\times 2/3$ ) : 1, vue occlusale, 2, vue linguale.

bien marqué, les plis du paracône et du métacône sont peu saillants. Dans la partie postérolinguale de l'hypocône on observe un pli vertical d'émail issu du cingulum et qui s'estompe assez rapidement.

P2/ : un cingulum interne continu rejoint les cingulums antérieur et postérieur pour former un cingulum périphérique dont la partie labiale est plus ou moins discontinue. L'ectolophe est globalement convexe et ondulé. Le parastyle est fort, il est séparé du pli du paracône par un sillon vertical oblique. Le pli du paracône est peu marqué, une dépression verticale le sépare du pli du métacône qui est assez faible. Le protolophe, moins large que le métalophe, est largement échancré au contact de l'ectolophe. Le métalophe, assez mince, est suivi d'une très vaste postfossette fermée en arrière par un pli d'émail précédant le cingulum périphérique. Protocône et hypocône fusionnent à une hauteur variable. Il n'y a pas d'étranglement du protocône ni de repli interne.

La P2/ du *R. romani* de Vendèze en diffère par une postfossette plus triangulaire car le métalophe est déporté vers l'arrière ; elle n'est pas fermée par un pli d'émail mais uniquement par le cingulum postérieur.

P3/ : elle diffère de P2/ par une jonction entre protocône et hypocône plus haute, ce qui donne une muraille interne. Le métalophe est déporté vers l'arrière et à peu près rectiligne. Le métalophe et le protolophe sont plus larges. La postfossette est réduite, peu profonde et fermée par un pli d'émail bas.

P4/ : l'ectolophe est très convexe, notamment en arrière du pli du paracône (Fig. 2). Pour la P4/ de Saint-Henri le protocône est moins fort que sur la P3/ et le métalophe est en S. La postfossette est plus importante mais n'est pas fermée. Par contre, pour celle des Milles la postfossette est réduite et fermée. Sur la P4/ des Milles on observe une forte crista et un crochet.

5.3.4.2. *Molaires*. M1/ : cette dent est très usée (Fig. 2 et 7(F)). Le parastyle est fort et étroit, le pli du paracône est plus saillant que pour les prémolaires, le pli du métacône est très faible. La vallée médiane est étroite et il y a un anticrochet. Le protocône est étranglé antérieurement et postérieurement. Le cingulum lingual est discontinu et très faible, le labial est aussi discontinu.

M2/ : l'ectolophe est presque plat (Fig. 2). La vallée médiane est plus large que celle de M1/. La postfossette est réduite et peu profonde. Le protocône n'est pas étranglé et il n'y a plus de cingulum lingual.

M3/ : on remarque un très fort pli du paracône, qui est beaucoup plus haut que le parastyle. La vallée médiane est large, sans repli interne. Il peut y avoir un très faible étranglement du protocône.

### 5.3.5. Mandibule

Le bord postérieur de la symphyse est situé au niveau de P/2 ou de P/3 (Fig. 8(A1, 2)). On note la présence d'une carène

entre P/2 et I/2, la longueur du diastème est d'environ 60 mm pour le spécimen des Milles. La D/1 si elle existait n'était donc pas persistante. Il n'y a pas de carène sous la face inférieure de la symphyse.

Le bord inférieur de la branche horizontale est faiblement convexe. Il peut y avoir deux foramens mentonniers, le plus important est situé sous P/2 ou P/3. La hauteur de la branche horizontale est soumise à d'importantes variations individuelles, la hauteur sous M/3 varie de 78 à 102 mm pour une moyenne de 90,5 ( $n = 15$ ). Elle est robuste, le DT au niveau de M/3 est compris entre 46 et 54 mm pour une moyenne de 50,5 mm ( $n = 12$ ).

Chez *R. filholi* le bord postérieur de la symphyse occupe une position plus antérieure, il est toujours situé sous D/1 à Villebramar (Brunet, 1979), sous D/1 ou P/2 pour Bourmoncle et les Phosphorites du Quercy, et entre P/2 et P/3 pour la pièce de Bumbach. Il en est de même pour le foramen mentonnier principal, qui est le plus souvent sous P/2 ou plus en avant sauf pour la pièce de Bumbach où il est situé à l'arrière de P/2 (Heissig, 1969). Bumbach est actuellement le gisement à *R. filholi* le plus récent. Il n'est donc pas surprenant d'y trouver des caractères plus évolués qu'à Villebramar.

La branche horizontale est plus robuste chez *R. romani*, l'augmentation de l'épaisseur étant très importante : la moyenne du DT au niveau de M/3 est seulement de 37,6 mm pour *R. filholi* ( $n = 17$ ).

La D/1 est persistante et fonctionnelle chez *R. filholi* ; pour *R. romani* elle est souvent absente comme à Saint-André, les Milles mais aussi sur la pièce d'origine inconnue du musée de Montauban. Lorsqu'elle est présente elle est plus réduite et n'atteint pas la surface occlusale des dents définitives (Brunet, 1979).

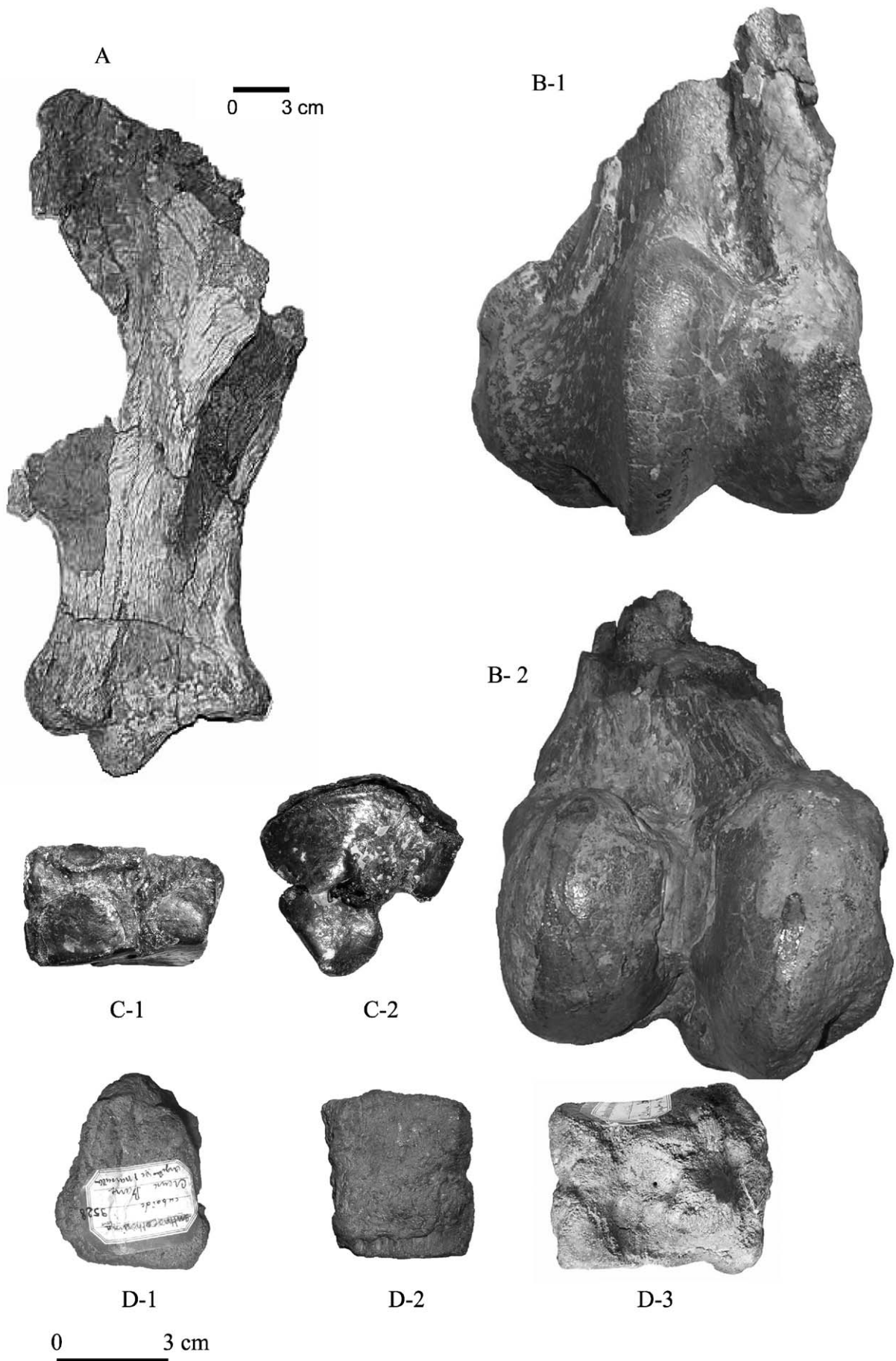
Chez *D. lemanense* les hauteurs sont comparables mais la branche horizontale est plus étroite et son bord inférieur plus convexe.

Chez *Mesaceratherium gaimersheimense* les dimensions sont plus faibles, tant pour la hauteur que pour l'épaisseur (Heissig, 1969).

Pour la mandibule du Musée de Montauban, la présence de deux arêtes sur les I/2, la position fortement proclive des incisives et l'épaisseur de la mandibule sous M/3 (51 mm) indiquent qu'elle appartient à *R. romani*.

### 5.3.6. Jugales inférieures définitives

5.3.6.1. *Prémolaires*. L'émail est chagriné côté labial (Fig. 8(C)). Les cingulums antérieur et postérieur sont présents et remontent très haut. Le cingulum interne est très limité ; antérieurement il n'atteint pas le débouché de la vallée. Le cingulum externe est presque toujours discontinu. Le métaconide est relié par une fine crête, parfois crénelée, au cingulum postérolingual. La vallée postérieure forme ainsi une cuvette qui ne débouche pas lingualemment. On note la présence d'un puits dans le coin postérolingual de cette cuvette. L'hypolophide est fin



et incliné lingualemment. Le cingulum postérieur est en S (Tableau S16 et Fig. 8(C, D)).

P/2 : le contour occlusal est triangulaire. Labialement le synclinal séparant les deux lobes est bien marqué ; il est oblique vers l'avant et le haut. Le lobe postérieur est très petit. Le paralophide forme une crête antérieure qui se prolonge par le cingulum antérieur. Il n'y a pas de vallée antérieure. La vallée postérieure est large.

P/3 : le cingulum labial est interrompu au niveau de la deuxième moitié du premier lobe et sur la convexité du deuxième lobe. Le lobe postérieur est plus réduit que l'antérieur mais la différence est moindre que pour P/2, par ailleurs le synclinal externe est sub-vertical. Le paralophide se recourbe vers l'arrière lingualemment, le débouché de la vallée antérieure est donc réduit. La vallée postérieure forme une cuvette, avec en plus un puits dans l'angle postérolingual.

P/4 : sa morphologie est la même que celle de P/3, sauf que le paralophide revient un peu moins en arrière.

5.3.6.2. *Molaires*. Les cingulum antérieur et postérieur sont présents sur les trois molaires ; ils remontent plus haut sur M/1 et M/2 que sur M/3 (Fig. 8(D)). Le cingulum interne est limité à une prolongation du cingulum antérieur qui n'atteint pas le débouché de la vallée antérieure. Le cingulum externe est faible et discontinu. Le paralophide est très fin. Le synclinal externe est peu marqué. L'entoconide est absent ou peu marqué.

M/1 : le cingulum externe est présent uniquement au niveau du synclinal externe et sur la partie antérieure du premier lobe. La vallée antérieure est extrêmement réduite, très étroite et peu profonde ; elle débouche au niveau du cingulum antérieur. La vallée postérieure beaucoup plus large et plus profonde débouche un peu au-dessous de la précédente. Le métalophide est plus fort que l'hypolophide.

M/2 : le paralophide très étroit est aussi très en pente, plus bas lingualemment que labialement. La vallée antérieure encore réduite est plus importante que sur M/1. La vallée postérieure débouche plus bas que l'antérieure mais bien au-dessus du collet.

M/3 : le cingulum externe est plus important que sur les deux autres molaires mais il s'estompe au milieu. La vallée antérieure s'agrandit. L'hypolophide ne vient pas buter contre le métalophide mais en est séparé par une petite encoche. Pour deux dents vierges on obtient des indices d'hypsodontie de 66,6 et 69,1.

## 5.4. Squelette postcrânien

### 5.4.1. Scapula

Cet os a été trouvé en même temps que la mandibule MNHA 1979-1 (Tableau S3 ; Fig. 9(A)). Il n'est pas complet mais la cavité glénoïde est assez bien conservée. Elle a la forme d'une

ellipse moins allongée que chez *R. filholi*. Le rapport DAP sur DT est compris entre 1,49 et 1,76 pour ce dernier alors qu'il est de 1,33 sur notre exemplaire. L'épine prend naissance à environ 110 mm du bord de la cavité glénoïde, elle est très oblique vers l'arrière. L'apophyse coracoïde est assez forte ; vers le bas elle est séparée du bord antérieur de la cavité glénoïde par une encoche. Le col est long et large.

La cavité glénoïde de l'omoplate de *D. lemanense* est un peu moins elliptique, le rapport des deux diamètres pour les deux spécimens du musée de Bâle est de 1,22 et 1,27.

Il en est de même pour *D. tomerdingense*, dont le rapport calculé à partir des données de Dietrich (1931) est de 1,18, et pour *D. aurelianense* dont le rapport est 1,19 pour un spécimen d'Artenay (Cerdeño, 1993). En revanche, pour *D. aginense* le rapport atteint 1,28 et 1,34 pour deux exemplaires de Laugnac.

### 5.4.2. Fémur

La fosse intercondylienne est profonde (Fig. 9(B)). La gorge de la trochlée fémorale est bien creusée ; la lèvre externe est large et plus haute que l'interne. La fosse sus-trochléenne est étroite et bien marquée.

Les dimensions (DT dist. × DAP dist. : 118,5 × 124 mm) sont proches de celles de *R. filholi* (Brunet, 1979).

### 5.4.3. Cuboïde

La face antérieure (Fig. 9(D2)) est plus haute que large, le rapport h ant./l est de 1,06 ; il est équivalent à celui de *R. filholi* (1,04) pour une pièce de Bumbach (Becker, 2003) (Tableau S11 et Fig. 9(D1–3)). Les bords supérieur et inférieur sont presque parallèles. Sur la face proximale (Fig. 9(D1)) la facette articulaire pour le calcaneum est étroite et très étirée antéropostérieurement ; elle est légèrement concave dans les deux sens. La facette articulaire pour l'astragale est plus large ; elle est aussi légèrement concave antéropostérieurement. Le bord antérieur de la facette astragalienne est faiblement décalé en avant du bord de la facette calcanéenne. La facette répondant au Mt IV est plane et subtriangulaire. L'apophyse postérieure est peu étirée vers l'arrière et le bas ; elle descend à peine en dessous du plan articulaire distal.

