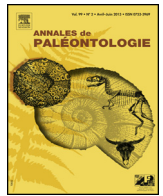




Disponible en ligne sur
ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com



Article original

Les Périssodactyles et les Proboscidiens (Mammalia) du Miocène moyen de Collet-Redon, commune de Lambesc (Bouches-du-Rhône) : première découverte en France d'un *Metaschizotherium*



Perissodactyls and Proboscideans (Mammalia) of the Middle Miocene of Collet-Redon, Lambesc (Bouches-du-Rhône): The first discovery of a Metaschizotherium in France

Bernard Ménouret^a, Claude Guérin^{b,*}

^a 3, rue de l'Amouroy, 13680 Lançon-de-Provence, France

^b UMR-CNRS 5276 Laboratoire de géologie de Lyon : terre, planètes, environnement, Université Claude Bernard-Lyon I, 27-43, boulevard du 11-Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 7 juin 2013

Accepté le 25 août 2014

Disponible sur Internet le 22 octobre 2014

Mots clés :

Anchitherium aurelianense hippoides

Alicornops simorreense

Dicerorhinus steinheimensis

Dicerorhinus sansaniensis

Brachypotherium brachypus

Metaschizotherium cf. *bavaricum*

Gomphotherium subtapiroideum

Miocène moyen

Provence

RÉSUMÉ

Le site de Collet-Redon a été découvert lors de la construction d'un réservoir d'eau. La révision des fossiles qu'il a livrés et qui sont conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Marseille et à l'Université Claude Bernard-Lyon I permet d'y reconnaître 35 espèces de Mammifères. Six espèces de Périssodactyles ont été mises en évidence : un Equidae, *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825) ; quatre Rhinocerotidae, deux de petite taille, *Alicornops simorreense* (Lartet, 1851) et *Dicerorhinus steinheimensis* (Jäger, emend. Roger, 1900), un de taille moyenne, *Dicerorhinus sansaniensis* (Lartet, 1851), et le grand Teleoceratinae *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1851) ; un Chalicotheriidae Schizotheriinae *Metaschizotherium* cf. *bavaricum* von Koenigswald, 1932. Les Proboscidiens sont représentés par deux taxons, *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) et un Proboscidea indéterminé. Collet-Redon est le premier et le seul gisement français où le genre *Metaschizotherium* est signalé. Collet-Redon se situe dans les standard zones MN 5 ou MN 6 (Miocène moyen), c'est aussi le plus ancien gisement où la présence de *Dicerorhinus steinheimensis* est attestée. Le paléoenvironnement était forestier et humide.

© 2014 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

ABSTRACT

The construction of a water tank on the hill of Collet-Redon near Saint-Cannat (Provence, S.E. France) allowed to discover 35 species of mammalian fossils of the Middle Miocene age (MN 5 or 6). The material is stored in the Museum of natural history of Marseille and at the University Claude Bernard-Lyon I. Six Perissodactyl species are identified at Collet-Redon: the Equid *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825), four Rhinocerotids, the two small sized Rhinocerotids *Alicornops simorreense* (Lartet, 1851) and *Dicerorhinus steinheimensis* (Jäger, emend. Roger, 1900), the medium sized *Dicerorhinus sansaniensis* (Lartet, 1851) and the large Teleoceratinae *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1851), and the Chalicotheriidae Schizotheriinae *Metaschizotherium* cf. *bavaricum* von Koenigswald, 1932. Two Proboscideans are present, *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) and an undetermined Proboscidea. For the first time *Metaschizotherium* is found in France. Collet-Redon is the oldest site (MN5 or MN 6) with *Dicerorhinus steinheimensis*. The palaeoenvironment was a rain forest.

© 2014 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords:

Anchitherium aurelianense hippoides

Alicornops simorreense

Dicerorhinus steinheimensis

Dicerorhinus sansaniensis

Brachypotherium brachypus

Metaschizotherium cf. *bavaricum*

Gomphotherium subtapiroideum

Middle Miocene

Provence

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : menouret@gmail.com (B. Ménouret), claudio.guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.annpal.2014.08.001>

0753-3969/© 2014 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Le gisement de Collet-Redon a été découvert lors de travaux entrepris par la Société du Canal de Provence pour la construction d'un réservoir d'eau. Il se trouve dans le département des Bouches-du-Rhône (Sud-Est de la France) à environ 20 km au Nord-Ouest d'Aix-en-Provence, entre Saint-Cannat et Rognes, à proximité de la route D 18 (Fig. 1).

Deux brèves études paléontologiques ont été réalisées pour ce site, la même année, à partir de prélèvements préliminaires, l'une par Jullien et al. (1979) et l'autre par Aguilar et Clauzon (1979). Les deux études concluent à un âge Serravallien, correspondant à environ 12 Ma pour Jullien et al. (1979), et entre 14 et 13 Ma, contemporain ou plus récent que les sites allemands de Oggenhof et Ohningen pour Aguilar et Clauzon (1979). L'estimation de l'âge du gisement de Collet-Redon varie beaucoup selon les auteurs : de MN 5 pour Heissig (1997) à MN 5/6 pour Ziegler (1997) et à MN 7/8 pour Storch (1999).

Pour Aguilar et Clauzon (1979), qui n'ont étudié que les rongeurs, la liste faunique est composée de 27 taxons dont 16 mammifères et parmi ceux-ci deux périssodactyles, Rhinocerotidé indéterminé et *Anchitherium* sp., et un proboscideen, Proboscidea indéterminé. La liste donnée par Jullien et al. (1979) contient 24 taxons dont 15 mammifères, il y a bien aussi deux périssodactyles, *Brachypotherium* sp. déterminé grâce à une P/3 gauche et *Aceratherium simorreense* identifié d'après une P3/droite et une M3/gauche fragmentaire, la présence du proboscideen *Gomphotherium angustidens* étant établie à partir de défenses.

La liste complète des mammifères de Collet-Redon est actuellement la suivante, d'après Fitoussi (1983), P. Mein (communication personnelle) pour les micromammifères, et d'après les résultats du présent travail :

- Marsupiaux : *Amphiperatherium frequens*
- Insectivores : *Galerix* sp. ; *Erinaceus* sp. ; *Proscapanus sansaniensis* ; *Miosorex* sp. ; *Petenymia robusta*
- Chiroptères : *Rhizomops brasiliensis* ; *Rhinolophus delphinensis* ; *Rhinolophus grivensis*
- Lagomorphes : *Prolagus oeningensis*

- Rongeurs : *Megacricetodon minor* ; *Megacricetodon* sp. ; *Megacricetodon germanicus* ; *Democricetodon minor* ; *Democricetodon mutilus* ; *Democricetodon* sp. ; *Eumyarion* sp. ; *Spermophilinus bredai* ; *Microdyromys koenigswaldi* ; ? *Peridyromys hamadryas*
- Carnivores : *Amphicyon major* ; *Plithocyon* sp. ; *Ischyriactis zibethoides*
- Artiodactyles : *Hyotherium soemmeringi* ; *Lagomeryx* cf. *parvulus* ; *Dorcatherium* sp. ; Ruminantia indéterminé, de très petite taille
- Périssodactyles : *Anchitherium aurelianense* ; *Alicornops simorreense* ; *Dicerorhinus steinheimensis* ; *Dicerorhinus sansaniensis* ; *Brachypotherium brachypus* ; *Metaschizotherium* cf. *bavaricum*
- Proboscidiens : *Gomphotherium subtapiroideum* ; Proboscidea indéterminé.

2. Matériel et méthode

Le matériel est conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille, numérotation commençant par MHNM, et à l'Université Claude Bernard-Lyon I, références commençant par FSL. Nous avons aussi pu étudier deux pièces aimablement mises à notre disposition par un collectionneur, D. Rogero.

Le matériel a été comparé avec celui de La Grive-Saint-Alban conservé au Muséum de Lyon, celui de Steinheim du Musée de Bâle et du Musée de Munich pour *D. steinheimensis*. Les mesures sont prises selon le protocole établi par C. Guérin (1980) et données en mm. L'étude anatomique utilise les travaux de Guérin (1980) et Antoine (2002) pour les Rhinocerotidés.

Les abréviations suivantes sont utilisées : abs = absolu ; anat = anatomique ; ant = antérieur ; art = articulaire ; D = dent jugale lactéale ; DAP = diamètre antéro-postérieur ; dia = diaphyse ; dist = distal ; Dr = droit ; DT = diamètre transversal ; G = gauche ; H = hauteur ; I = incisive ; L = longueur ; l = largeur ; M = molaire ; max = maximal ; post = postérieur ; P = prémolaire ; prox = proximal.

Le rang de chaque dent est indiqué sous forme fractionnaire, en numérateur pour une dent supérieure et en dénominateur pour une inférieure, par exemple M2/désigne la deuxième molaire supérieure et P/2 la deuxième prémolaire inférieure.

Indices : Hy = indice d'hypsodontie d'une dent, formule $Hy = H \times 100/L$ i = indice de robustesse d'un métapode ou d'une phalange, formule $i = DT \text{ dia} \times 100/L$.

MN = Standard zones définies par Mein (1975, 1989, 2000).

3. Systématique

Famille EQUIDAE Gray, 1821

Sous-famille ANCHITHERIINAE Osborn, 1910

Genre *Anchitherium* von Meyer, 1844

Anchitherium est un équidé tridactyle à la denture brachyodonte, originaire d'Amérique du Nord. Le genre migre en Eurasie à l'Orléanien et il perdure jusqu'au Vallésien supérieur où il est connu par un astragale dans un seul gisement de la zone MN 10, Soblay dans l'Ain (Sondaar, 1974 ; Ménouret et Mein, 2008), cette dernière pièce étant attribuée au genre *Sinhippus* Zhai, 1962 par Salesa et al. (2004). Le genre est très diversifié en Espagne avec peut-être dix espèces : *A. aurelianense* (Cuvier, 1825), *A. ezquerrae* (von Meyer, 1844), *A. sampelayoi* Villalta Comella et Crusafont Pairo, 1945a,b, *A. corcolense* Iñigo, 1997, *A. castellanum* Sanchez et al., 1998, *A. matritense* Sanchez, Sanchez et al., 1998, *A. alberdiae* Sanchez et al., 1998, *A. cursor* Sanchez et al., 1998, *A. procerum* Sanchez et al., 1998, *A. paraquimum* Sanchez et al., 1998. *A. sampelayoi* est placé par Salesa et al. (2004) dans le genre *Sinhippus*, la validité des six espèces définies en 1998 par Sanchez et al., 1998 n'est pas reconnue par tous les auteurs (Alberdi et Rodriguez, 1999 ; Teuberdina et Forsten, 2001). Par contre, en France, le genre

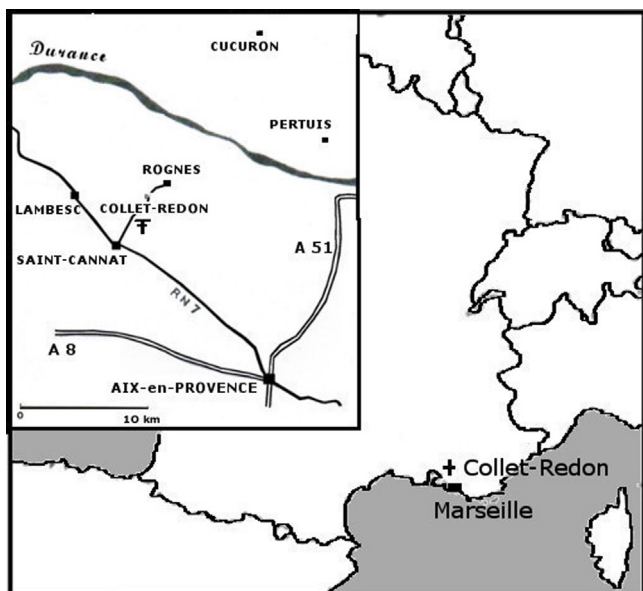


Fig. 1. Situation du gisement de Collet-Redon (Sud-Est de la France). Location of the Collet-Redon site (South Eastern France).