### 5.4.4. Grand cunéiforme

La face antérieure est plus haute du côté latéral. La face proximale (Fig. 9(C2)) est entièrement articulaire, concave, en forme de triangle dont le bord latéral est échancré (Fig. 9(C1, 2)). La face distale est elle aussi en forme de triangle ; le bord antérieur est convexe ainsi que le bord médial ; le bord latéral est échancré plus fortement que celui de la face proximale, l'échancrure étant en demi-cercle. La face médiale (Fig. 9(C1)) porte trois facettes articulaires bien distinctes, deux inférieures pour le Mt II et une supérieure pour le petit cunéiforme. Les

Fig. 9. *Ronzotherium romani*. A. Omoplate gauche (MHNA 1979, 2, Les Milles). Vue latérale (× 1/3). B. Extrémité distale de fémur (NMB Mar 828, Saint-André) : 1, vue antérieure (× 1/3), 2, vue postérieure (× 1/3). C. Grand cunéiforme (NMB Mar 735, Saint-André) : 1, face médiale (× 2/3), 2, face proximale (× 2/3). D. Cuboïde (FSL 9528) : 1, face proximale, 2, face antérieure, 3, face médiale. *Ronzotherium romani*. A. Left scapula (MHNA 1979, 2, Les Milles). Lateral view (× 1/3). B. Distal end of the femur (NMB Mar 828, Saint-André): 1, anterior view (× 1/3), 2, posterior view (× 1/3). C. Big cuneiform (NMB Mar 735, Saint-André): 1, medial view (× 2/3), 2, proximal view (× 2/3). D. Cuboid (FSL 9528): 1, proximal view, 2, anterior view, 3, medial view.

deux facettes d'articulation pour le Mt II sont bien séparées, la plus grande est rectangulaire, la deuxième plus petite est arrondie. La facette articulaire pour le petit cunéiforme est ronde et entièrement située au-dessus de la facette antérieure d'articulation pour le Mt II. La face latérale est endommagée. La longueur et la largeur (50 × 51 mm) sont proches de celles (48 × 49 mm) données pour *R. filholi* par Brunet (1979) ; en revanche la hauteur est plus forte : 30 mm contre seulement 21 mm.

Chez *R. filholi* la facette articulaire pour le petit cunéiforme est située en partie au-dessus de la facette antérieure d'articulation pour le Mt II mais elle est étirée et atteint presque le niveau du bord antérieur de la deuxième facette d'articulation pour le Mt II.

Chez *D. lamilloquense* elle est entre les deux facettes pour le Mt II, et les dimensions de l'os sont plus faibles 40 × 42 × 22 mm d'après Michel (1983) et 46,5 × 44,5 × 26 mm d'après Duranthon (1990) ; chez *D. aginense* les trois facettes peuvent être en contact, et les dimensions sont aussi plus faibles (42,5 × 46,5 × 17,5 mm) ; chez *D. lemanense* également l'os est plus petit (– × 42 × 27,5 mm) pour un spécimen de Gannat conservé au musée de Bâle.

### 5.5. Affinités

Les M1/ et M2/ de *D. lamilloquense* se distinguent de celles de *R. romani* par une postfossette plus profonde, en puits, et un cingulum postérieur encoché au niveau de la postfossette (Brunet, 1979 ; Michel, 1983).

Les jugales de *R. romani* sont plus larges que celles de *R. filholi*, mais les longueurs restent comparables. Les différences de dimensions des jugales inférieures de *R. filholi* et *R. romani* ne permettent pas de distinguer les deux espèces. Cependant le cingulum externe, bien que soumis à une grande variabilité individuelle, est toujours présent, très fort et le plus souvent continu chez *R. filholi* alors qu'il est moins fort et le plus souvent discontinu chez *R. romani*.

De même les dimensions des dents isolées ne permettent pas de distinguer un *Ronzotherium* d'un *D. lemanense*. Cependant la branche linguale de l'hypolophide des prémolaires des ronzothères est inclinée lingualement alors qu'elle est subhorizontale chez *D. lemanense*. Les molaires inférieures des ronzothères sont en moyenne plus longues que celles des *D. lemanense* et *D. lamilloquense* alors que c'est plutôt le contraire pour les prémolaires, ce qui se traduit dans le rapport longueur des molaires sur longueur P/3-P/4 : il est de 2,22 en moyenne pour les ronzothères (L M/1-M/3 140 à 159,  $n = 8$  ; L P/3-P/4 62,5 à 70,  $n = 8$ ) et de 1,78 en moyenne pour les deux diacérathères (L M/1-M/3 113 à 124,  $n = 3$  ; L P/3-P/4 65 à 67,  $n = 3$ ).

Pour Brunet (1979) *R. romani* est plus récent et plus évolué que *R. filholi*. En particulier le bord postérieur de la symphyse est situé plus en arrière, sa face inférieure ne présente plus de carène. La branche horizontale est plus haute et plus épaisse. Il y a généralement perte de l'occlusion I1-/I2 et la I/1 est absente. La D/1 est plus petite. Les prémolaires inférieures sont

à cingulum très réduit. Le métaconide des prémolaires est relié au cingulum postérolingual. Tous ces caractères se retrouvent sur le matériel de Saint-André, Saint-Henri et Les Milles, qui doit donc être rapporté à *R. romani*.

Nous avons pu mettre ainsi en évidence :

- une augmentation de taille de la mandibule en épaisseur et en hauteur de *R. romani* par rapport à *R. filholi* ;
- une augmentation importante de taille de la I/2 ;
- un rapport longueur M/1-M/3 sur longueur P/3-P/4 supérieur à deux chez les ronzothères et inférieur à deux chez *D. lemanense* et *D. lamilloquense*.

La scapula, le cuboïde et le grand cunéiforme sont décrits ici pour la première fois dans cette espèce.

*Ronzotherium* ne dépasse pas l'Oligocène : les derniers gisements où il est connu sont Rickenbach (MP 29) et Gannat. C'est Heissig (1969) qui signale la présence de *R. romani* à Gannat d'après une M2/fragmentaire se trouvant au musée de Lyon. Dans les collections de l'Université Claude-Bernard Lyon-1 se trouve une I/2 fragmentaire provenant de Gannat ; elle est caractéristique du genre *Ronzotherium* avec deux arêtes, une interne tranchante, une externe plus faible mais bien marquée (DT : 39,5 mm). Cette pièce confirme la présence de *R. romani* à Gannat. Mais les deux espèces *R. romani* et *D. lemanense* n'étaient pas forcément présentes en même temps sur le site, celui-ci comprenant plusieurs niveaux vraisemblablement de MP 29 à MN 1 (Huguéney, 1997). Il était admis jusqu'ici que les deux genres *Ronzotherium* et *Diaceratherium* ne se trouvaient jamais ensemble dans le même gisement, *Diaceratherium* apparaissant en MP 29 à La Milloque (de Bonis, 1973 ; Brunet et al., 1987) et dans divers sites de la région de Toulouse (Duranthon, 1990). La présence à Saint-André/Saint-Henri et Les Milles d'un *Diaceratherium* nouveau sympatrique d'un *Ronzotherium* infirme cette hypothèse.

## 6. *Diaceratherium massiliae* nov. sp

Nous attribuons au genre *Diaceratherium* Dietrich, 1931 un certain nombre de restes inédits provenant des deux sites marseillais et du gisement aixois.

### 6.1. Saint-André et Saint-Henri

- Une I/1 gauche FSL 520284 ;
- deux extrémités distales d'humérus FSL 8546 gauche et FSL 9523 droit ;
- un radius droit FSL 520279 + 520280 (Saint-Henri) ;
- un scaphoïde gauche FSL 520285 (Saint-Henri) ;
- trois oncifomes, deux droits FSL 520289 (Saint-Henri) et NMB Mar 865 (Saint-André), et un gauche FSL 520282 (Saint-Henri), incomplet ;
- deux trapézoïdes droit FSL 9501 et gauche FSL 520283 (Saint-Henri) ;
- un Mc II droit NMB Mar 847 (Saint-André) ;
- deux extrémités proximales de Mc III FSL 9505 gauche et FSL 520281 droit (Saint-Henri) ;

- deux Mc IV gauches FSL 520287 (Saint-Henri) et NMB Mar 863 (Saint-André) ;
- un cuboïde droit NMB Mar 847 b (Saint-André) ;
- un naviculaire gauche NMB Mar 735 (Saint-André) ;
- un Mt IV gauche FSL 520286 (Saint-Henri).

## 6.2. Les Milles

- Un Mc III gauche UPM 13667.

## 6.3. Description

### 6.3.1. I/I

La dent est pointue, la face labiale est convexe et porte une crête sur son bord externe ; il en existe une moins forte sur le bord de la face linguale. La séparation couronne-racine est en V inversé. Il n'y a pas de cingulum. Le diamètre transversal est de 17 mm, le diamètre antéropostérieur 10,5 mm. Les dimensions correspondantes sont, pour *D. lamilloquense* 15,5 × 11,5 mm, *D. lemanense* 10 × 7,5 mm, *D. aginense* 15 × 7 mm.

### 6.3.2. Humérus

La fosse olécranienne est large, profonde et peu développée verticalement, comme chez *D. lemanense* et *D. aginense* (Tableau S4 et Fig. 10(A)). La fosse coronoïdienne est peu profonde ; son extension verticale est réduite. En revanche, chez *R. filholi* et *R. romani* ces deux fosses sont nettement plus hautes et plus larges.

La taille et la morphologie différente excluent l'attribution au genre *Ronzotherium*.

Les dimensions des humérus des diacérathères déjà connus sont aussi plus faibles.

### 6.3.3. Radius

Le bord antérieur de la facette humérale latérale est à peine en retrait du bord antérieur de la facette médiale ; aucun rentrant ne sépare les deux facettes (Tableau S5 et Fig. 10(B)). Le bord postérieur de la facette externe est régulièrement et faiblement concave. L'extension transversale de la facette humérale latérale est moins importante que celle de la facette interne. Cette disposition se retrouve chez *D. lemanense*, *D. aginense* et *D. lamilloquense* (Duranthon, 1988). En revanche, chez *R. filholi* c'est la facette humérale externe qui est la plus développée (Brunet, 1979 : Pl. 21) ; le bord postérieur de la facette humérale externe est plus concave que pour *R. filholi*. La tubérosité proximolaterale n'atteint pas le niveau de l'articulation humérale.

Les dimensions montrent que pour une longueur compatible avec *R. filholi* de Villebramar, les épiphyses du radius de Saint-Henri sont beaucoup plus volumineuses ; elles sont aussi plus volumineuses que celles du *D. lemanense* de Gannat. Le DT articulaire distal de l'humérus de *R. filholi* est de 77 mm en moyenne ( $n = 9$ ) et le DT proximal du radius est de 80,5 mm ( $n = 2$ ) d'après Brunet (1979).

Le diagramme des rapports de la Fig. 11 montre que, sauf pour les diamètres antéropostérieurs de la diaphyse et de l'épiphyse distale, les dimensions du *Diaceratherium* de Saint-

Henri sont un peu supérieures à celles de *D. lemanense*, mais avec des proportions voisines. *D. aginense*, plus petit que *D. lemanense*, présente lui aussi des proportions analogues, comme *D. lamilloquense* dont la taille est proche de *D. aginense*. D'après les dimensions publiées par Cerdeño (1993), *D. aurelianense* a une longueur comparable à celle de *D. lemanense* mais son épiphyse proximale est plus développée, avec des DT et DAP comparables à ceux de *D. massiliae* nov. sp.

### 6.3.4. Scaphoïde

En face antérieure (Fig. 10(C1)) la hauteur latérale n'est pas beaucoup plus forte que la hauteur médiale, et la forte ensellure du bord proximal est symétrique ; le bord latéral de la face antérieure est très concave, avec une forte expansion distale (Tableau S6 et Fig. 10(C1, 2)). Une tubérosité latérodistale est bien visible ; elle est caractéristique des brachyothères (*Diaceratherium* et *Brachyotherium*) selon Brunet (1979) et Michel (1983). La tubérosité proximale de la face postérieure n'est pas très saillante. La facette articulaire proximale est triangulaire, échancrée postéromédialement ; sa plus grande extension antéropostérieure (supérieure à la largeur de la facette) se situe à peu près au milieu de l'os. L'articulation distale est très étendue antéropostérieurement.

Outre les dimensions, les différences morphologiques avec *R. filholi* sont importantes : chez ce dernier, le bord supérieur de la face proximale est moins concave et beaucoup plus dissymétrique ; il est bien plus relevé en avant. Le bord postérieur est moins convexe.

Les scaphoïdes des *D. lamilloquense*, *D. lemanense* et *D. aginense* sont beaucoup moins symétriques au niveau de leur ensellure proximale.

Le scaphoïde de *D. massiliae* nov. sp. est très trapu. Le rapport h/L est de 0,63, contre 0,76 (Duranthon, 1990) et 0,89 (Michel, 1983) pour *D. lamilloquense*. Il est compris entre 0,73 et 0,81 pour cinq spécimens de *D. lemanense* de Gannat, Saverdun (Duranthon, 1990) et Paulhiac (Michel, 1983). Il atteint 0,77 pour *D. aginense* de Laugnac, et 0,68 pour *D. aurelianense* d'Artenay (Cerdeño, 1993). Ce rapport montre que l'os est très bas chez *D. massiliae* nov. sp. ; de plus sa hauteur est inférieure à sa largeur, ce qui n'est pas le cas des autres diacérathères sauf *D. aurelianense*. Cette dernière disposition se retrouve chez *Brachyotherium brachypus* d'après Cerdeño (1993).

### 6.3.5. Onciforme

Le spécimen droit FSL 520289 est complet, sauf pour l'apophyse postérieure. La face antérieure est sensiblement plus haute latéralement que médialement ; son bord distal bien bombé ne montre pas de dépression marquée et possède un pan coupé très oblique du côté médial ; le bord latéral est à peu près rectiligne. La face médiale est quadrangulaire. Latéralement il n'y a pas contact entre la facette répondant au pyramidal et celle pour le Mc V.