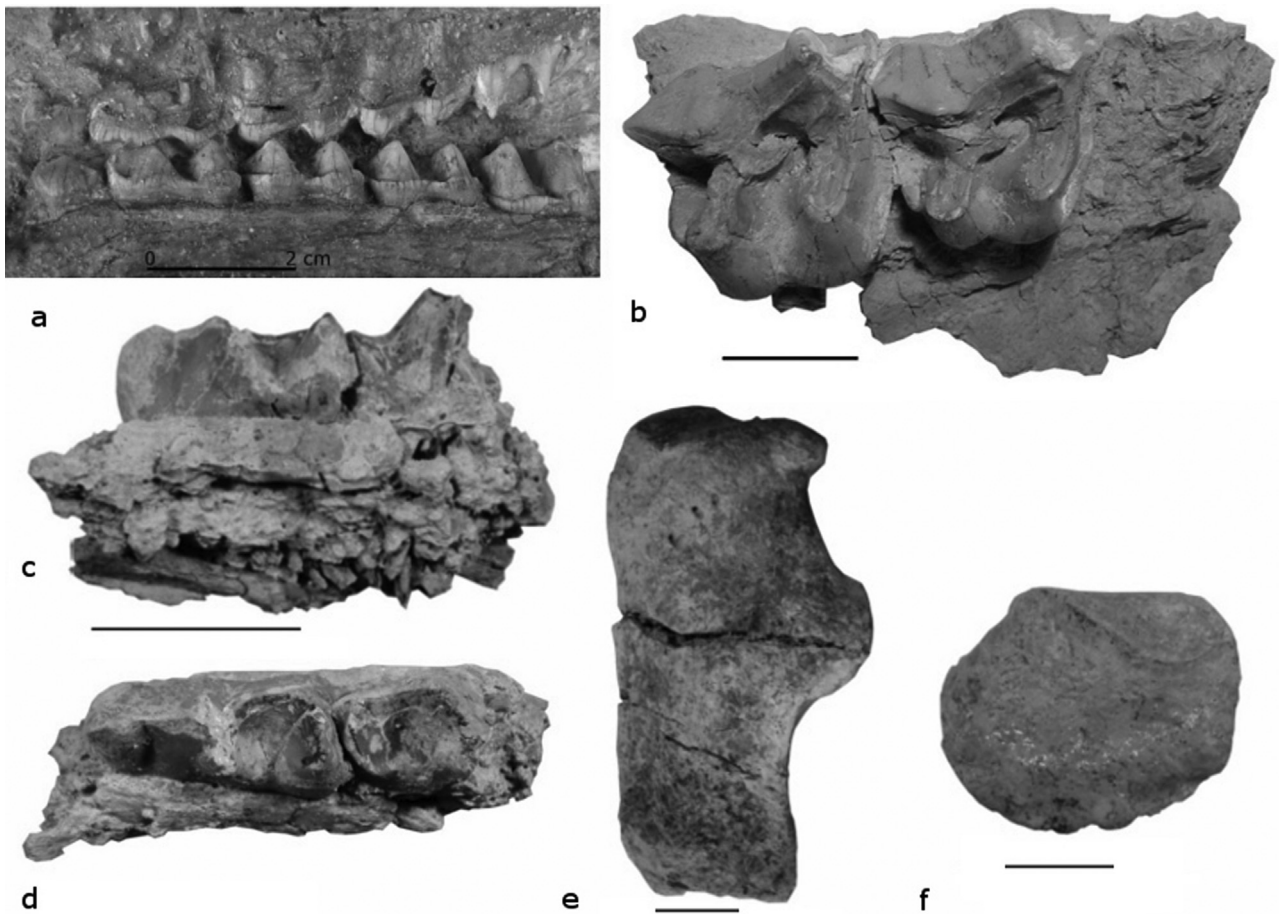


Fig. 2. a : détail des rangées dentaires supérieure et inférieure MHNM 16 051-128 d'*Anchitherium aurelianense hippoides* de Collet-Redon ; b : vue occlusale des M1/M2 du maxillaire de la collection Rogero de *Dicerorhinus steinheimensis* de Collet-Redon ; c : vue linguale de la D/3 MHNM 16 051-135 de *D. steinheimensis* de Collet-Redon ; d : vue occlusale de la D/3 MHNM 16 051-135 de *D. steinheimensis* de Collet-Redon ; e : vue latérale du calcaneus MHNM 16051-4 de *D. sansaniensis* de Collet-Redon ; f : vue antérieure de l'onciforme droit MHNM 16 051-11 de *Dicerorhinus sansaniensis* de Collet-Redon (Échelles : 2 cm).
 a : detailed view of the upper and lower tooth rows MHNM 16 051-128 of *Anchitherium aurelianense hippoides* from Collet-Redon ; b : occlusal view of the M1 and M2 of the maxillary of *Dicerorhinus steinheimensis* from Collet-Redon of the Rogero collection ; c : lingual view of the D/3 MHNM 16 051-135 of *D. steinheimensis* from Collet-Redon ; d : occlusal view of the D/3 MHNM 16 051-135 of *D. steinheimensis* from Collet-Redon ; e : lateral view of the right calcaneus MHNM 16051-4 of *D. sansaniensis* from Collet-Redon ; f : anterior view of the right unciform MHNM 16 051-11 of *Dicerorhinus sansaniensis* from Collet-Redon (Scales : 2 cm).

n'est connu jusqu'en MN 9 que par la seule espèce *Anchitherium aurelianense* et en MN 10 par la pièce de Soblay attribuée à *A. cf. sampelayoi* (Ménouret et Mein, 2008). En France l'espèce *A. aurelianense* est représentée par deux sous-espèces *A. aurelianense aurelianense* (Cuvier, 1825), localité-type Montabuzard (Loiret, MN 4) et *A. aurelianense hippoides* Lartet, 1851, localité-type Sansan (Gers, MN 6) (Alberdi et Rodriguez, 2012).

***Anchitherium aurelianense hippoides* Lartet, 1851**

Localité type : Sansan (Gers, MN 6)

Lors de la révision du matériel de Sansan, Alberdi et Rodriguez (2012) ont donné une diagnose ainsi qu'une distribution géographique de cette sous-espèce quelque peu différente de celle donnée par Abusch-Siewert (1983). La sous-espèce *A. a. hippoides* est reconnue de MN5 à MN7, en France à Travers-les-Pavés (Loiret, MN5a), Sansan (Gers, MN6) et Simorre (Gers, MN7), en Allemagne à Sandelzhausen (MN5) et en Espagne à Paracuellos III (MN6) et Manchones I (MN6).

Matériel : 1 crâne et une mandibule portant I1/I3-D1/-M/1 droites et D/1-M/1 gauches MHNM 16 051-128 ; 1 mandibule fragmentaire portant I/2-C-P/1-M/3 droites et I/2-C gauches MHNM 16 051-145 ; 1 M/1 ou/2 droite MHNM 16 051-144

Description :

Crâne et mandibule MHNM 16 051-128 (Fig. 2a) - Ces restes appartiennent à un jeune individu. Le crâne est incomplet et écrasé. La pièce est fragile et les dents sont mal dégagées, seule leur partie labiale est visible. La partie antérieure du maxillaire gauche qui porte les incisives est brisée et vient à hauteur de la mandibule en formant un angle obtus. Les trois incisives sont de petite taille. P1 est présente mais incomplète. Les autres dents sont difficilement observables. La partie antérieure de la mandibule n'est pas conservée. La hauteur de la branche horizontale prise à l'avant de P/2 est de 30 mm et d'environ 50 mm au niveau P/4-M/1. P/1 est une dent de petite taille (L = 10 mm) qui ne possède pas de cingulum externe. D/2 (L = 19,5 mm) est plus allongée que D/3 (L = 18 mm) et D/4 (L = 17,5 mm), le cingulum externe s'atténue au milieu de la dent. Le lobe antérieur est plus développé que le postérieur. Le sillon externe séparant les deux lobes est large et profond, il forme une vallée qui s'enfonce vers l'avant. Sur la partie antérieure du premier lobe, on observe un faible sillon vertical. D/3 et D/4 sont très similaires, elles présentent un fort cingulum labial continu, le sillon externe est large mais moins oblique vers l'avant que sur D/2. M/1 (L = 21 mm) possède aussi un fort cingulum labial continu, le sillon externe est plus étroit que sur les dents précédentes.

Tableau 1

Dimensions comparées des segments dentaires inférieurs de Collet-Redon avec ceux d'*Anchitherium aurelianense aurelianense* de Baigneux et Pontlevoy et ceux d'*Anchitherium aurelianense hippoides* de Sansan, Simorre, Sandelzhausen et Travers-les-Pavés. Mesures de *Alberdi et al. (2004)* pour Travers-les-Pavés et de *Alberdi et Rodriguez (2012)* pour les autres gisements excepté Collet-Redon (mesures personnelles).

Comparison of measurements of the lower cheek teeth segments of the *Anchitherium* of Collet-Redon with those of *Anchitherium aurelianense aurelianense* from Baigneux and Pontlevoy and *Anchitherium aurelianense hippoides* from Sansan, Simorre, Sandelzhausen and Travers-les-Pavés. Measurements after *Alberdi et al. (2004)* for Travers-les-Pavés and *Alberdi and Rodriguez (2012)* for the others excepted for Collet-Redon (Our measurements).

Longueur	Collet-Redon	<i>A. aurelianense hippoides</i>	<i>A. aurelianense aurelianense</i>
P/2-P/4	57	55 (60,3) 64,5 [12]	55,3 (55,8) 56,4 [5]
M/1-M/3	57	53 (56,2) 61 [10]	49,1 (50,8) 51,7 [4]
P/1-M/3	122	120,8 (124) 129 [7]	114,2
P/2-M/3	114	110 (118,1) 129 [10]	106,2

Mandibule et dents inférieures MHN 16 051-145 (Tableau 1) - Le dentaire est très abîmé et aplati, l'hémimandibule gauche est brisée en avant de P/1. La hauteur à l'arrière de M/3 est supérieure à 57 mm et sous P/4-M/1 supérieure à 49 mm. La longueur du diastème est d'environ 44 mm. La partie antérieure de la mandibule est recollée et légèrement déformée. Les jugales sont très usées et en partie recollées sauf la P/1 qui est vierge car située au-dessous du collet de P/2. Les longueurs des séries dentaires prises en surface occlusale sont les mêmes que les longueurs maximales. La longueur de la rangée dentaire P/1-M/3 est de 122 mm, celle de la série P/2-M/3 est de 114 mm, la longueur du segment P/2-P/4 est de 57 mm, la longueur du segment molaires est aussi de 57 mm. Les incisives sont petites ($L \times l = 6 \times 4,5$ mm) et les canines faibles ($L \times l \times H = 5 \times 4,5 \times 6$ mm). La P/2 est triangulaire avec un faible cingulum externe. Pour P/3 et P/4 la plus grande largeur est postérieure alors que pour M/1 et M/2 elle est antérieure. M/3 est pourvue d'un faible hypoconulide.

M/1 ou 2 MHN 16 051-144 - Le cingulum est fort antérieurement, labialement et postérieurement, un style disto-lingual est présent.

Discussion: *A. aurelianense aurelianense* est un *Anchitherium* dont la taille est plus petite et les dents ont des dimensions inférieures à celles de *A. aurelianense hippoides*.

Les dimensions des segments dentaires P/1-M/3, P/2-M/3, P/2-P/4 et M/1-M/3 de Collet-Redon sont toutes supérieures aux dimensions maximales d'*A. aurelianense aurelianense* et toutes dans le domaine de variation d'*Anchitherium aurelianense hippoides* (Tableau 1).