La largeur antérieure est de 62,5 mm, la hauteur antérieure 42,5 mm. Le rapport h/l est de 0,68 alors qu'il est de 0,80 pour *D. lamilloquense* (Duranthon, 1990) et qu'il atteint en moyenne

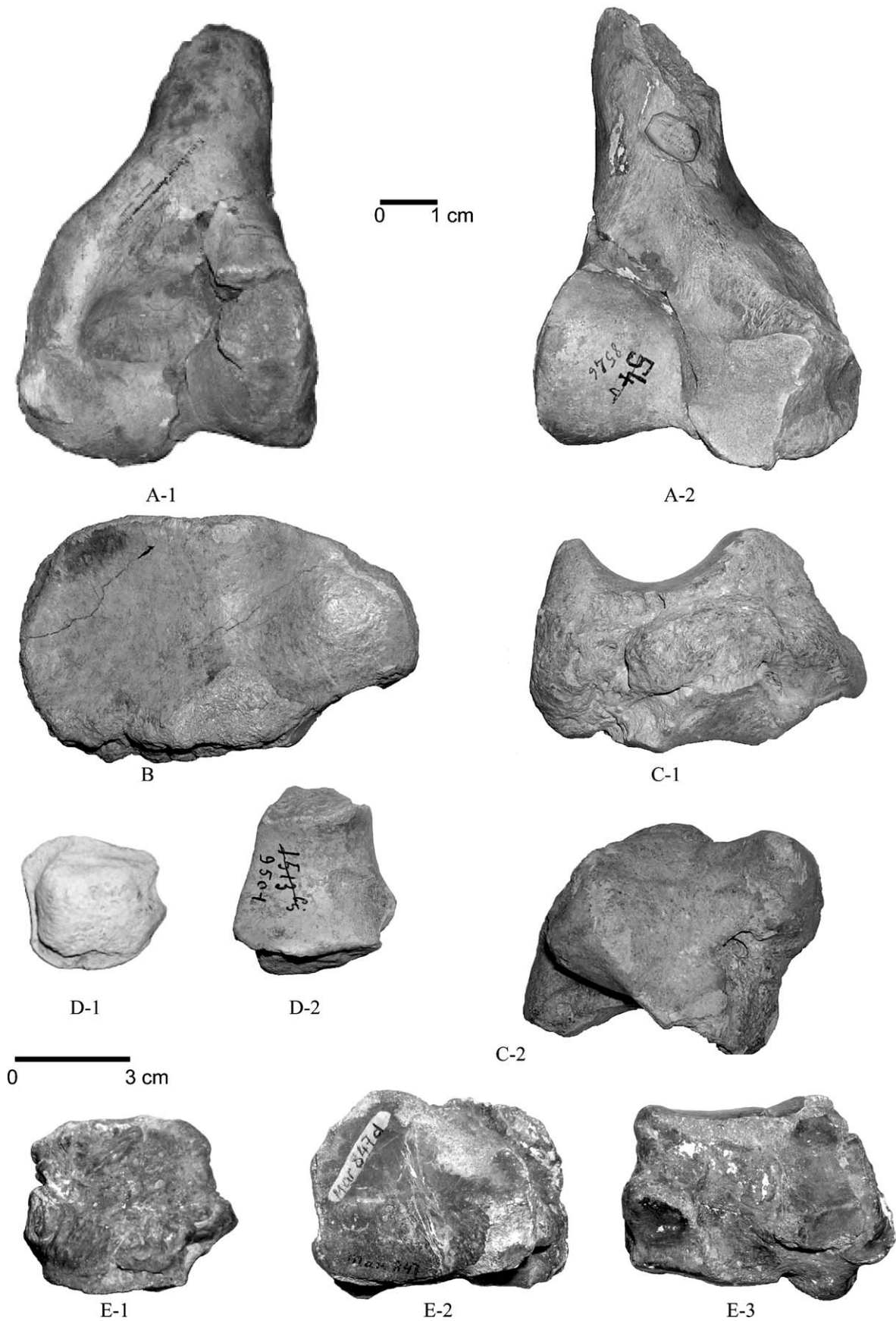


Fig. 10. *Diaceratherium massiliae* n. sp. **A.** Extrémité distale de l'humérus droit FSL 9523, 1, vue postérieure, 2, vue antérieure ( $\times 1/3$ ). **B.** Face proximale du radius FSL 520279-280, Saint-Henri ( $\times 2/3$ ). **C.** Scaphoïde gauche, FSL 520285, Saint-Henri ( $\times 2/3$ ) : 1, vue antérieure, 2, face proximale. **D.** Trapézoïde droit FSL 9501



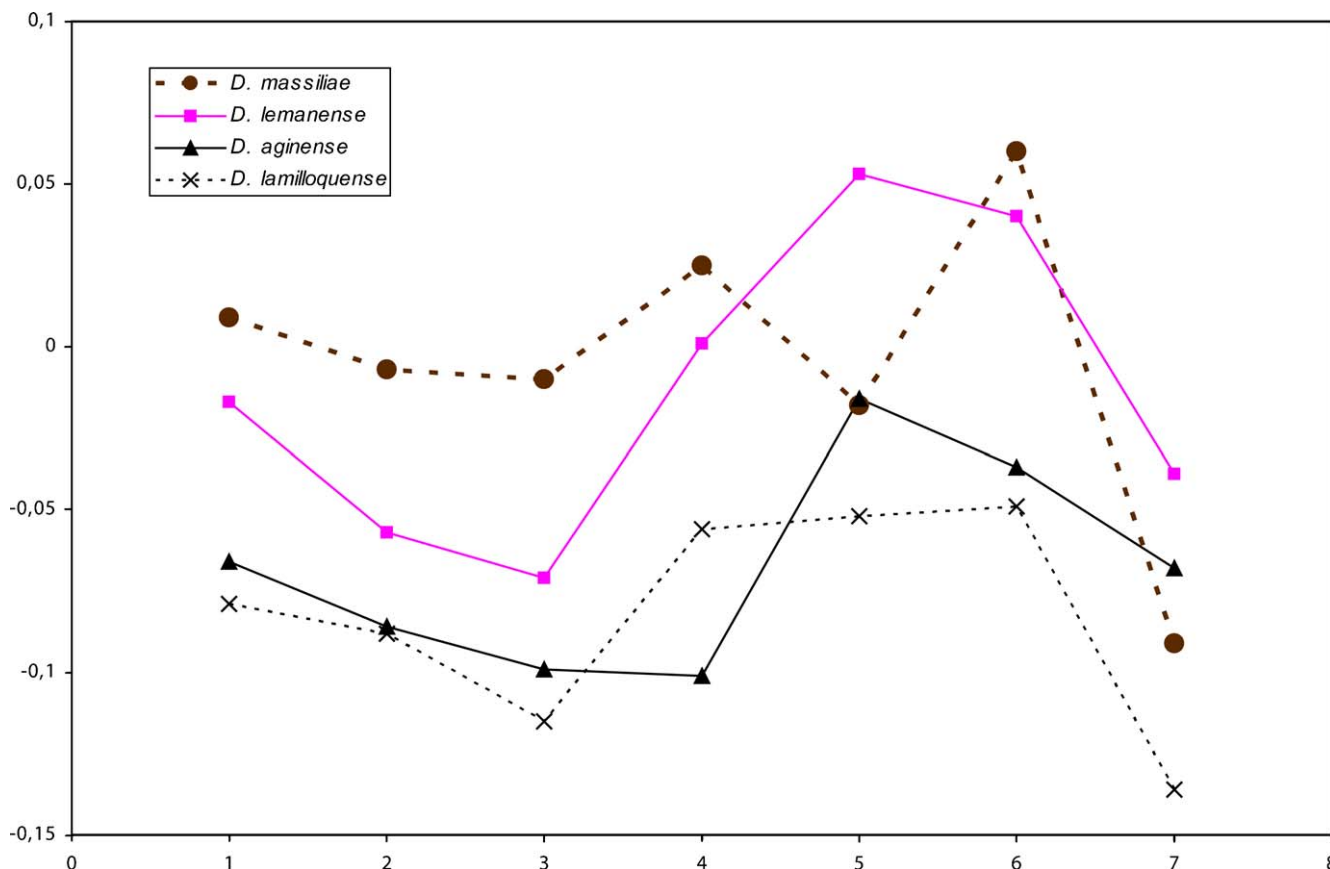


Fig. 11. Diagrammes des rapports des radius ; les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau S5 ; le référentiel est *Diceros bicornis*. Simpson diagram of the radius ; variables are in the same order as in Table S5 ; reference is *Diceros bicornis*.

0,93 pour *D. lemanense* (0,81 à 1,1 ;  $n = 3$ ), 0,76 pour *D. aginense* (0,70 à 0,82 ;  $n = 9$ ) et 0,68 pour *D. aurelianense* (Cerdeño, 1993).

### 6.3.6. Trapézoïde

La face proximale (Fig. 10(D2)) en forme de trapèze s'articule avec le scaphoïde par une facette très concave antéropostérieurement et convexe transversalement, sauf sur le bord antérieur qui est légèrement concave dans sa partie interne (Fig. 10(D)). Elle est plus large en avant qu'en arrière. La face distale occupée par la facette répondant au Mc II est très concave antéropostérieurement et convexe transversalement. La face latérale plate est entièrement occupée par la facette répondant au magnum. Sur la face médiale la surface articulaire pour le trapèze est sub-triangulaire et légèrement concave, elle occupe toute la hauteur de l'os. La face antérieure (Fig. 10(D1)), sub-rectangulaire, est plus large que haute. Une dépression court sur les bords interne et distal.

Les dimensions ( $L \times l \times h$  :  $47 \times 35 \times 29$  ;  $50 \times 38 \times 35$  mm) sont beaucoup plus fortes que celles de *R. filholi* ( $33 \times 28 \times 31$  mm) ; les proportions différentes et la faible

concavité de la face distale de la pièce de Villebramar (Brunet, 1979) interdisent d'attribuer cette pièce à *R. romani* même si ce dernier est de taille plus importante que *R. filholi*.

Chez *D. lamilloquense*, *D. lemanense* et *D. aginense* la hauteur est supérieure à la largeur, alors qu'elle lui est inférieure pour *D. massiliae* nov. sp. Pour *D. aurelianense*, un spécimen d'Artenay présente une hauteur supérieure à la largeur, et c'est le contraire pour un trapézoïde de Neuville (Cerdeño, 1993). Les dimensions chez *D. massiliae* nov. sp. sont comparables à celles du *Brachypotherium brachypus* de Sansan (Guérin, 1980).

### 6.3.7. Mc II

L'épiphyse proximale est endommagée (Tableau S7 ; Fig. 3, 12(A) et 13(A)). La diaphyse, dont les bords en vue antérieure sont sub-parallèles dans la partie supérieure, s'élargit fortement dans la moitié distale.

Ce métapode ne peut être attribué à *R. romani* car il est trop court et trop large. Son indice de robustesse, 25,3, est pratiquement égal à celui des *D. lamilloquense* de Castelmaurou (23,8 d'après Duranthon, 1990) et *D. lemanense* de

( $\times 2/3$ ) : 1, face antérieure, 2, face proximale. E. Cuboïde droit NMB Mar 847b ( $\times 2/3$ ) : 1, face antérieure, 2, face proximale, 3, face médiale.

*Diaceratherium massiliae* n. sp. A. Distal end of the right humerus FSL 9523, 1, posterior view, 2, anterior view ( $\times 1/3$ ). B. Proximal view of the radius FSL 520279-280, Saint-Henri ( $\times 2/3$ ). C. Left scaphoid FSL 520285, Saint-Henri ( $\times 2/3$ ): 1, anterior view, 2, proximal view. D. Right trapezoid FSL 9501 ( $\times 2/3$ ): 1, anterior view, 2, proximal view. E. Right cuboid NMB Mar 847b ( $\times 2/3$ ): 1, anterior view, 2, proximal view, 3, medial view.

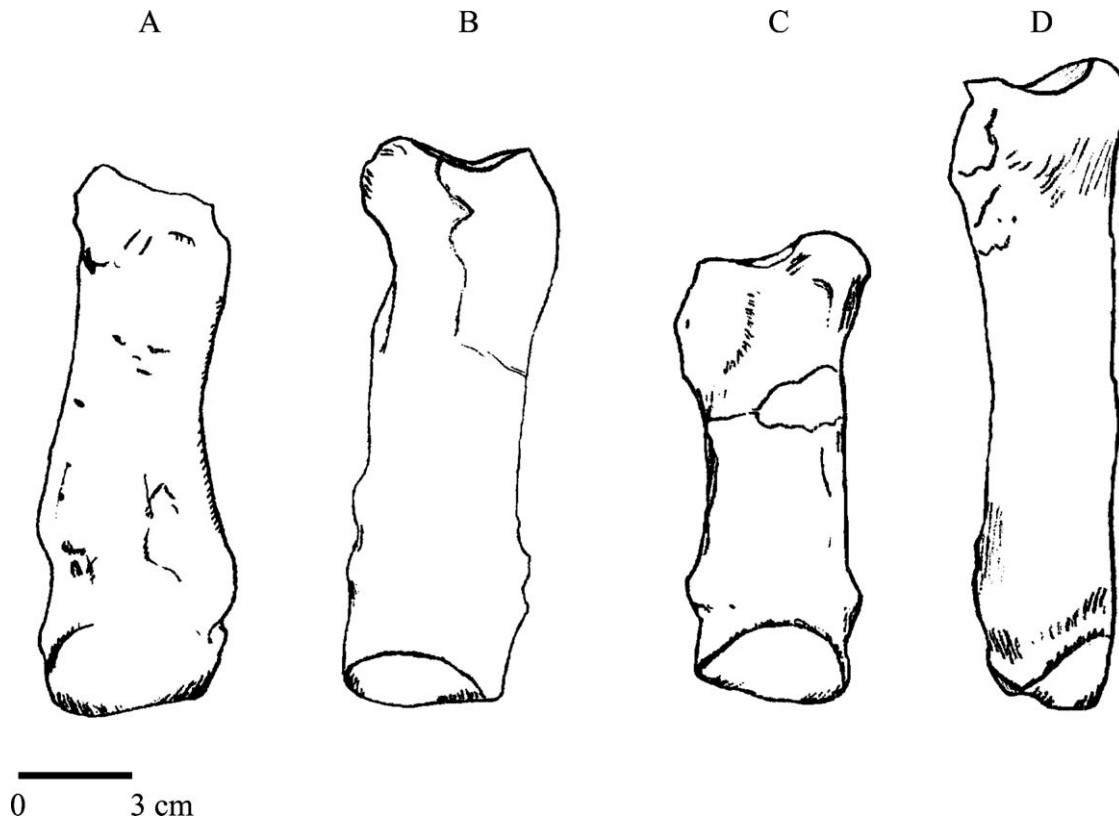


Fig. 12. Le deuxième métacarpien, vue de face. A. *Diaceratherium massiliae* n. sp. n° NMB Mar 847, Saint-André. B. *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. C. *Diaceratherium aginense*, Laugnac. D. *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (d'après Brunet, 1979).  
The second metacarpal, anterior view. A. *Diaceratherium massiliae* n. sp. no. NMB Mar 847, Saint-André. B. *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. C. *Diaceratherium aginense*, Laugnac. D. *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (after Brunet, 1979).

Gannat (24,8 en moyenne,  $n = 3$ ). Il est un peu inférieur à celui de *B. aginense* de Laugnac (compris entre 26,5 et 32, moyenne 28,9,  $n = 6$ ). L'indice est bien plus fort pour *D. tomerdingense* (34,8 d'après Dietrich, 1931) et pour *D. aurelianense* (compris entre 29,5 et 33,5, Cerdeño, 1993).

Le Tableau S7 et la Fig. 3 montrent que pour une longueur de l'os et des dimensions de la diaphyse intermédiaires entre celles des *D. lemanense* et *D. aginense*, l'épiphyse distale est nettement plus large. Les Mc II de *D. lamilloquense* et *D. aginense* sont plus petits que le spécimen de Saint-André et que ceux de *D. lemanense* pour toutes leurs dimensions ; les proportions des quatre espèces sont plutôt analogues, avec de forts diamètres transversaux.

#### 6.3.8. Mc III

L'os est recollé et aplati dorsoventralement ; il manque un morceau latéral et un morceau médial de l'épiphyse distale (Tableau S8; Fig. 4, 13(B) et 14). Sur la face proximale l'articulation pour le magnum est très convexe antéro-postérieurement et concave transversalement. La face latérale très déportée vers l'intérieur porte deux facettes articulaires répondant au Mc IV, séparées par une profonde et large dépression mais pouvant aussi être fusionnées. Celle en contact avec la facette d'articulation pour l'oncifforme est la plus importante : elle est plate avec un contour en triangle arrondi

étiré distalement. L'autre est endommagée ; elle est en contact avec la facette articulaire pour le magnum. Sur la face interne se trouve une petite facette d'articulation pour le Mc II, de forme ovale.

Les facettes d'articulation pour le Mc IV n'ont pas la même forme que celles du *D. lamilloquense* chez qui l'une est étirée en goutte d'eau et l'autre elliptique. Il se rapproche sur ce plan de *D. lemanense* de Gannat. L'articulation proximale est très convexe d'avant en arrière. Les deux facettes proximolatérales sont en contact mais ne sont pas dans le même plan.

La facette d'articulation proximomédiale réniforme est grande. On observe une forte tubérosité antéroproximale sur la diaphyse en position médiale. Elle est bordée latéralement par une dépression. La section de la diaphyse est en demi-ellipse. Les tubérosités à la base de la diaphyse sont très fortes, surtout côté latéral.

Ce métapode est beaucoup trop trapu pour être attribué au genre *Ronzotherium*. Son indice de robustesse (30,5) est supérieur à ceux de *D. lamilloquense* (moyenne 27,9 pour  $n = 3$ , d'après les mesures de Michel, 1983 et Duranthon, 1990), *D. lemanense* (moyenne 28,9 pour  $n = 5$ ), mais inférieur à ceux de *D. aginense* de Laugnac (moyenne 33,7 pour  $n = 4$ ) et de *D. aurelianense* (35,9 pour  $n = 3$ , Cerdeño, 1993).

Le Tableau S8 et la Fig. 4 montrent que l'os est un peu plus long que celui de *D. lemanense*, avec une épiphyse proximale

et, dans sa partie médiane (car elle se réduit distalement), une diaphyse plus large. Le Mc III de *D. aginense* est sensiblement plus court et plus large. Celui de *D. lamilloquense*, guère plus long que *D. aginense*, présente, en plus petit, des proportions plus proches de celles de *D. massiliae* nov. sp.

#### 6.3.9. Mc IV

Sur la face antérieure (Fig. 13(C1)) se trouvent deux tubérosités en position proximale (Tableau S9; Fig. 5, 13(C1–5) et 15(A)). L'articulation proximale (Fig. 13(C5)) est à contour trapézoïdal, avec un bord antérieur régulièrement convexe.

Au sommet de la face antérieure existe une crête qui s'étend médialement et obliquement vers le bas à partir de l'extrémité latérale de l'articulation proximale. Distalement se trouvent deux tubercules sus-articulaires, le latéral étant le plus fort. Sur la face médiale (Fig. 13(C3)) se trouvent deux facettes répondant au Mc III ; l'antérieure semi-elliptique est longue, la postérieure est elliptique et haute. En face latérale (Fig. 13(C4)) existe une facette articulaire répondant au Mc V ; elle est grande, elliptique, allongée d'avant en arrière et située sur la moitié postérieure de l'épiphyse.

Le Tableau S9 et la Fig. 5 montrent que la longueur, les deux diamètres de l'épiphyse proximale et le diamètre antéropostérieur de l'épiphyse distale sont proches de *D. lemanense* alors que la diaphyse est plus large mais moins profonde, et l'épiphyse distale plus large. *D. aginense* et *D. lamilloquense*, pas très éloignés l'un de l'autre, sont plus petits, avec une épiphyse proximale plus étroite et plus profonde.

L'indice de robustesse est 26,9 pour Saint-Henri et 29,5 pour Saint-André. Il est un peu supérieur à celui de *D. lamilloquense* (moyenne 25 pour  $n = 2$  d'après Michel, 1983 et Duranthon, 1990), supérieur aussi à celui de *D. lemanense* (moyenne 22,8 pour  $n = 2$ ). Il est comparable à ceux de *D. aginense* (moyenne 25,5 pour  $n = 6$ ), *D. tomerdingense* (30 d'après Dietrich, 1931) et *D. aurelianense* (moyenne 30 pour  $n = 2$ , Cerdeño, 1993).

#### 6.3.10. Cuboïde

L'apophyse postérieure est réduite (Tableau S11 et Fig. 10(E)). La face médiale (Fig. 10(E3)) possède cinq facettes articulaires : une antérosupérieure arrondie pour le naviculaire, une postérosupérieure elle aussi arrondie et répondant au naviculaire, prolongée par une postéromédiane supérieure qui jouxte une postéromédiane inférieure pour le grand cunéiforme en formant un angle saillant aigu, enfin en position distale une facette antéromédiale concave et arrondie répondant au grand cunéiforme ; le bord supérieur de cette dernière est particulièrement saillant. En face latérale existe une forte coulisse qui se prolonge en face distale et isole la facette articulaire pour le Mt IV. Cette dernière est de forme triangulaire, le côté interne est concave. En face supérieure (Fig. 10(E2)) le bord antérieur est déprimé en son milieu ; la facette astragaliennne est plus étroite que la calcanéenne, et s'étend un peu moins vers l'avant. La face antérieure (Fig. 10(E1)) est pentagonale car son bord médial est en V ; le sommet du V, à peu près au milieu du bord, correspond à la bordure concave de la facette antéromédiale qui répond au grand cunéiforme. Le bord proximal est rectiligne en son milieu

mais à pan coupé à ses extrémités. Le bord distal est faiblement convexe. Les hauteurs médiale et latérale sont sensiblement identiques.

La face antérieure du cuboïde d'un *D. lemanense* de Gannat (ML) a un contour très différent, avec sur son bord médial la bordure de la facette antéromédiale pour le grand cunéiforme convexe et en position beaucoup plus basse.

Le rapport  $h$  ant./ $l$  ant. est 0,80 pour *D. massiliae* nov. sp. Pour *D. aginense* il vaut en moyenne 0,87 ( $n = 6$ ), et pour *D. aurelianense* 0,70 (Cerdeño, 1993). Nous avons vu que pour les ronzothères il est supérieur à 1.

#### 6.3.11. Naviculaire

Il est mal conservé (Tableau S12). Les dimensions sont bien trop grandes pour les espèces connues de l'Oligocène et du Miocène inférieur d'Europe occidentale ; les dimensions de *R. filholi* sont très largement inférieures ( $L \times l$  :  $52 \times 38$  mm, Brunet, 1979) ainsi que celles de *D. lamilloquense* ( $L \times l$  :  $51 \times 42$  mm à La Milloque d'après Michel, 1983 et  $57,4 \times 50,5$  à Castelmaurou selon Duranthon, 1990) et de *D. aginense* ( $L \times l$  :  $59,5 \times 49,5$  mm). Ce sont celles de *D. aurelianense* ( $L \times l$  :  $71,3 \times 52,5$  mm) qui s'en rapprochent le plus.

#### 6.3.12. Mt IV

Le contour de la surface articulaire proximale est à peu près trapézoïdal, son bord antérieur est régulièrement convexe Fig. 6, 13 et 16 (Tableau S14 ; Fig. 6, 13(E1, 2) et 16(A)). Sur la face antérieure il y a une tubérosité proximale latérale assez forte, étirée verticalement. En face médiale il y a deux facettes articulaires pour le Mt III, la plus antérieure est en forme de parallélogramme ; la postérieure est elliptique et séparée de la précédente par une gorge profonde et large, de la face proximale par une gorge peu profonde mais large. La section de la diaphyse est trapézoïdale.

L'indice de robustesse du Mt IV de Saint-André atteint 27,3 ; il est très éloigné de celui de *R. romani* qui est de 12,4 (Emery, 2004). Il est en revanche très proche de celui de *D. lemanense* (21,7 et 28,7) mais l'épiphyse distale est beaucoup plus élargie. Chez *D. aginense* la moyenne est 25,6 pour  $n = 3$ . Chez *D. aurelianense* de Malartic, Unterzolling, Derching, l'indice est en moyenne 32,5 pour  $n = 3$  (Cerdeño, 1993). Curieusement l'indice est beaucoup plus faible (18,9) chez *D. lamilloquense* (Duranthon, 1990).

Les indices de robustesse des métapodes sont tous très proches ou supérieurs à ceux de *D. lemanense*, ils sont par contre très éloignés de ceux de *R. filholi*.

La Fig. 6 montre que, en dépit de proportions assez analogues, la longueur de l'os, les deux dimensions de l'épiphyse proximale et la largeur de la diaphyse sont un peu inférieures à celles de *D. lemanense* alors que la profondeur de la diaphyse et les trois diamètres distaux sont supérieurs. Chez *D. aginense* les proportions sont à peu près les mêmes mais toutes les dimensions sont inférieures. Pour *R. romani*, le Mt IV est le plus long de tous mais il est beaucoup moins trapu, ses proportions sont voisines de celles de *P. albigense* pourtant considérablement plus petit et traduisent comme pour ce



Fig. 13. *Diacatherium massiliae* n. sp. **A.** Mc II droit (NMB Mar 847, Saint-André). Face antérieure. **B.** Mc III gauche (UPM 13667, Les Milles). Face antérieure. **C.** Mc IV gauche, holotype (FSL 520287) : 1, face antérieure, 2, face postérieure, 3, face médiale, 4, face latérale, 5, face proximale. **D.** Mc IV gauche (NMB Mar 863,

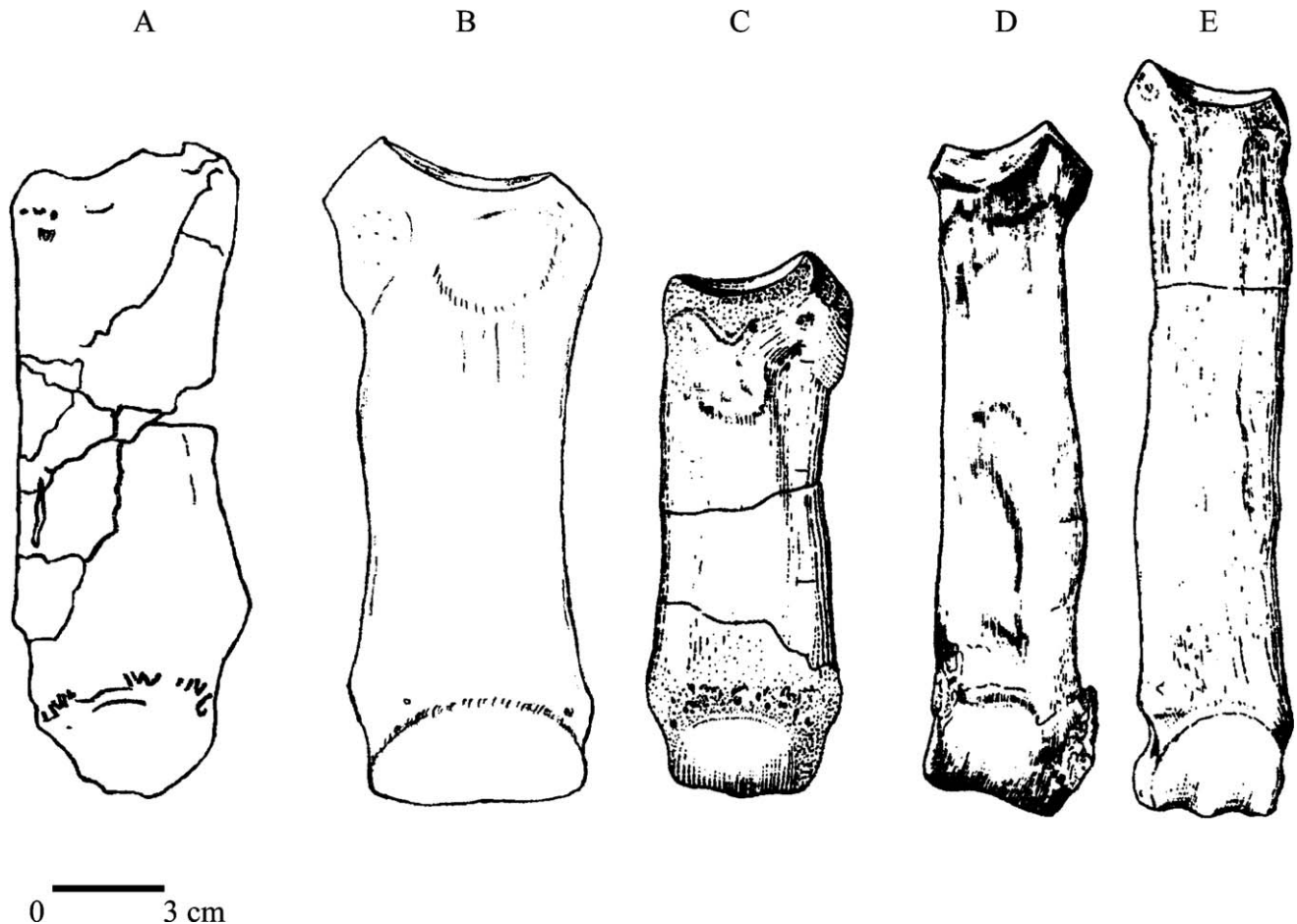


Fig. 14. Le troisième métacarpien, vue de face. **A.** *Diaceratherium massiliae* n. sp. n° UPM 13667, Les Milles. **B.** *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. **C.** *Diaceratherium lamilloquense* Michel, La Milloque (d'après de Bonis, 1973). **D.** *Mesaceratherium paulhiacense* (Richard), Paulhiac (d'après de Bonis, 1973). **E.** *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (d'après Brunet, 1979).  
 The third metacarpal, anterior view. **A.** *Diaceratherium massiliae* n. sp. no. UPM 13667, Les Milles. **B.** *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. **C.** *Diaceratherium lamilloquense* Michel, La Milloque (after de Bonis, 1973). **D.** *Mesaceratherium paulhiacense* (Richard), Paulhiac (after de Bonis, 1973). **E.** *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (after Brunet, 1979).

dernier un type coureur, bien différent des diacérathères, beaucoup plus lourds, aquaphiles, et dont les métapodes tendent à devenir de plus en plus courts et de plus en plus trapus.