Un cingulum fort sur les dents inférieures de Collet-Redon ainsi que la présence de P1/et P/1 avec P/1 de petite dimension sont des critères de la diagnose d'*Anchitherium aurelianense hippoides* (*Alberdi et Rodriguez, 2012*). Nous attribuons donc le matériel de Collet-Redon à la sous-espèce *A. aurelianense hippoides*.

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Genre *Alicornops* Ginsburg et Guérin, 1979

Alicornops est défini dans l'article de *Ginsburg et Guérin (1979)* comme un sous-genre du genre *Aceratherium*, avec pour espèce-type *Rhinoceros simorrensis* *Lartet, 1851*. Il a depuis été considéré comme un genre à part entière.

Autres espèces du genre : *A. alfambrense* *Cerdeño et Alcalá, 1989* qui a été placée dans le genre *Acerorhinus* par *Antoine et al. (2003)* ; *A. complanatum* (*Heissig, 1972*) d'après *Antoine et al. (2003)*, espèce originellement placée par *Heissig (1972)* dans le genre *Chilotherium* ; *A. laogouense* *Deng, 2004* de Chine (Bassin de Linxia, MN 6).

L'extension temporelle du genre est importante, il est connu de l'Orléanien (Wintershof-West, Allemagne, MN 3) au Turolien inférieur (Dorn-Dürkheim, Allemagne, MN 11) selon *Cerdeño (1997)*. Il est présent dans de nombreux gisements européens, essentiellement avec l'espèce-type, mais il est connu jusqu'en Chine avec *A. laogouense* (*Deng, 2004*).

Alicornops simorrense (Lartet, 1851)

L'espèce *A. simorrense* est définie à Simorre (Gers, MN 7), elle est connue de MN 5 (*Cerdeño et Sánchez, 2000*) à MN10. Son extension géographique est grande puisqu'elle est attestée dans toute l'Europe mais aussi en Turquie et aux Siwaliks (*Ginsburg et Guérin, 1979*).

C'est un rhinocérotyde de petite taille aux membres raccourcis et à la main tétradactyle (*Cerdeño et Sánchez, 2000*), vivant dans un environnement plutôt forestier à tendance palustre (*Guérin, 1980*).

Matériel : 1 rangée dentaire supérieure droite incomplète P2/M1/FSL 214 250 ; 2 P3/, une gauche MHN 16 051-1, une droite MHN 16 051-7 ; 1 M1/gauche fragmentaire FSL 214 249 ; 2 M2/, une droite MHN 16 051-9 et une gauche FSL 214 248 ; 1 M3/gauche fragmentaire MHN 16 051-6 ; 3 mandibules fragmentaires, une droite portant P3-M/3 MHN 16 051- 2 et deux gauches, MHN 16 051- 3 portant M/1-M/3 et MHN 16 051-14 portant P/4-M/3 ; 1 mandibule gauche fragmentaire portant D/3-D/4-M/1 collection Rogero ; 1 D/3 droite FSL 214 251a ; 1 D/4 droite FSL 214 251b ; 1 P/2 gauche MHN 16 051-8 ; 1 pyramidal gauche MHN 16 051-4 ; 1 magnum droit fragmentaire MHN 16 051-12 ; 1 trapézoïde droit MHN 16 051-13.

Description :

Prémolaires supérieures (Tableau 2) - Elles se caractérisent ainsi : pas d'anticrochet, crochet presque toujours présent, hypocône aussi développé transversalement que le protocône sur P3/et P4/et plus développé sur P2/(*Guérin, 1980*). La rangée dentaire P2/M1/est très usée, ainsi que les deux autres P3/. La P3/droite MHN 16 051-7 est celle qui a été étudiée par *Jullien et al. (1979)*. À ce degré d'usure le parastyle et le pli du paracône sont faibles et peu séparés. Après le pli du paracône l'ectolophe est rectiligne. Le cingulum lingual est bien marqué au niveau du protocône et du débouché de la vallée interne et disparaît au niveau de l'hypocône. Hypocône et protocône ont un diamètre transversal équivalent. La post-fossette est moins profonde que la vallée interne. Les largeurs des prémolaires correspondent à *A. simorrense*, les longueurs un peu faibles s'expliquent par le degré d'usure important de toutes les dents. Le profil de l'ectolophe et les dimensions permettent d'attribuer cette rangée dentaire à *A. simorrense*.

Molaires supérieures (Tableau 2) - Les deux M1/sont incomplètes et très usées.

M2/- L'usure de cette dent est importante. Le parastyle est bien marqué, le pli du paracône est étroit, l'ectolophe est ensuite plat pour se terminer par un faible métastyle. L'étranglement du protocône est important, le crochet est dans le fond de la vallée qui est très étroite. Les dimensions sont trop faibles pour *B. brachypus* dont la largeur est comprise entre 56,4 mm et 73 mm (*Cerdeño, 1993*) ainsi que pour *Dicerorhinus sansaniensis* dont la largeur est comprise entre 46 et 55,5 mm (*Guérin, 1980* ; *Cerdeño, 1993*), et trop fortes pour *D. steinheimensis*, la largeur étant comprise entre 37 et 44,5 mm. La morphologie et les dimensions permettent d'attribuer cette dent à *A. simorrense*.

M3/- Cette dent est fragmentaire, il manque une partie de l'ectométalophe, l'hypocône et le plancher de la vallée interne. Le cingulum antérieur est fort et se prolonge lingualemment. L'étranglement du protocône est bien marqué. Le parastyle est peu élevé, bien saillant et légèrement déporté vers l'avant. Le pli du paracône est moins saillant que le parastyle mais un peu plus large, le sillon le séparant du parastyle est étroit. La largeur anatomique est de 45 mm. Cette dimension exclut *D. steinheimensis* dont la largeur anatomique de la M3/est comprise entre 38,5 et 40,5 mm ainsi

Tableau 2Dimensions des jugales supérieures de *A. simorreense* et *D. steinheimensis* de Collet-Redon.Measurements of the upper cheek teeth of *A. simorreense* and *D. steinheimensis* from Collet-Redon.

<i>Alicornops simorreense</i>				<i>D. steinheimensis</i>			
		L	l		L	l	
P2/	FSL 214 249	24	31				
P3/	FSL 214 249	28	41				
	MHNM 16051-1	32	42				
	MHNM 16051-7	29	40				
P4/	FSL 214 249	34	45				
M1/	FSL 214 249	–	48	Collection privée	31	32,5	
M2/	FSL 214 248	39	45	Collection privée	36	36,5	
	MHNM 16051-9	40,5	45,5				
M3/		L abs	L anat		L abs	L anat	l anat
	MHNM16051-6			45	MHNM 16051-10	41,5	34,5
							39,5

que *B. brachypus* pour lequel cette dimension est comprise entre 59,5 et 71,3 mm (Cerdeño, 1993), en revanche, elle est compatible avec celles indiquées par Guérin (1980) pour *A. simorreense* : la largeur moyenne des dents isolées est 43,38 mm et 42,32 mm pour les M3/ incluses dans les rangées dentaires. Elle est compatible aussi avec *D. sansaniensis* dont la largeur moyenne est de 46,2 mm. Avec quelques doutes nous attribuons cette M3/ à *A. simorreense*.