#### 6.4. Affinités

Les tendances évolutives dans le genre *Diaceratherium* portent surtout sur la taille générale, les dents jugales et le raccourcissement du segment distal des membres (Brunet, 1979 ; Michel, 1983 ; Cerdeño, 1993). Nous ne disposons à Saint-André/Saint-Henri et aux Milles d'aucune jugale relevant de ce genre, mais avons en revanche un certain nombre d'éléments du squelette postcrânien. L'épiphyse distale de l'humérus, le radius, les trois métacarpiens et le métatarsien IV montrent des tailles et des proportions assez analogues à *D. lemanense*, apparu en MP 30, mais quelque peu différentes de

celles de *D. lamilloquense*, apparu en MP 29. *D. massiliae* nov. sp. est plus proche sur ce plan de *D. aginense* apparu en MN 1. Le rapport des longueurs moyennes du radius avec les métacarpiens montre pour chacun des trois une valeur maximale chez *D. massiliae*, suivi dans l'ordre par *D. aginense*, *D. lemanense* et *D. lamilloquense*. Compte tenu de la période d'apparition de chacune de ces espèces (Tableau 1) il y a clairement tendance au raccourcissement relatif des métapodes entre *D. massiliae* nov. sp. et *D. lemanense*, suggérant une filiation entre ces deux espèces, dont par ailleurs la morphologie est voisine. *D. lamilloquense*, qui paraît avoir des métapodes relativement plus courts et plus graciles que *D. lemanense* alors qu'il est plus ancien, et *D. aginense*, chez qui les métapodes sont relativement plus longs que pour *D. lemanense* alors que l'espèce est plus récente, pourraient appartenir à au moins une lignée différente.

Saint-André). **E.** Mt IV gauche (FSL 520286, Saint-Henri) : 1, face antérieure, 2, face proximale.

*Diaceratherium massiliae* n. sp. **A.** Right Mc II (NMB Mar 847, Saint-André). Anterior view. **B.** Left Mc III (UPM 13667, Les Milles). Anterior view. **C.** Left Mc IV, holotype (FSL 520287) : 1, anterior view, 2, posterior view, 3, medial view, 4, lateral view, 5, proximal view. **D.** Left Mc IV (NMB Mar 863, Saint-André). **E.** Left Mt IV gauche (FSL 520286, Saint-Henri) : 1, anterior view, 2, proximal view.

Par ailleurs la présence de *Diaceratherium* est aussi attestée à Gaimersheim (MP 28). En effet au musée de Munich se trouve un Mt III provenant de Gaimersheim qui s'élargit très fortement dans sa partie distale, avec un indice de 36,2. Cette pièce ne peut être attribuée à aucun des deux rhinocéros (*R. romani* et *Mesaceratherium paulhiacense*) signalés à Gaimersheim. Pour *R. romani* on a un indice de robustesse de 23,3. Pour *M. paulhiacense* l'indice obtenu à partir du matériel de La-Roche-Blanche-Gergovie est de 26,1 (Huguency et al., 1999). Pour deux Mt III de *D. lemanense* de Gannat se trouvant au musée de Bâle, on obtient des indices plus proches mais encore bien inférieurs : 28,6 et 29,4. Par contre, l'indice comme la taille sont compatibles avec le Mt IV de Saint-André. Il semble donc bien que le *Diaceratherium* présent à Saint-André/Saint-Henri et Les Milles soit aussi présent à Gaimersheim.

#### 6.5. Conclusion sur le *Diaceratherium* d'Aix-Marseille

Le *Diaceratherium* de Saint-André, Saint-Henri et Les Milles est donc une espèce nouvelle qui peut être caractérisée comme suit :

Genre *Diaceratherium* Dietrich, 1931.

Espèce : *D. massiliae* nov. sp.

**Diagnose** : *Diaceratherium* de forte taille, plus primitif que les deux espèces oligocènes du même genre connues jusqu'ici

en Europe occidentale, *D. lamilloquense* et *D. lemanense*, mais plus proche anatomiquement et biométriquement de cette dernière. Le radius, plus long que celui de *D. lemanense*, a une épiphyse proximale plus volumineuse, une diaphyse et une épiphyse distale plus larges mais moins profondes. L'ensellure proximale du scaphoïde est remarquablement symétrique. Par rapport à *D. lemanense* les dimensions et proportions des métapodes présentent des analogies mais sont toutefois différentes : le Mc II est plus court, sa diaphyse est plus petite ; le Mc III est un peu plus long, avec une diaphyse plus large et une épiphyse distale plus étroite ; le Mc IV de longueur voisine a une diaphyse plus large et moins profonde et une épiphyse distale bien plus large ; le Mt IV est un peu plus court, avec une diaphyse plus profonde et une épiphyse distale plus volumineuse.

**Locus typicus et stratum typicum** : argiles de Saint-Henri à Marseille (16<sup>e</sup> arrondissement) ; niveau MP 26 dans la biochronologie du Paléogène européen.

**Autres gisements** : Saint-André, Les Milles.

**Derivatio nominis** : de Massilia, nom latin de la ville de Marseille.

**Holotype** : un Mc IV gauche (FSL 520287, Saint-Henri), Fig. 13(C).

**Matériel rapporté** (Fig. 10) : un radius droit (FSL 520279-280, Saint-Henri) ; un scaphoïde gauche (FSL 520285, Saint-Henri) ; trois oncifomes (FSL 520282, Saint-Henri, FSL

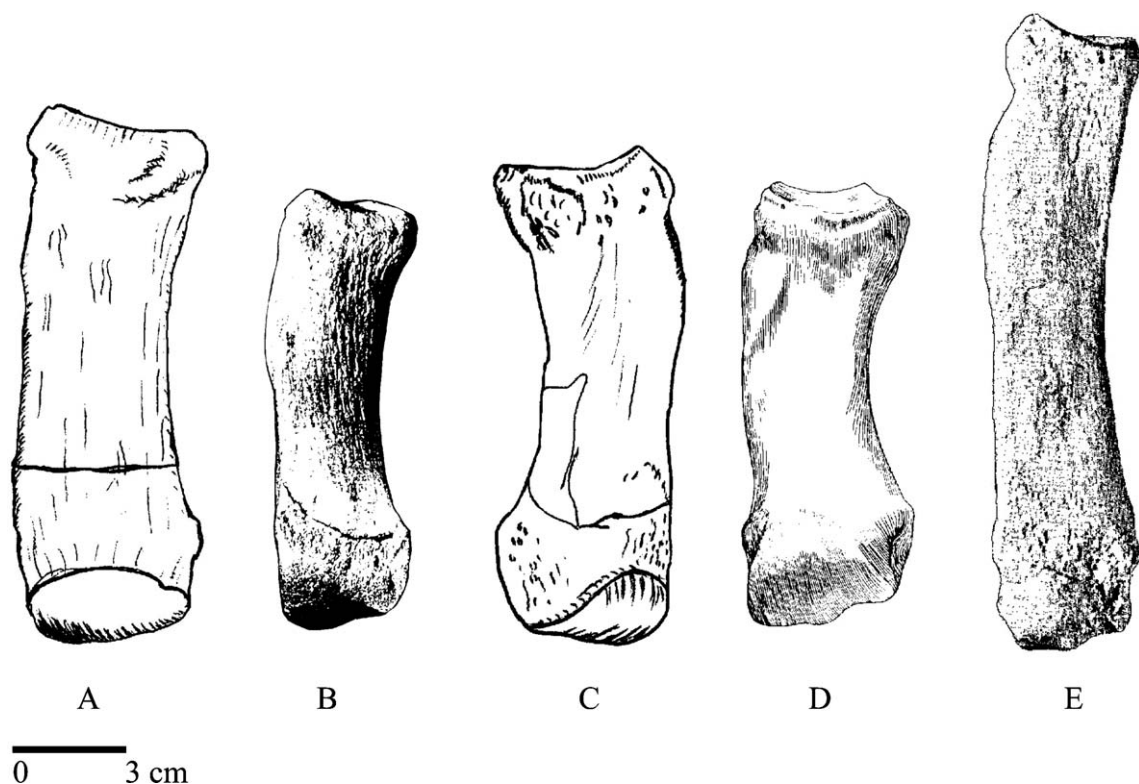


Fig. 15. Le quatrième métacarpien, vue de face. A. *Diaceratherium massiliae* n. sp. n° FSL 520287, Saint-Henri. B. *Diaceratherium lamilloquense* Michel, La Milloque (d'après Michel, 1983). C. *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. D. *D. aginense* (Repelin), Laugnac (d'après de Bonis, 1973). E. *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (d'après Brunet, 1979).

The fourth metacarpal, anterior view. A. *Diaceratherium massiliae* n. sp. no. FSL 520287, Saint-Henri. B. *Diaceratherium lamilloquense* Michel, La Milloque (after Michel, 1983). C. *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. D. *D. aginense* (Repelin), Laugnac (after de Bonis, 1973). E. *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (after Brunet, 1979).

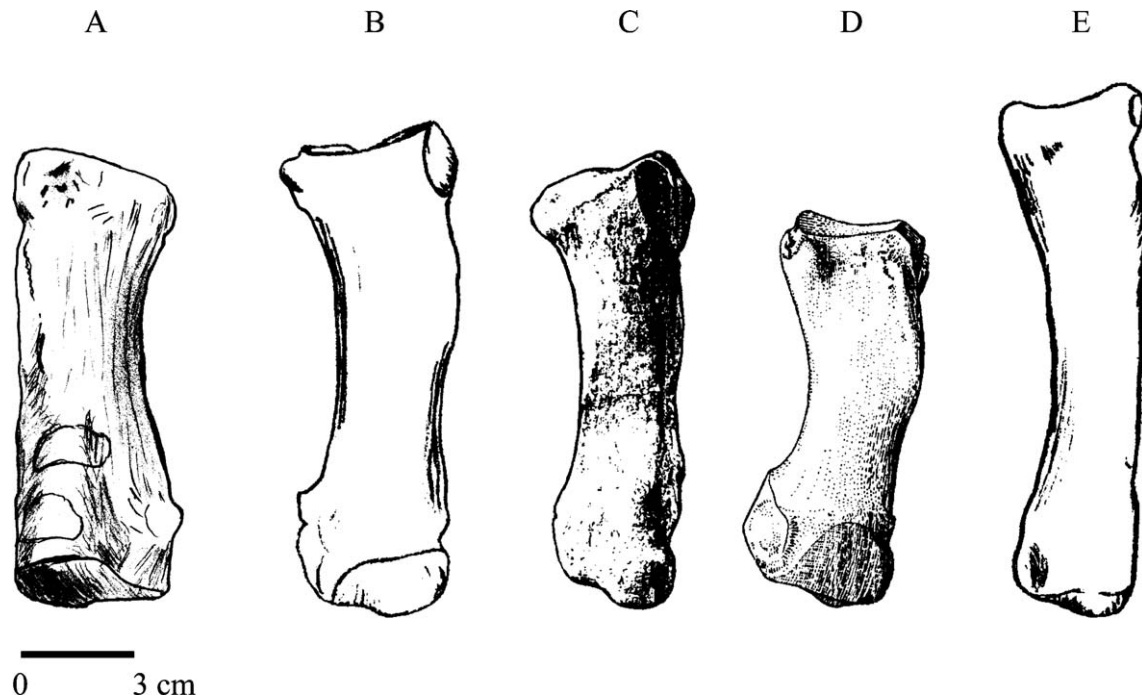


Fig. 16. Le quatrième métatarsien, vue de face. A. *Diaceratherium massiliae* n. sp. n° FSL 520286, St-André. B. *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. C. *Diaceratherium* aff. *lemanense*, Thezels (d'après Michel, 1983). D. *Diaceratherium aginense* (Repelin), Laugnac (d'après de Bonis, 1973). E. *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (d'après Brunet, 1979).

The fourth metatarsal, anterior view. A. *Diaceratherium massiliae* n. sp. no. FSL 520286, St-André. B. *Diaceratherium lemanense* (Pomel), Gannat. C. *Diaceratherium* aff. *lemanense*, Thezels (after Michel, 1983). D. *Diaceratherium aginense* (Repelin), Laugnac (after de Bonis, 1973). E. *Ronzotherium filholi* (Osborn), Villebramar (after Brunet, 1979).

520289, Saint-Henri et NMB Mar 865, Saint-André) ; deux trapézoïdes (droit FSL 9501 et gauche FSL 520283, Saint-Henri) ; un Mc II droit (NMB Mar 847, Saint-André) ; un Mc III gauche (UPM 13667, Les Milles) ; un Mc IV gauche (NMB Mar 863, Saint-André) ; un cuboïde droit (NMB Mar 847 b, Saint-André) ; un naviculaire (NMB Mar 735, Saint-André) ; un Mt IV gauche (FSL 520286, Saint-Henri).

Le matériel est conservé à l'Université Claude-Bernard Lyon-1, au Musée d'Histoire naturelle de Bâle, et à l'Université de Provence-Marseille Saint-Charles (Fig. 15 et 16).

## 7. *Eggysodon* cf. *gaudryi* Rames, 1886

### 7.1. Matériel

Un palais (FSL 9525) portant les D1/-P2/-M3/ droites, et les P3/-M2/ gauches très abîmées sauf M2/. L'origine exacte de cette pièce n'est pas connue.

### 7.2. Description

#### 7.2.1. D1/

Nous considérons qu'il s'agit d'une D persistante du fait de la minceur de son émail (Tableau S17 et Fig. 17). Le parastyle est puissant et avancé, suivi d'un sillon vertical ; le pli du paracône est large, celui du métacône est plus étroit. La dent ne possède pas de protolophe. Le protocône et l'hypocône sont reliés. On observe un très petit crochet et un embryon de crista.

La postfossette, peu profonde, est ouverte en arrière. Le cingulum labial, fort et continu, remonte très haut vers l'arrière. Le cingulum lingual est lui aussi très fort et continu.

Chez *E. pomeli* la D1/ paraît dépourvue de postfossette, et n'a pas de parastyle net ; il n'y a pas de protolophe et le protocône est isolé. La D1/ de *E. gaudryi* est plus proche de ce point de vue du spécimen marseillais.

#### 7.2.2. Prémolaires P2/ à P4/

Elles ont une muraille interne complète et déprimée entre le protocône et l'hypocône. Le cingulum interne est fort et continu. Le cingulum labial faible mais continu sur P2/ remonte très haut antérieurement et postérieurement ; il est très faible sur P3/ et P4/. Le parastyle dirigé vers l'avant est bas et bien marqué ; le sillon le séparant du pli du paracône est peu profond et s'élargit vers la table d'usure. Les plis du paracône et du métacône sont d'égale importance. La largeur postérieure de la P4/ est de 30 mm, valeur nettement plus faible que la largeur antérieure qui est de 33,5 mm.

Chez *E. gaudryi* la muraille interne de P4/ est déprimée, mais pas sur la P2/ ; nous n'avons pas disposé de P3/ de cette espèce. Chez *E. pomeli* il n'y a pas de dépression sur la muraille interne des prémolaires.

#### 7.2.3. Molaires

Le parastyle est bas, fort et étiré vers l'avant pour M1/ et M2/ ; le sillon vertical qui le sépare du pli du paracône est étroit. Le pli du paracône est large et fort, le pli du métacône est faible.

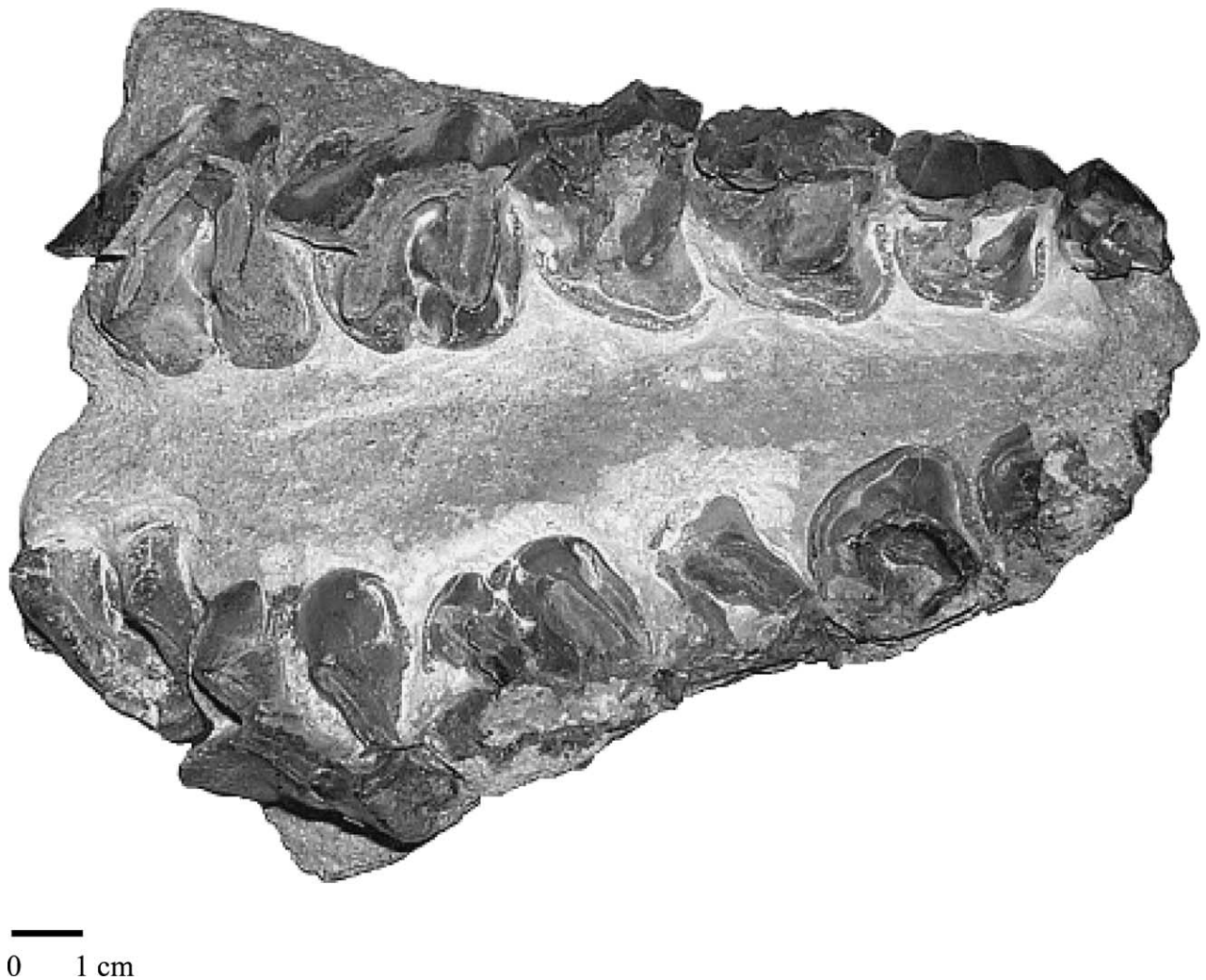


Fig. 17. *Eggysodon* cf. *gaudryi*. Palais FSL 9525. Vue occlusale.  
*Eggysodon* cf. *gaudryi*. Palate with tooth rows FSL 9525. Occlusal view.

La partie postérieure de l'ectolophe est étirée vers l'arrière et l'extérieur. Il n'y a pas de cingulum labial ni de cingulum lingual. Sur M2/ le cingulum postérieur est encoché au niveau de la postfossette, cette dernière étant peu profonde. L'étranglement du protocône est aussi net en avant qu'en arrière pour M1/, alors que pour la M2/ il est faible antérieurement et fort postérieurement. Il existe un faible étranglement sur la face antérieure de l'hypocône de la M1/ et de la M2/. La vallée médiane est plus ouverte aux M2/ qu'aux M1/.

La M2/ est bien plus large en avant (36 mm) qu'en arrière (30 mm).

La M3/ triangulaire ne possède pas de pli interne d'émail, son protocône est très étranglé sur sa face postérieure.

Chez *E. pomeli* et *E. gaudryi* le sillon séparant parastyle et pli du paracône est plus large.

#### 7.2.4. Affinités

Il est probable que le spécimen provienne de Saint-André ou Saint-Henri ; son état de conservation n'autorise pas une détermination spécifique, mais il apparaît proche de *E. gaudryi*.

Les jugales supérieures de *E. magnum* sont nettement plus rectangulaires et plus larges. Les prémolaires de *P. albigense* sont bien plus molarisées.

Le genre *Eggysodon* est connu de MP 21 à MP 30 (Ühlig, 1999) ; l'espèce *E. gaudryi* est attestée de MP 24 à MP 28. Les dimensions des jugales sont trop grandes pour rapporter la pièce à *E. osborni*, espèce connue de MP 21 à MP 26 ou 27.

#### 8. Conclusion générale

Trois espèces de Rhinocerotoides se trouvent à Saint-André et Saint-Henri : *P. albigense*, *R. romani*, *D. massiliae* nov. sp. et il y existe peut-être une quatrième, *Eggysodon* cf. *gaudryi*. Les trois premières existent aussi aux Milles. Seules les deux premières étaient connues jusqu'ici dans les trois sites.

Les collections lyonnaises contiennent parmi les restes de Saint-André et Saint-Henri un palais avec ses rangées dentaires assez mal conservées, sans précision de gisement, que nous attribuons à *Eggysodon* cf. *gaudryi*. L'espèce, encore jamais



signalée dans le site, est cependant connue dans une demi-douzaine de gisements en Europe occidentale pendant la période correspondante ; sa découverte n'apporte donc rien de bien nouveau en dehors d'un enrichissement probable de la liste faunique.

*P. albigense* est un petit rhinocéros coureur aux métapodes allongés et graciles, connu jusqu'ici dans moins d'une dizaine de gisements oligocènes. Il est représenté aux Milles par quatre dents isolées et deux fragments de mandibules. Il est bien plus abondant à Marseille, avec trois crânes ou grands fragments crâniens (portant des dents) tous mal conservés, 11 fragments de mandibules avec des dents, 42 dents isolées (4 incisives inférieures, 28 jugales supérieures, 10 jugales inférieures), huit épiphyses d'os longs, 12 carpiens et tarsiens, cinq extrémités proximales de métapodes, six phalanges ; s'y ajoutent deux mains et un pied incomplets regroupant deux scaphoïdes, cinq métacarpiens, un astragale, un cuboïde et deux métatarsiens, tous à peu près intégralement conservés. Les pièces isolées les mieux préservées, les mains et le pied, constituent des spécimens intéressants car si *P. albigense* est relativement bien connu par son crâne, ses dents et tous ses os postcrâniens, le nombre de fossiles disponibles dans les collections est toujours très réduit et il est bien difficile d'avoir une idée de sa variabilité individuelle ; tout os complet est donc utile car il permet d'accroître notre connaissance de l'espèce.

*R. romani* est un grand rhinocéros coureur aux prémolaires supérieures primitives et à la main tétradactyle, connu dans une douzaine de gisements de l'Oligocène supérieur. Il est représenté à Marseille par un ensemble crâne (complètement écrasé) et mandibule portant tous deux les rangées dentaires correspondantes, trois mandibules plus ou moins fragmentaires avec rangées dentaires, un fragment de rangée dentaire supérieure, 31 dents isolées (6 incisives et 11 jugales supérieures, 2 incisives et 12 jugales inférieures), une épiphyse de fémur, deux tarsiens et 15 phalanges. Aux Milles on connaît trois mandibules plus ou moins fragmentaires avec leurs rangées dentaires, quatre dents isolées (deux incisives supérieures, une prémolaire supérieure, une prémolaire inférieure), et une omoplate. On notera la rareté des restes postcrâniens, par ailleurs très mal connus dans l'espèce puisque seuls quatre de ses os ont été décrits jusqu'à présent : l'humérus, l'astragale, le Mt III et le Mt IV. La découverte de restes inédits est donc encore plus importante pour la connaissance de *R. romani* qu'elle ne l'est pour *P. albigense* ; nous avons pu décrire ainsi, pour la première fois dans cette espèce, l'omoplate, le cuboïde et le grand cunéiforme. Enfin, pour la première fois et aussi bien à Saint-André et Saint-Henri qu'aux Milles, les genres *Ronzotherium* et *Diaceratherium* sont découverts dans le même site.

C'est toutefois la découverte du nouveau *D. massiliae* qui constitue notre résultat principal. Ce grand rhinocéros graviportal aux métapodes relativement courts est représenté aux Milles par un métacarpien médian, et à Saint-André et Saint-Henri par une incisive inférieure isolée, deux extrémités distales d'humérus, un radius complet, un scaphoïde, trois oncostyles, deux trapézoïdes, un Mc II, deux Mc IV, un

cuboïde, un naviculaire et un Mt IV, les quatre métapodes marseillais étant complets.

Jusqu'à présent le genre *Diaceratherium* comptait cinq espèces européennes, *D. lamilloquense* de l'Oligocène supérieur (niveau MP 29), *D. lemanense* de l'Oligocène terminal et du Miocène inférieur (MP 30, MN 1 et 2), *D. aginense* du Miocène inférieur (MN 1 et 2), *D. tomerdingense* du Miocène inférieur (Aquitainien de Souabe), et *D. aurelianense* du Miocène moyen (MN 3 et 4). On considérait que ces espèces constituaient une série évolutive avec, notamment, un raccourcissement progressif des métapodes. Le genre apparaissait dans le niveau MP 29. Sa découverte à Marseille et aux Milles, dans des niveaux d'âge MP 26, vieillit donc sensiblement la date d'arrivée de *Diaceratherium* en Europe. De plus, c'est avec *D. lemanense* que *D. massiliae* nov. sp. semble présenter le plus d'affinités : la taille et les proportions des cinq os longs complets (le radius et quatre métapodes) sont voisines, alors qu'elles sont différentes chez *D. lamilloquense*, pourtant plus proche de lui dans le temps. Toutefois, relativement, les métapodes de *D. lemanense* ne sont pas beaucoup plus courts que ceux de *D. massiliae* nov. sp. Tout se passe donc comme si *D. massiliae* nov. sp. et *D. lemanense* constituaient une même lignée, aboutissant probablement à *D. aurelianense* ; dans cette hypothèse *D. lamilloquense*, dont les métapodes aux proportions différentes sont relativement plus courts que ceux de *D. lemanense* pourtant plus récent, et *D. aginense*, dont les métapodes, relativement plus longs, ont des proportions voisines de celles de *D. lamilloquense*, constitueraient une lignée différente, ce qui expliquerait que *D. lemanense* et *D. aginense* aient été partiellement contemporains. La découverte de *D. massiliae* nov. sp. apporte donc une perspective nouvelle sur la phylogénie des *Diaceratherium* européens.

Par ailleurs, tous les auteurs s'accordent pour prêter aux *Diaceratherium* des mœurs aquaphiles ; la présence du genre dans trois sites du niveau MP 26 témoigne donc d'un environnement assez humide dans les bassins de Marseille et d'Aix-en-Provence à cette époque.

## Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement toutes les personnes qui nous ont facilité l'accès aux collections dont ils sont responsables : A. Prieur de l'Université Claude-Bernard Lyon-1, B. Engesser du Musée d'Histoire naturelle de Bâle, Y. Dutour du Musée d'Histoire naturelle d'Aix-en-Provence, J. Philip de l'Université de Provence-Marseille St-Charles, D. Berthet du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, S. Pichard du Musée d'Histoire naturelle de Marseille, E. Ladier du Musée d'Histoire naturelle de Montauban et D. Devynck du Musée Toulouse-Lautrec d'Albi.

## Annexe A. Matériel supplémentaire

Les tableaux supplémentaires S1 à S17 associés à cet article peuvent être téléchargés à l'adresse [doi:10.1016/j.geobios.2008.10.009](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2008.10.009).