Mandibule - Des différentes mandibules celle de la collection Rogero est la moins détériorée. Cette mandibule juvénile n'est pas entièrement dégagée du côté labial, la partie antérieure à D/3 n'est pas conservée, la branche montante est incomplète. La hauteur sous D/4-M/1 est de 59,5 mm, le diamètre transversal à l'arrière de M/1 est d'environ 36 mm et le diamètre antéro-postérieur de la branche montante pris au niveau de la table d'usure est de 108 mm. Pour deux mandibules juvéniles de *A. simorreense* de Moraleja (Espagne) Cerdeño et Sánchez (2000) donnent pour la hauteur entre P/4 et M/1 63,3 et 63,7 mm, le diamètre antéro-postérieur de la branche montante étant 101,7 et 102,3 mm. Les mandibules de *D. steinheimensis* ont des dimensions plus faibles, deux mandibules adultes provenant de Wartenberg bei Erding et Derndlmühle (Kreis Vilsbiburg) se trouvant au Musée de Munich ont respectivement pour hauteur entre P/4 et M/1 49 et 55,5 mm et un diamètre transversal en arrière de M/3 de 27,5 mm pour la mandibule de Wartenberg. Pour la mandibule gauche portant M/1-M/3 on a une hauteur sous M/1 d'environ 60 mm et un diamètre transversal en arrière de M/3 d'environ 37,5 mm, de plus la longueur des molaires est de 117,5 mm. D'après Guérin (1980) ces dimensions peuvent convenir pour *A. simorreense* et *D. sansaniensis* mais sont trop fortes pour *D. steinheimensis*. La mandibule MHNM 16051-2 est elle aussi très abîmée, sa hauteur à l'arrière de M/3 est d'environ 92 mm. La longueur du segment P/3-P/4 est de 62,5 mm, celle du segment molaires M/1-M/3 est de 112 mm pour MHNM 16051-2, et de

118 mm pour MHNM 16051-3. Ces dimensions sont compatibles avec celles données pour *A. simorreense* par Guérin (1980) : pour la longueur des molaires la moyenne est de 111,8 mm avec un minimum de 97,5 mm et un maximum de 121 mm ; pour P/3-P/4 les longueurs sont comprises entre 55 et 64 mm avec une moyenne de 60,2 mm. Pour *D. steinheimensis* la longueur du segment molaires est nettement inférieure, le maximum étant de 100 mm. Sur la mandibule de *D. steinheimensis* de Wartenberg la longueur de ce segment est seulement de 86 mm.

Dents jugales lactéales (Tableau 3) - La D/3 FSL 214 251a et la D/4 FSL 214 251b proviennent d'une mandibule fragmentaire qui est tombée en morceaux. Elles n'ont qu'un seul cingulum, antérieur, faible et bas. La partie labiale n'est pas bien dégagée au collet mais il ne semble pas y avoir de cingulum externe.

D/3 - C'est une dent trilobée. Labialement le lobe antérieur et le lobe médian sont séparés par une dépression verticale assez large et peu profonde, tandis que ce dernier est séparé du lobe postérieur par une profonde encoche. Les branches antérieure et linguale du paralophide délimitent une petite dépression qui s'ouvre vers l'avant bien au-dessus du cingulum antérieur. Cette dépression est beaucoup plus haute que les deux vallées suivantes. La branche linguale du paralophide se termine par un petit cône bien différencié. La branche linguale du métalophide, très épaisse, est légèrement déportée vers l'arrière. La branche linguale de l'hypolophide, parallèle à celle du métalophide, revient vers l'avant. La branche linguale de l'hypolophide vient buter assez bas et en retrait sur le métaconide. La longueur au collet est de 30,5 mm. La D/3 droite est vierge, sa hauteur est de 18 mm, ce qui donne un indice d'hypsodontie $Hy = 54,5$.

D/4 - Elle est fortement molarisée. La vallée antérieure, dont le profil longitudinal est infléchi (le « faux-fonds » de Guérin, 1980), est nettement plus haute que la vallée postérieure. Le paralophide

Tableau 3Dimensions des jugales inférieures de *A. simorreense* et *D. steinheimensis* de Collet-Redon.Measurements of the lower cheek teeth of *A. simorreense* and *D. steinheimensis* from Collet-Redon.

<i>A. simorreense</i>			<i>D. steinheimensis</i>			
		L	l		L	l
D/3	FSL 214 251a	33	16	MHNM 16051-135	24	12,5
	Collection Rogero	32,5	16,5			
D/4	FSL 214 251b	32	18			
	Collection Rogero	32	19,5			
P/2	MHNM 16051-8	23	15,5			
P/3	MHNM 16051-2	30	23			
P/4	MHNM 16051-2	33	24			
M/1	MHNM 16051-2	32,5				
	MHNM 16051-3	34	22,5			
M/2	MHNM 16051-2	36,5	25			
	MHNM 16051-3	38				
	MHNM 16051-14	39				
M/3	MHNM 16051-2	37	24			
	MHNM 16051-14	37,5	21			

se termine lingualemment par un paraconide bien individualisé. La branche linguale du métalophide est forte. Il existe un pli sur la partie antérieure du métaconide, il part de la partie labiale et se termine à l'entrée de la vallée. La branche labiale de l'hypolophide, beaucoup plus courte que la linguale, vient buter assez bas sur la branche linguale du métalophide. La branche linguale de l'hypolophide revient un peu en avant. En vue occlusale le côté lingual n'est pas rectiligne, la dent s'élargit sous l'ouverture de la vallée antérieure au niveau du collet. La longueur au collet est 29,5 mm. Les D/3 et D/4 de *D. sansaniensis* sont plus étirées, leurs longueurs respectives sont de 36,5 mm et 39 mm (Guérin, 1980), la D/4 est plus longue que la D/3, ce qui n'est pas le cas pour notre matériel, mais ce dernier est insuffisant pour en tirer des conclusions.

Jugales inférieures définitives (Tableau 3) - Seules la M/1 de la mandibule de la collection Rogero et la M/3 de la mandibule MHNM 16051-14 sont intactes, sur toutes les autres pièces les jugales sont soit très usées soit incomplètes.

M/1 - La hauteur de cette dent vierge, appartenant à la mandibule de la collection Rogero, est de 25 mm ce qui donne un indice d'hypsodontie $Hy = 74,6$. La longueur au collet est de 30 mm. Le paralophide est mince, court et bas. La différence de hauteur entre le paraconide et le protoconide est importante, la branche labiale du métalophide est très inclinée en avant vers le bas. Protoconide et métaconide sont sensiblement de même hauteur. L'élargissement sous l'ouverture de la vallée antérieure est plus marqué et le pli sur la partie antérieure du métaconide est absent.

M/3 - Seule la M/3 de la pièce MHNM 16051-14 est complète et non fracturée. Les deux vallées ont un profil en V, la différence de niveau est relativement importante. Il n'y a pas de cingulum labial ni lingual.

Nous attribuons la mandibule fragmentaire de la collection Rogero à *A. simorreense*. Les autres mandibules fragmentaires ont été attribuées à la même espèce mais avec quelques doutes étant donné leur mauvais état.

Pyramidal - La face antérieure est trapézoïdale, le bord proximal est convexe, le bord distal est sub-rectiligne et les bords latéral et médial sont faiblement concaves. En face postérieure les deux facettes d'articulation pour le semi-lunaire sont de forme semi-elliptique à extension verticale réduite, la facette distale est plus étirée transversalement que la proximale. En face distale la facette pour l'onciforme est en triangle arrondi. La face proximale est en trapèze ensellé, convexe latéralement et concave antéro-postérieurement. Les dimensions ($L \times l \times H = 30 \times 36 \times 43$ mm) sont très inférieures à celles de *B. brachypus*, d'après Cerdeño (1993). Chez *D. sansaniensis* la face antérieure est plus large que haute (Guérin, 1980). La morphologie et les dimensions sont comparables à celles de *A. simorreense* d'après Cerdeño et Sánchez (2000).

Magnum - Cet os est très incomplet. La seule dimension mesurable est la largeur qui est de 44 mm. En face médiale il y a une faible échancrure entre la facette articulaire pour le trapézoïde et la facette articulaire inférieure pour le Mc II. Cette pièce ne peut être rapportée à *B. brachypus* dont la largeur est trop importante avec une moyenne de 54 mm (Cerdeño, 1993), ni à *A. simorreense* dont la largeur moyenne est de 35,6 mm (Cerdeño et Sánchez, 2000). *D. steinheimensis* est lui aussi de dimension trop faible : $l = 36,5$ mm (Guérin, 1980).