## Références

- Antoine, P.O., 2002. Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Perissodactyla). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188, 1–359.
- Antoine, P.O., Ducrocq, S., Marivaux, L., Chaimanee, Y., Crochet, J.Y., Jaeger, J.J., Welcomme, J.L., 2003a. Early rhinocerotids (Mammalia: Perissodactyla) from South Asia and a review of the Holarctic Paleogene rhinocerotid record. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40, 365–374.
- Antoine, P.O., Duranthon, F., 1997. Découverte de *Protaceratherium minutum* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le gisement orléanien (MN 4) de Montréal-du-Gers (Gers). *Annales de Paléontologie* 83, 201–213.
- Antoine, P.O., Brunet, M., 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 10. Perissodactyla: Allaceropinae et Rhinocerotidae. *Palaeontographica* 236, 177–190.
- de Bruijn, H., Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P., Morales, J., 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26, 65–118.
- Brunet, M., 1979. Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Éocène-Oligocène en Europe. *Fondation Singer-Polignac*, Paris.
- Brunet, M., de Bonis, L., Michel, P., 1987. Les grands Rhinocerotidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe occidentale : intérêt biostratigraphique. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10, 59–66.
- Brunet, M., Hugué, M., Jehenne, Y., 1981. Cournon-les-Soumérois : un nouveau site à vertébrés d'Auvergne ; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. *Geobios* 14, 323–359.
- Cerdeño, E., 1989. Revisión de la sistemática de los rinocerontes del Neógeno de España. Tesis Doctorado Universidad Complutense de Madrid (inédit).
- Cerdeño, E., 1993. Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène moyen de France. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 15, 25–77.
- Cerdeño, E., 1995. Cladistic analysis of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum Novitates* 3143, 1–25.
- Dietrich, W.O., 1931. Neue Nashornreste aus Schwaben (*Diaceratherium tomerdingensis* n. g. n. sp.). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 6, 201–223.
- Duranthon, F., 1990. Étude paléontologique (Rongeurs, Anthracothériidés, Rhinocerotidés) de la molasse toulousaine (Oligo-Miocène). *Biostratigraphie et implications géodynamiques*. Mémoire de l'École Pratique des Hautes Études, Montpellier (inédit).
- Emery, E., 2004. Le gisement de Rickenbach (canton de Soleure, Oligocène) : étude paléontologique des grands mammifères et état actuel du bio-géotope. Travail de diplôme (inédit).
- Ginsburg, L., de Broin, F., Crouzel, F., Duranthon, F., Escuillé, F., Juillard, F., Lassaube, S., 1991. Les vertébrés du Miocène inférieur de Barbotan-les-Therms (Gers). *Annales de Paléontologie* 77, 161–216.
- Ginsburg, L., Hugué, M., 1987. Les mammifères terrestres des sables stampiens du Bassin de Paris. *Annales de paléontologie* 73, 83–134.
- Ginsburg, L., Huin, J., Locher, J.-P., 1981. Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4<sup>e</sup> série, 3, 4, 345–361.
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 79, 1–1185.
- Guérin, C., 1989. La famille des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) : systématique, histoire, évolution, paléocologie. *Cranium* 6, 3–14.
- Heissig, K., 1969. Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 138, 1–133.
- Heissig, K., 1973. Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). *Säugetierkunde Mitteilungen* 21, 25–30.
- Heissig, K., 1999. Family Rhinocerotidae. In: Röessner, G.E., Heissig, K. (Eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Dr Pfeil, Munich, pp. 175–188.
- Hugué, M., 1997. Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur du centre de la France : synthèse réactualisée. In: Aguilar, J.P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études*, Montpellier 21, pp. 417–430.
- Hugué, M., Guérin, C., 1981. La faune de mammifères de l'Oligocène moyen de Saint-Menoux (Allier). 2<sup>e</sup> partie : Marsupiaux, Chiroptères, Carnivores, Périssodactyles, Artiodactyles (*Mammalia*). *Revue scientifique du Bourbonnais, Moulins*, 52–71.
- Hugué, M., Poidevin, J.L., Bodergat, A.-M., Caron, J.B., Guérin, C., 1999. Des mammifères de l'Aquitainien inférieur à La Roche-Blanche-Gergovie (Puy-de-Dôme, France) révélateurs de l'activité postoligocène du rift en Limagne de Clermont. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 328, 847–852.
- Hugué, M., Truc, G., 1976a. Découvertes récentes de mammifères et de mollusques dans des formations d'âge oligocène terminal et aquitainien du SE de la France ; comparaison avec les gisements déjà connus dans la même région. *Geobios* 9, 359–362.
- Hugué, M., Truc, G., 1976b. Corrélations stratigraphiques et paléogéographiques des formations marines et continentales à la limite Oligocène-Miocène dans le SE de la France. *Geobios* 9, 363–365.
- Marivaux, L., Chaimanee, Y., Yamee, C., Srisuk, P., Jaeger, J.J., 2004. Discovery of *Fallomus ladakhensis* Nanda et Sahni, 1998 (Mammalia, Rodentia, Diatomyidae) in the lignites of Nong Ya Plong (Petchaburi Province, Thailand): systematic, biochronological and paleoenvironmental implications. *Geodiversitas* 26, 493–507.
- Mein, P., 1999. European Miocene Mammal Biochronology. In: Röessner, G.E., Heissig, K. (Eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Dr Pfeil, Munich, pp. 25–36.
- Michel, P., 1983. Contribution à l'étude des Rhinocerotidés oligocènes : (La Milloque ; Thezels ; Puy-de-Vaurs). Thèse de 3<sup>e</sup> cycle Université de Poitiers (inédit).
- Nury, D., 1990. L'Oligocène de Provence méridionale. Stratigraphie, dynamique sédimentaire, reconstitutions paléogéographiques. *Documents du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 163, 1–418.
- Nury, D., Raynaud, S., 1986. Étude tectono-sédimentaire du fossé oligocène de Marseille (Bouches-du-Rhône). *Évolution postérieure*. *Géologie de la France* 4, 377–397.
- Prothero, D.R., 2005. *The evolution of North American Rhinoceroses*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prothero, D.R., Guérin, C., Manning, E., 1989. The History of the Rhinocerotidae. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*. IVth Theriological Congress, Edmonton, Alberta, 1985. Oxford University Press, New York, pp. 321–340.
- Prothero, D.R., Schoch, R.M., 1989. Classification of the Perissodactyla. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*. IVth Theriological Congress, Edmonton, Alberta, 1985. Oxford University Press, New York, pp. 530–537.
- Repelin, J., 1916. Sur l'âge des dépôts oligocènes des Bassins d'Aix et de Marseille et, en particulier, des argiles des Milles et des lignites de Saint-Zacharie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 163, 100.
- Repelin, J., 1917. Études paléontologiques dans le sud-ouest de la France (Mammifères). *Les Rhinocerotidés de l'Aquitainien de l'Agenais*

- (Laugnac). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille* 16, 1–45.
- Roman, F., 1911. Les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 11, 1–92.
- Roman, F., 1924. Contribution à l'étude de la faune de mammifères des Littorinenkalk (Oligocène supérieur) du bassin de Mayence. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 7, 1–54.
- Saraç, G., 2003. Discovery of *Protaceratherium albigense* (Rhinocerotidae, Mammalia) in Oligocene coastal deposits of Turkish Thrace. *Deinsea* 10, 509–517.
- Schmidt-Kittler, N., (Ed.), 1987. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, February 18th–21st 1987. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10, 1–312.
- Spillmann, F., 1969. Neue Rhinocerotiden aus den oligozänen Sanden des Linzer Beckens. *Jahrbuch des Oberösterreichischen Musealvereines* 114, 201–254.
- Ühlig, U., 1999. Die Rhinocerotidea (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern. *Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften, München, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Neue Folge* 170, 1–254.
- Wall, W.P., 1989. 17. The phylogenetic history and adaptative radiation of the Amarynodontidae. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *The evolution of Perissodactyls*. Clarendon Press, Oxford University Press, pp. 341–354.



***Diaceratherium massiliae* nov. sp. des argiles oligocènes de Saint-André et Saint-Henri à Marseille et de Les Milles près d'Aix-en-Provence (SE de la France), premier grand Rhinocerotidae brachypode européen**

***Diaceratherium massiliae* nov. sp. from the Oligocene clays of Saint-André and Saint-Henri in Marseille and Les Milles near Aix-en-Provence (South Eastern France), the first European large brachypod Rhinocerotidae**

Bernard Ménouret, Claude Guérin

Article publié dans : *Geobios*  
(<http://www.sciencedirect.com/science/journal/00166995>)

**Matériel supplémentaire**

**Tableau S1** : Dimensions des jugales supérieures de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S1**: *Measurements of the upper cheek teeth of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).*

**Tableau S2** : Dimensions des jugales inférieures de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S2**: *Measurements of the lower cheek teeth of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).*

**Tableau S3** : Dimensions des scapulas de *Protaceratherium albigense* et de *Ronzotherium romani* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S3**: *Measurements of the scapulae of Protaceratherium albigense and Ronzotherium romani from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).*

**Tableau S4** : Dimensions des humérus de *Protaceratherium albigense* et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille).

**Table S4**: *Measurements of the humeri of Protaceratherium albigense and Diaceratherium massiliae n. sp. from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille).*

**Tableau S5** : Dimensions des radius de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-Henri.

**Table S5**: *Measurements of the radii of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Diaceratherium massiliae n. sp. of Saint-Henri.*

**Tableau S6** : Dimensions des scaphoïdes de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-Henri.

**Table S6**: *Measurements of the scaphoids of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Diaceratherium massiliae n. sp. of Saint-Henri.*

**Tableau S7** : Dimensions des Mc II de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-André.

**Table S7**: *Measurements of the second metacarpals of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Diaceratherium massiliae n. sp. of Saint-André.*

**Tableau S8** : Dimensions des Mc III de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-André / Saint-Henri et Les Milles.

**Table S8**: *Measurements of the third metacarpals of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Diaceratherium massiliae n. sp. of Saint-André / Saint-Henri and Les Milles.*

**Tableau S9** : Dimensions des Mc IV de *Protaceratherium albigense* et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille).

**Table S9**: *Measurements of the fourth metacarpals of Protaceratherium albigense and Diaceratherium massiliae n. sp. from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille).*

**Tableau S10** : Dimensions des astragales de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André (Marseille).

**Table S10**: *Measurements of the astragali of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André (Marseille).*

**Tableau S11** : Dimensions des cuboïdes de *Protaceratherium albigense* de Saint-André, de *Ronzotherium romani* de Saint-André et Saint-Henri et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-André (Oligocène supérieur, Marseille).

**Table S11**: *Measurements of the cuboids of Protaceratherium albigense from Saint-André, of Ronzotherium romani from Saint-André and Saint-Henri and of Diaceratherium massiliae n. sp. from Saint-André (Upper Oligocene, Marseille).*

**Tableau S12** : Dimensions des naviculaires de *Protaceratherium albigense* de Saint-André et Saint-Henri et de *Diaceratherium massiliae* nov. sp. de Saint-André (Oligocène supérieur, Marseille).

**Table S12:** *Measurements of the naviculars of Protaceratherium albigense from Saint-André and Saint-Henri and of Diaceratherium massiliae nov. sp. from Saint-André (Upper Oligocene, Marseille).*

**Tableau S13 :** Dimensions des Mt II et Mt III de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille).

**Table S13:** *Measurements of the second and third metatarsals of Protaceratherium albigense from Saint-André and Saint-Henri (Upper Oligocene, Marseille).*

**Tableau S14 :** Dimensions des Mt IV de *Protaceratherium albigense* de Saint-André et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-Henri (Oligocène supérieur, Marseille).

**Table S14:** *Measurements of the fourth metatarsals of Protaceratherium albigense from Saint-André and of Diaceratherium massiliae n. sp. from Saint-Henri (Upper Oligocene, Marseille).*

**Tableau S15 :** Dimensions des jugales supérieures de *Ronzotherium romani* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S15:** *Measurements of the upper cheek teeth of Ronzotherium romani from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).*

**Tableau S16 :** Dimensions des jugales inférieures de *Ronzotherium romani* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S16:** *Measurements of the lower cheek teeth of Ronzotherium romani from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).*

**Tableau S17 :** Dimensions des jugales supérieures de l'*Eggysodon* cf. *gaudryi* de Saint-André et Saint-Henri (Oligocène supérieur, Marseille), comparées avec *Eggysodon osborni* de Möhren 13, Weissenburg, Haag, Kleinblauen et des Phosphorites du Quercy, avec *Eggysodon gaudryi* des Phosphorites du Quercy et avec *Eggysodon pomeli* de Gannat. Mesures d'après Ühlig (1999) et Becker (2003) pour *Eggysodon osborni* et *Eggysodon gaudryi*.

**Table S17:** *Measurements of the upper cheek teeth of Eggysodon cf. gaudryi of Saint-André and Saint-Henri (Upper Oligocene, Marseille), compared with Eggysodon osborni of Möhren 13, Weissenburg, Haag, Kleinblauen and the phosphorites du Quercy, with Eggysodon gaudryi from the phosphorites du Quercy and with Eggysodon pomeli from Gannat. Measurements after Ühlig (1999) and Becker (2003) for Eggysodon osborni and Eggysodon gaudryi.*

**Tableau S1** : Dimensions des jugales supérieures de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S1**: Measurements of the upper cheek teeth of *Protaceratherium albigense* from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).

<i>P. albigense</i>		H UPM 20028g-d	H FSL 8543g-d	H FSL 8550-51	H FSL 8553	H FSL 8558-59	A FSL 8486g-d
P2/	L	21-20	/-21,5	24,5			20,5-20,5
	l	26,5-26	/-28,5	26,5			25,5-26,5
P3/	L	24-23,5	/-24	25,5			/-22
	l	32-31,5	/-35	31,5			/-29
P4/	L	26-26	26-26,5				28,5
	l	34,5-34,5	36,5-36				33,5
M1/	L	26-27,5	31,5-32				/-27
	l	34,5-35	37-36				/-32,5
M2/	L	34,5-32	35-35		35		33-32
	l	36,5-34,5	39-40		36		/-35,5
M3/	L abs.	36-36,5	38,5-38	39		37,5	/-38,5
	L anat.	31-32	31-31	31		29	/-28,5
	l anat.	33-35	35,5-36	34		35	/-33,5

<i>P. albigense</i>		A MB Mar 698	A MB Mar 354a	H FSL 8563	AH FSL 8863	AH FSL 9444	LM MHNA 1979-10	LM MHNA 1979-11	LM MNHN
P2/	L		24-24	24					
	l		25,5-25,5	25					
P3/	L	23,5-23,5				27			
	l	26,5-26,5				32,5			
P4/	L								
	l								
M1/	L	34,5	33						
	l	31,5	33,5						
M2/	L	37-37,5	35		33				
	l	36-36	36-36		36,5				
M3/	L abs.		38,5-37,5				37,5	39,5	38
	L anat.		32-31,5				31		30,5
	l anat.	36-36							35



**Tableau S2** : Dimensions des jugales inférieures de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S2**: Measurements of the lower cheek teeth of *Protaceratherium albigense* from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).