Trapézoïde - C'est un os de petite taille ($L \times l \times H = 32 \times 20 \times 26$ mm), ce qui exclut *B. brachypus* (Cerdeño, 1993). Pour *D. sansaniensis*, Klaitz (1973) signale que les dimensions sont du même ordre que chez *A. tetradactylum*, la hauteur étant un peu plus grande, et que les bords proximal et distal sont rectilignes et parallèles ; la hauteur et la morphologie de la face antérieure ne conviennent pas pour notre spécimen. Il n'y a pas à notre connaissance de trapézoïde de *D. steinheimensis* décrit. Pour *A. simorreense* la hauteur moyenne est de 21,2 mm, la largeur de 19,2 mm et la longueur de 28,2 mm ; la pièce de Collet-Redon est

un peu plus longue et plus haute, la largeur est très proche de la moyenne, nous attribuons donc avec quelques réserves cet os à *A. simorreense*.

Genre *Dicerorhinus* Gloger, 1841

Ce sont des rhinocéros bicornes de taille variable, de plutôt petite jusqu'à très grande, aux membres cursoriaux. La face est longue. Au Miocène les défenses inférieures sont bien développées. Les jugales sont relativement brachyodontes, les supérieures (particulièrement P3/et P4/) ont leur ectolophe muni de deux puissants plis verticaux, correspondant au paracône et au métacône. Ils vivent le plus souvent dans des régions plus ou moins boisées et buissonneuses.

Dicerorhinus steinheimensis (Jäger, 1839, emend. Roger, 1900)

L'espèce *D. steinheimensis*, définie à Steinheim (Allemagne, MN 7), est connue de MN 7 à MN 9 (Guérin, 1980) et il est bien possible qu'elle soit aussi présente dans des niveaux plus anciens. Les gisements où elle est représentée sont assez rares et limités à l'Allemagne, l'Autriche, la France et l'Espagne. C'est un très petit rhinocéros aux membres courts et relativement trapus. Son crâne et une partie du squelette post-crânien sont encore inconnus. L'espèce était probablement ubiquiste mais elle préférerait vraisemblablement les forêts humides (Guérin, 1980).

Matériel : 1 fragment de maxillaire droit portant M1-/M2/collection Rogero ; 1 M3/droite MHNM 16051-10 ; 1 mandibule fragmentaire droite avec D/3 et partie antérieure de D/4 MHNM 16051-135 ; 1 extrémité proximale de radius gauche MHNM 16051-18.

Description :

M1/ - M2/(Tableau 2 ; Fig. 2b) - Dimensions M1/ $31 \times 32,5$ mm, M2/ $36 \times 36,5$ mm. Il n'y a pas de cingulum labial ni lingual. Le cingulum antérieur cordé est fort. Le cingulum postérieur est formé de deux arcs de cercle se réunissant au niveau de la postfossette, l'arc labial est bas, le lingual est nettement plus haut. Le crochet est bien marqué, il n'y a pas de crista. La vallée médiane est large. Le parastyle est fort, le pli du paracône est étroit et très saillant, le pli du métacône est peu marqué, le métastyle est faible et très déporté vers l'arrière. L'ectolophe est déprimé entre le pli du paracône et le pli du métacône, plus fortement sur M2/ que sur M1/, il est aussi légèrement déprimé entre le pli du métacône et le métastyle. Protolophe et métalophe sont légèrement déportés vers l'arrière. Le protocône et l'hypocône sont faiblement étranglés antérieurement. Le profil de l'ectolophe ainsi que les dimensions permettent d'attribuer ce matériel à l'espèce *Dicerorhinus steinheimensis*.

M3/(Tableau 2) - Cette dent est très usée. Dimensions : $L_{abs} = 41,5$ mm ; $L_{anat} = 34,5$ mm. Le parastyle est déporté vers l'avant. Le pli du paracône et le parastyle sont d'égale force, après le pli du paracône l'ectométalophe est régulièrement convexe. Le protocône est légèrement étranglé. Les deux lophes sont épais, la vallée interne devient donc très vite étroite. Le pli du paracône est épais mais pas très saillant chez *A. simorreense* alors qu'il est fort chez *D. steinheimensis*. Les dimensions correspondent bien à celles de *D. steinheimensis* (Guérin, 1980).

D/3(Tableau 3 ; Fig. 2c-d) - Elle est constituée de trois lobes, délimités sur la muraille externe par deux sillons verticaux, l'antérieur est le plus petit et le postérieur le plus grand. La vallée antérieure est un simple sillon qui descend jusqu'au collet, la postérieure est en V, son débouché est proche du collet. L'émail de cette dent est ridulé verticalement, elle est dépourvue de cingulum. Le parastyle est dans le prolongement de la muraille externe. Les faibles dimensions ($24 \times 12,5$ mm) de cette dent ne permettent pas de l'attribuer à *A. simorreense* dont la longueur est comprise entre 28,5 et 33 mm et la largeur entre 14,5 et 17,5 mm (Guérin, 1980) ni à *D. sansaniensis* et *B. brachypus* dont les dimensions sont encore plus importantes.

Radius - En vue antérieure, l'épiphyse proximale montre une tubérosité latérale située juste en dessous du bord supérieur, le bord médial est rectiligne. L'insertion du biceps brachial est à peine marquée (Dimensions : DT prox > 64 mm ; DAP prox ≈ 47 mm ; DT dia = 32,5 mm ; DAP dia = 30,5 mm). Les dimensions sont trop faibles pour *B. brachypus* chez qui le DT prox est supérieur à 97 mm et le DAP prox. supérieur ou égal à 65 mm (Cerdeño, 1993). Pour *A. simorre* la tubérosité latérale de l'épiphyse proximale est plus forte et située bien en dessous du bord supérieur et son bord médial est légèrement concave, l'insertion du biceps brachial est forte (Guérin, 1988). De plus les dimensions sont supérieures, comprises entre 74 et 85 mm pour le DT prox, entre 47 et 50,5 mm pour le DAP prox et entre 42 et 48 mm pour le DT dia (Guérin, 1980).

Dicerorhinus sansaniensis (Lartet, 1851)

Cette espèce est définie à Sansan (Gers, MN 6), elle est connue de MN 4 à MN 9. Elle est souvent rapportée au genre *Lartetotherium* Ginsburg, 1974 mais les analogies avec *Dicerorhinus*, notamment crâniennes et dentaires, sont telles (Guérin, 1980) que nous considérons *Lartetotherium* comme un synonyme récent de *Dicerorhinus*. *D. sansaniensis* est un rhinocéros de taille moyenne, avec des membres allongés de type cursorial.

Matériel : Onciforme droit MHNM 16 051-11 ; Calcanéum droit MHNM 16 051-4 (Fig. 2e-f).

Onciforme (Fig. 2f) - L'apophyse postérieure est cassée. Le bord distal de la face antérieure est régulièrement convexe, le bord latéral à peine convexe. Cette face est très semblable à celle d'un spécimen de Sansan figuré par Heissig (2012 fig. 163 p. 392). Il n'y a pas d'expansion postérieure de la facette pour le pyramidal. Les dimensions (L x H = 56 x 43 mm) permettent d'éliminer *B. brachypus* et *A. simorre*, elles sont compatibles avec celles de *D. sansaniensis* et de *D. steinheimensis* (Guérin, 1980). Elles correspondent bien à celles des 7 à 11 *D. sansaniensis* de Sansan données par Heissig (2012 tabl. 30 p. 393). L'attribution du seul exemplaire connu d'onciforme à *D. steinheimensis* n'étant pas certaine nous déterminons cet os, avec quelques réserves, comme *D. sansaniensis*.

Calcanéum (Fig. 2e) - L'os est robuste avec un tuber calcanei massif, épais mais pas très étiré transversalement, son axe fait un angle droit avec l'axe du corps de l'os. En vue latérale le bord postérieur est faiblement concave et l'insertion pour le muscle long péronier est bien marquée. La facette d'articulation distale pour l'astragale est réduite. Les deux autres facettes pour l'astragale sont séparées par une gorge étroite dans sa partie proximale et qui s'évase dans sa partie distale, la facette latérale est la plus vaste. La facette articulaire pour le cuboïde est trapézoïdale, étirée verticalement et ensellée. Dimensions: L = 118 mm ; DT tubérosité = 44 mm ; DAP tubérosité = 53 mm ; DT sustentaculum = 72,5 mm ; DAP bec = 59 mm. Cet os est bien trop long pour être attribué à *D. steinheimensis*, *A. simorre* ou *B. brachypus*. Sa morphologie, ses dimensions et ses proportions sont tout à fait comparables à celles de *D. sansaniensis*.