<i>P. albigense</i>		H FSL 8544g-d	H FSL 8809	H UPM 20033	H UPM	H UPM 13726	H ML H108	A FSL 8486g-d	A FSL 8822	A FSL 8808
P/2	L		22,5	20,5				22-22		
	I		14	12				14-15		
P/3	L			25				23-24		
	I	/-16		16				16-16		
P/4	L	/-25,5		28				26,5-25		
	I	/-17,5						/-19		
M/1	L	29-29		29	29,5-29,5	31,5		31-26	31	29,5
	I	19-/		18,5	18,5-17,5	19		19,5-/	19,5	20,5
M/2	L	33,5-32						33,5-/	33,5	
	I	19,5-18,5		19			19	20,5-/	20,5	
M/3	L	32-31		32			30,5			
	I	19-18		20						

<i>P. albigense</i>		A FSL 8811	A FSL 8812	A MB Mar 254	A MB Mar 866	A MB Mar 354ag-d	A MB Mar 549g-d	A MNHN	LM MNHN	LM MHNA1979-5
P/2	L					22-22,5	22,5-22			22
	I					13,5-14	14,5-13		14	13,5
P/3	L			23,5	24		26,5-26,5	27	26	
	I			14			17,5-17,5		17	
P/4	L			25,5	25		27-27,5	29	26	28
	I			18			19,5-20	31	19,5	18,5
M/1	L				29		30,5-/	30,5		30
	I						20,5-/	21,5		19,5
M/2	L	33,5			34	32-/	34-34	35		32
	I	21,5			22,5	20-/	21-21	21		21
M/3	L		34		33,5	32-32,5	33-35	37	34	
	I		20		22	20,5-20,5	20,5-20		19	

**Tableau S3** : Dimensions des scapulas de *Protaceratherium albigense* et de *Ronzotherium romani* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S3**: *Measurements of the scapulae of Protaceratherium albigense and Ronzotherium romani from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).*

Scapula	<i>Protaceratherium albigense</i>		<i>Ronzotherium romani</i>
	AH FSL 9441	AH FSL 9443	LM MHNA
DT art.		43	64
DAP art.	49	46	85
DAP tub.	77,5	76	133
DAP col	54		96
DAP art./DT art.		1,07	1,33

**Tableau S4** : Dimensions des humérus de *Protaceratherium albigense* et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille).

**Table S4**: *Measurements of the humeri of Protaceratherium albigense and Diaceratherium massiliae n. sp. from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille).*

Humérus	<i>P. albigense</i>			<i>D. massiliae</i> n. sp.	
	AH FSL 9440	AH FSL 9467	AH FSL 9486	AH FSL 8546	AH FSL 9523
DT dist.	63	69	74	160	150,5
DAP dist.	51		65	121	

**Tableau S5** : Dimensions des radius de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-Henri.

**Table S5:** *Measurements of the radii of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Diaceratherium massiliae n. sp. of Saint-Henri.*

Radius	<i>Protaceratherium albigense</i>				<i>Diaceratherium massiliae</i> n. sp.
	A MB Mar 354	A MB Mar 593	AH FSL 9488	AH FSL 9495	H FSL 520279-280
L					382
DT prox.	49	53,5		52	105
DAP prox.	40,5	37		35	65
DT dia.	31				55,5
DAP dia.	24				36,5
DT dist.	53,5		55		112
DAP dist.	38		40		55
DT dist. art.	46,5		45		93
DAP dist. art.	25,5		25		54

**Tableau S6** : Dimensions des scaphoïdes de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-Henri.

**Table S6:** *Measurements of the scaphoids of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Diaceratherium massiliae n. sp. of Saint-Henri.*

Scaphoïde	<i>Protaceratherium albigense</i>				<i>D. massiliae</i>
	AH FSL 9453	AH FSL 9454	A FSL 8485	A MB Mar 354	H FSL 520285
L	46	46	48,8	41,5	90
l	27		25	26,5	67
h	41,5	41,5	41	37,5	56,5
L art. prox.	29	29,5	31	27	61,5
L art. prox.	25	25	25	25	52,5

**Tableau S7** : Dimensions des Mc II de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-André.

**Table S7**: Measurements of the second metacarpals of *Protaceratherium albigense* from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and *Diaceratherium massiliae* n. sp. of Saint-André.

Mc II	<i>P. albigense</i>			<i>D. massiliae</i>
	A MB Mar 354b	A FSL 8485	AH FSL 9469	A MB Mar 847
L	116	137		146,5
DT prox.	18,5	19,5	19,5	
DAP prox.	26,5	23	23	
DT dia.	18	20		37
DAP dia.	14	12		21+
DT dist max	21	25		51+
DT dist. art.	19	21		48
DAP dist.	22			37+
<u>DT dia × 100</u>				
L	15,5	14,6		25,3

**Tableau S8** : Dimensions des Mc III de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-André / Saint-Henri et Les Milles.

**Table S8**: Measurements of the third metacarpals of *Protaceratherium albigense* from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and *Diaceratherium massiliae* n. sp. of Saint-André / Saint-Henri and Les Milles.

Mc III	<i>Protaceratherium albigense</i>					<i>Diaceratherium massiliae</i> n. sp		
	A MB Mar 354b	A MB Mar 263c	A FSL 8485	AH FSL 8965	AH FSL 9471	LM UPM	H FSL 520281	AH FSL 9505
L	139		154			174		
DT prox.	29	31,5	31	32,5	31	59	58,5	59
DAP prox.	29	29,5	30		29,5		44	44,5
DT dia.	24		25	26		53		
DAP dia.	13		12					
DT dist max	34		36,5			60+		
DT dist. art.	27,5		29,5					
DAP dist.	25		24					
<u>DT dia × 100</u>								
L	17,3		16,2			30,5		

**Tableau S9** : Dimensions des Mc IV de *Protaceratherium albigense* et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille).

**Table S9:** Measurements of the fourth metacarpals of *Protaceratherium albigense* and *Diaceratherium massiliae* n. sp. from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille).

Mc IV	<i>Protaceratherium albigense</i>			<i>Diaceratherium massiliae</i> n. sp.
	A MB Mar 354	A FSL 8485	H FSL 520287	A MB Mar 63
L	110	126	143	132
DT prox.	22,5	23	47	45,5
DAP prox.	26	26	44	45,5
DT dia.	16,5		38,5	39
DAP dia.	14,5		20	21,5
DT dist. max.	20		49,5	56
Dt dist. Art.	19		44	47,5
DAP dist.	23		40,5	40+
<u>DT dia × 100</u>				
L	13,2		26,9	29,5



**Tableau S10** : Dimensions des astragales de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André (Marseille).

**Table S10:** *Measurements of the astragali of Protaceratherium albigense from the Upper Oligocene of Saint-André (Marseille).*

Astragale	St-André		
	A FCM 13663	A FSL 8813	A MB Mar 263
DT	46,5	47,5	51,5
h	50	49	52
DAP médial	33,5	33,5	32,5
DT art. dist.	39	39,5	41
DAP art. dist.	29	27	22
Dist. lèvres	31	31,5	40
DT dist. max.	41	39,5	41
DT/h	0,93	0,97	0,99
DAP médial/h	0,67	0,68	0,63

**Tableau S11** : Dimensions des cuboïdes de *Protaceratherium albigense* de Saint-André, de *Ronzotherium romani* de Saint-André et Saint-Henri et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-André (Oligocène supérieur, Marseille).

**Table S11**: *Measurements of the cuboids of Protaceratherium albigense from Saint-André, of Ronzotherium romani from Saint-André and Saint-Henri and of Diaceratherium massiliae n. sp. from Saint-André (Upper Oligocene, Marseille).*

Cuboïde	<i>P. albigense</i> A MB Mar 263	<i>R. romani</i> AH FSL 9528	<i>D. massiliae</i> n sp. A MB Mar 847d
L	39	64	71
l ant.	19	42,5	56
h ant.	27,5	45	45
h		54	56,5
DT prox.	24	42	
DAP prox.		48	

**Tableau S12** : Dimensions des naviculaires de *Protaceratherium albigense* de Saint-André et Saint-Henri et de *Diaceratherium massiliae* nov. sp. de Saint-André (Oligocène supérieur, Marseille).

**Table S12:** *Measurements of the naviculars of Protaceratherium albigense from Saint-André and Saint-Henri and of Diaceratherium massiliae nov. sp. from Saint-André (Upper Oligocene, Marseille).*

Naviculaire	<i>P. albigense</i>			<i>D. massiliae</i> n. sp.
	A FSL 8813	H FSL 520288	AH FSL 9620	A MB Mar 735
L	37	35	37,5	74,5
l	27	26,5	29	49,5
h		18	21	34,5

**Tableau S13** : Dimensions des Mt II et Mt III de *Protaceratherium albigense* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille).

**Table S13**: *Measurements of the second and third metatarsals of Protaceratherium albigense from Saint-André and Saint-Henri (Upper Oligocene, Marseille).*

	Mt II A MB Mar 263	Mt III A MB Mar 263	Mt III AH UPM
L	121	137	
DT prox.	17,5	29,5	28
DAP prox.	26	27	27
DT dia.	15	24,5	21,5
DAP dia.	14,5	14	13,5
DT dist. max.	19,5	32	
Dt dist. art.	19	28	
DAP dist.	22,5	25,5	
<u>DT dia. × 100</u>			
L	12,4	17,9	

**Tableau S14** : Dimensions des Mt IV de *Protaceratherium albigense* de Saint-André et de *Diaceratherium massiliae* n. sp. de Saint-Henri (Oligocène supérieur, Marseille).

**Table S14:** *Measurements of the fourth metatarsals of Protaceratherium albigense from Saint-André and of Diaceratherium massiliae n. sp. from Saint-Henri (Upper Oligocene, Marseille).*

Mt IV	<i>P. albigense</i>	<i>D. massiliae</i> n. sp.
	A MB Mar 263	H FSL 520286
L	118,5	121
DT prox.	25,5	44,5
DAP prox.	24	41
DT dia.	13	33
DAP dia.	16,5	24,5
DT dist. max	19	44
DT dist. art.	18	42
DAP dist.	23	45,5
$\frac{\text{DT dia.} \times 100}{L}$	10,1	27,3

**Tableau S15** : Dimensions des jugales supérieures de *Ronzotherium romani* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S15:** Measurements of the upper cheek teeth of *Ronzotherium romani* from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).

<i>R. romani</i>		A	A	A	A	A	A	LM	
		FSL 8828	FSL 8826	FSL 8832	FSL 8833	FSL 8834	MB Mar 844	MB Mar 844	MNHN
P2/	L		25,5		29,5	28			
	l		34,5		34	36			
P3/	L			34					
	l			46,5					
P4/	L						39		35,5
	l						53		52,5
M1/	L								
	l								
M2/	L								
	l								
M3/	L abs.	63,5						71,5-69	
	L anat.	52						/-54	
	l anat.	60						/-65,5	

<i>R. romani</i>		H	H	H	H
		FSL 8547d-g	FSL 520275	FSL 520277	FSL 520290
P2/	L	30,5-32,5	28,5		
	l	/-39	36,5		
P3/	L	35,5-35,5	32		
	l	48,5-49,5	49,5		
P4/	L	40-41			
	l	57-55		55,5	
M1/	L	50,5-/			
	l	/-58			
M2/	L	58-59,5			
	l	-/65			
M3/	L abs.				62,5
	L anat.				46,5
	l anat.				61

**Tableau S16** : Dimensions des jugales inférieures de *Ronzotherium romani* de l'Oligocène supérieur de Saint-André et Saint-Henri (Marseille) et Les Milles (Aix-en-Provence).

**Table S16:** Measurements of the lower cheek teeth of *Ronzotherium romani* from the Upper Oligocene of Saint-André and Saint-Henri (Marseille) and Les Milles (Aix-en-Provence).

<i>R. romani</i>		H FSL 8545d-g	H FSL 8547d-g	H UPM d-g	H FSL 520274	H FSL 520273	H FSL 520278	A FSL 8827	A FSL 8829	A FSL 8830
P/2	L		/-25,5							
	I	/-16	/-16							
P/3	L	31-31	32,5-31,5	31-30						
	I	24-/	23-23	20,5-20,5						
P/4	L	35-37	37-36,5	31,5-32,5	36					
	I	30-30	29,5-28,5	24-24,5	27,5					
M/1	L	44-/	45,5-45	-/43,5						
	I	32-/	32,5-31,5	-/28						
M/2	L	51-50	54,5-55	47-48,5	49	55	55	51	58	
	I	33-36,5	34,5-33,5	31-30,5	34,5	31,5	33	33	33	
M/3	L	56-54	55-55	51-48,5						
	I	34-34	35-35	29,5-29						

<i>R. romani</i>		A FSL 8831	A FSL 8834	A MB Mar 1	A MB Mar 843	A MB Mar 862	LM MHNA 1900-1	LM MHNA 1979-1d-g	LM UPM 13697d-g	LM UPM 13722
P/2	L		28					25,5-26,5		
	I							17,5-17,5		
P/3	L	32			32			34-/		
	I	23,5			21,5			24,5-26,5		
P/4	L				36	40		41-38,5		
	I				27	30		30-30,5		
M/1	L							44,5-45		
	I							32-33	/-32,5	
M/2	L				50	51		52-53,5	49-52	
	I				31	36,5		35-35	/-33,5	
M/3	L			57		56		55-56	54-/	55,5
	I			33		34,5		34,5-34,5	30-/	32,5

**Tableau S17** : Dimensions des jugales supérieures de l'*Eggysodon* cf. *gaudryi* de Saint-André et Saint-Henri (Oligocène supérieur, Marseille), comparées avec *Eggysodon osborni* de Möhren 13, Weissenburg, Haag, Kleinblauen et des Phosphorites du Quercy, avec *Eggysodon gaudryi* des Phosphorites du Quercy et avec *Eggysodon pomeli* de Gannat. Mesures d'après Ühlig (1999) et Becker (2003) pour *Eggysodon osborni* et *Eggysodon gaudryi*.

**Table S17**: Measurements of the upper cheek teeth of *Eggysodon* cf. *gaudryi* of Saint-André and Saint-Henri (Upper Oligocene, Marseille), compared with *Eggysodon osborni* of Möhren 13, Weissenburg, Haag, Kleinblauen and the phosphorites du Quercy, with *Eggysodon gaudryi* from the phosphorites du Quercy and with *Eggysodon pomeli* from Gannat. Measurements after Ühlig (1999) and Becker (2003) for *Eggysodon osborni* and *Eggysodon gaudryi*.

		<i>Eggysodon</i> cf. <i>gaudryi</i>	<i>E. osborni</i>				<i>E. gaudryi</i>			<i>E. pomeli</i>
		FSL 9525	n	Moy.	Min.	Max.	Ecart-type			
D1/	L	19	1	19			17,5			18,5
	Lc	17	4	15,8	15	16,5	0,65			18,5
	l	13,5	5	14	13	15	0,71			16,5
P2/	L	24,5	1	19			21			25,5
	Lc	19	5	17,2	16,5	18,5	0,97			21,5
	l	20	5	20,8	20	22	0,84			26,5
P3/	L	26,5	1	20,5						
	Lc	22	3	18,8	18,5	19	0,29			
	l	28	3	24,2	24	24,5				
P4/	L	28,5	1	21			23,5			27
	Lc	25	2	20,8	20,5	21	23,5			24
	l	33,5	2	28	28	28	30,5			32
M1/	L	32,5	1	30			37			38
	Lc	28	6	27,1	26	27,5	0,66			30
	l	33	7	29,9	29	30,5	0,69			38
M2/	L	37	2	33,5	33	34	39,5			40
	Lc	33	9	29,9	28	31	1,11			37
	l	36,5-36	5	31,8	31	33	0,76			39
M3/	L abs	38,5					41,5			
	L anat	29,5					34,5			
	l anat	30					36,5			