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Sous-famille TELEOCERATINAE Hay, 1902

Genre *Brachypotherium* Roger, 1904

Les Brachypothères sont 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 moeurs étant elles aussi hippopotamoïdes. L'extension géographique du genre est très importante : il est connu en Europe, en Afrique et en Amérique du Nord. Il ne comprend que deux espèces européennes, *B. brachypus* (Lartet, 1851) et *B. goldfussi* (Kaup, 1834).

Brachypotherium brachypus (Lartet, 1851)

B. brachypus est une espèce de grande taille à la main tridactyle. L'espèce est connue en Europe de l'Orléanien moyen (MN 4, Montréal du Gers, Bézian, La Romieu) jusqu'à l'Aragonien supérieur (Cerdeño, 1993), c'est-à-dire de MN 4 à MN 8.

Localité type : Simorre (Gers, MN 7)

Matériel : 1 P/3 gauche figurée in Jullien et al. (1979) MHNM 16 051-5 ; 1 fémur gauche MHNM 16 051-146.

Description

P/3 - C'est cette dent qui a permis à Jullien et al. (1979) de signaler la présence de *Brachypotherium* sp. Le cingulum labial est bien marqué et remonte assez haut tant antérieurement que postérieurement. Le cingulum lingual est limité au retour du cingulum antérieur qui barre le débouché de la vallée antérieure. Cette dernière est limitée à un sillon très abrupt. La branche linguale du paralophide est très courte. La branche linguale du métalophide est inclinée lingualement et réduit le débouché de la vallée postérieure. Il existe deux sillons externes, un vertical et aigu séparant l'hypolophide du métalophide et un plus large incliné postérieurement de bas en haut. Les dimensions (41 x 38,5 mm) correspondent à celles de *B. brachypus* (Cerdeño, 1993).

Fémur - L'os est vrillé et la tête de l'épiphyse proximale est un peu écrasée. Le troisième trochanter n'est pas très développé. Dimensions : L = 447 mm ; DT tête = 84,5 ; DT 3^e trochanter = 110 mm ; DAP minimum de la diaphyse environ 62 mm ; DT distal = 114 mm et DAP distal = 139 mm. Les dimensions et proportions excluent les trois espèces *A. simorre*, *D. steinheimensis* et *D. sansaniensis*. Cerdeño (1993) donne les dimensions de deux fémurs de *Brachypotherium brachypus* de Malartic et de Baigneaux, elles correspondent à celles du fémur de Collet-Redon.

Famille CHALICOTHERIIDAE Gill, 1872

Sous-famille SCHIZOTHERIIDAE Holland et Peterson, 1914

Le sous-ordre des Chalicotherioidea Gill, 1872 regroupe des Périssodactyles aberrants, de grande taille, dotés de puissantes griffes bifides et chez qui la mésaxonie peut ne plus exister. La principale famille est celle des Chalicotheriidae Gill, 1872 ; bien représentée à l'Oligocène supérieur elle a disparu au Miocène terminal en Europe et en Amérique du Nord mais survit jusqu'au Pléistocène en Afrique et en Asie sud-orientale.

La formule dentaire de l'adulte est 0/3 I, 0/0-1 C, 3/3 P, 3/3 M. Les prémolaires sont souvent réduites, rarement molarisées. Les molaires supérieures sélénolophodontes (Zapfe en 1979 les qualifie de bunosélénodontes) brachyodontes à ectolophe en W ont un protocône volumineux, surbaissé, qui conserve son individualité ; leurs lophes sont décalés postérieurement du côté lingual. Les molaires inférieures sont en double croissant.

La famille des Chalicotheriidae Gill, 1872 compte deux sous-familles évoluées (Viret, 1958 ; Coombs, 1989) :

- les Chalicotheriinae Gill, 1872, à face courte. Les molaires supérieures sont basses, à contour quadratique, avec un mésostyle en forme de bosse arrondie. Les molaires inférieures n'ont pas de métastylide apparent. Le segment prémolaires est réduit ; P/4 est la seule prémolaire inférieure molarisée. La symphyse mandibulaire porte une denture complète. Les membres antérieurs sont beaucoup plus longs que les postérieurs. Il n'y a plus de trapèze, qui est fusionné avec le Mc II. Le tibia est raccourci. L'astragale à trochlée élargie et basse porte une facette distale répondant au cuboïde, son col tend à disparaître. Les métacarpiens sont beaucoup plus longs que les métatarsiens, et la longueur des métapodes croît nettement du II au IV. La main et le pied sont tridactyles, les phalanges onguéales sont fortement comprimées transversalement. Il n'y a pas de fusions interphalangiennes, donc pas de duplex, dans cette sous-famille (Fahlke et Coombs, 2009). Les Chalicotheriinae ne sont connus que de l'Ancien Monde,

les genres principaux sont *Anisodon* Lartet, 1851, *Chalicotherium* Kaup, 1833 du Miocène d'Eurasie et *Nestoritherium* Kaup, 1859 (qui pourrait être synonyme de *Chalicotherium*) du Pliocène et du Quaternaire des Indes et de Chine ;

- les Schizotheriinae Holland et Peterson, 1914, à face longue, aux molaires tendant à devenir plus hautes sur leur ectoloppe, aux membres antérieurs un peu plus longs que les postérieurs. Les genres principaux de l'Ancien Monde sont *Schizotherium* Gervais, 1876 de l'Oligocène d'Eurasie, *Moropus* Marsh, 1877 d'Eurasie (mais il est surtout connu en Amérique du Nord), *Phyllotillon* Pilgrim, 1910 du Miocène d'Eurasie, *Metaschizotherium* von Koenigswald, 1932 du Miocène moyen d'Europe et *Ancylotherium* Gaudry, 1862 du Miocène moyen et supérieur méditerranéen et du Miocène-Pléistocène d'Afrique (Guérin et Pickford, 2005).

Genre *Metaschizotherium* von Koenigswald, 1932 (Fig. 3–6).

Metaschizotherium cf. *bavaricum* von Koenigswald, 1932

Diagnose: Schizotheriinae de taille moyenne dont les phalanges I et II des doigts II de la main et du pied sont fusionnées en duplex. Jugales à couronne relativement basse. P4/avec hypocône naissant et gros cingulum lingual. Pas de crochet aux molaires supérieures. Métastylide bien développé aux molaires inférieures, parfois présent sur P/4. Main plésiomorphique par rapport à celle d'*Ancylotherium* avec trapèze libre, processus plantaire sur le semi-lunaire, crochet disto-plantaire sur le magnum, et métacarpiens à diaphyse transversalement arrondie plutôt qu'aplatie. Mc II évolué car raccourci par rapport à la largeur de sa diaphyse. Astragale asymétrique à bord latéral bas et col faiblement développé (Coombs, 2009).

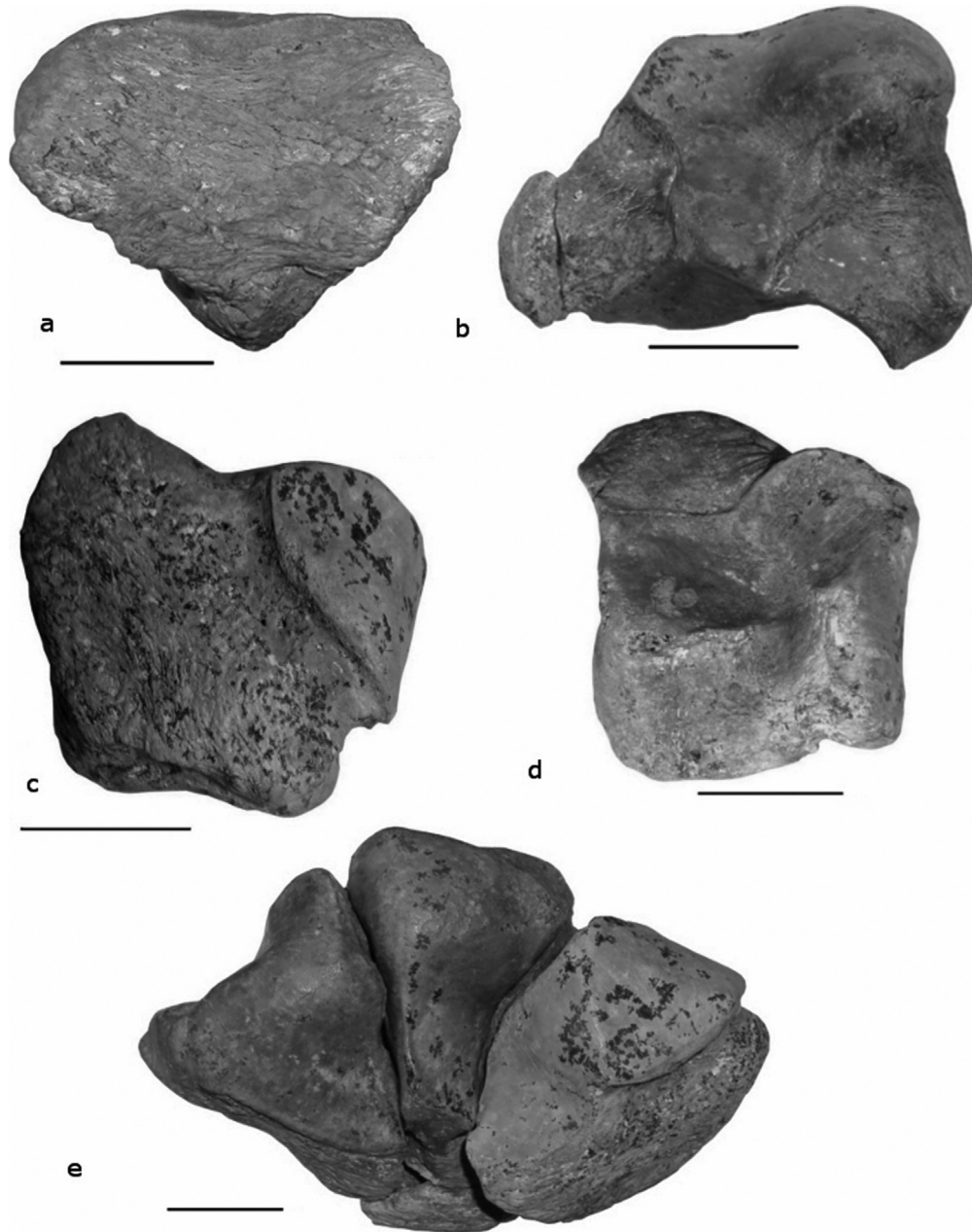


Fig. 3. *Metaschizotherium* cf. *bavaricum* de Collet-Redon. a : vue antérieure du trapézoïde gauche MHNM 16 051-17 ; b : vue latérale du magnum gauche MHNM 16 051-22 ; c : vue antéro-latérale de l'onciforme gauche MHNM 16 051-16 ; d : vue médiale de l'onciforme gauche MHNM 16 051-16 ; e : vue proximale des trapézoïde, magnum et onciforme gauches (Échelles : 2 cm).

Metaschizotherium cf. *bavaricum* from Collet-Redon. a : anterior view of the left trapezoid MHNM 16 051-17 ; b : lateral view of the left magnum MHNM 16 051-22 ; c : fronto-lateral view of the left unciform MHNM 16 051-16 ; d : medial view of the left unciform MHNM 16 051-16 ; e : proximal view of the left trapezoid, magnum and unciform.

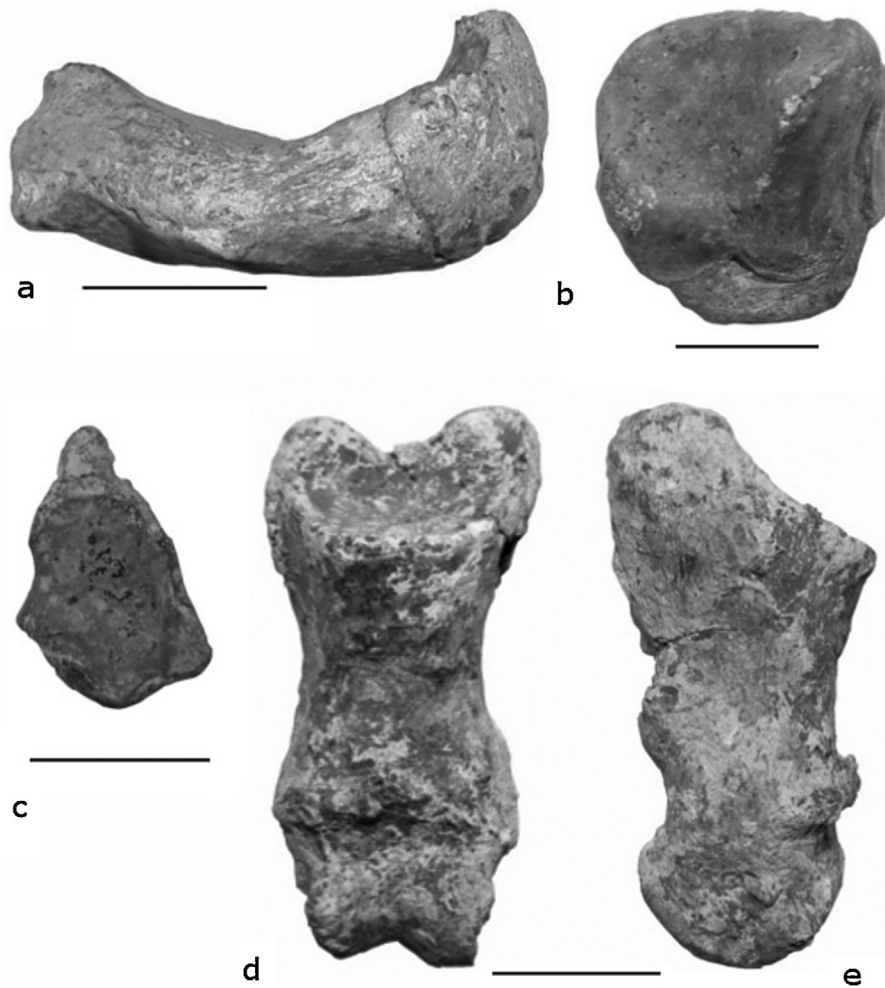


Fig. 4. *Metaschizotherium* cf. *bavaricum* de Collet-Redon. a : vue médiale du naviculaire droit MHN 16 051-21 ; b : vue proximale du cuboïde gauche MHN 16 051-19 ; c : vue distale du grand cunéiforme droit MHN 16 051-18 ; d : vue de la face antérieure du duplex du pied MHN 16 051-24 ; e : vue de côté du duplex du pied MHN 16 051-24 (Échelles : 2 cm).

Metaschizotherium cf. *bavaricum* from Collet-Redon. a : medial view of the right navicular MHN 16 051-21; b : proximal view of the left cuboid MHN 16 051-19; c : distal view of the right big cuneiform MHN 16 051-18; d : front view of the foot duplex MHN 16 051-24; e : side view of the foot duplex MHN 16 051-24.

La définition du genre *Metaschizotherium* ainsi que des espèces qu'il contient sont encore discutées même si les études par [Coombs \(2009\)](#) de l'abondant matériel de Sandelzhausen (Allemagne, MN 5), et par [Fahlke et Coombs \(2009\)](#) de celui de Petersbuch (Allemagne, MN 6) apportent des précisions. *Metaschizotherium* a quelquefois été considéré comme synonyme de *Phyllotillon* ainsi que d'*Ancylotherium*, pour plus de détails voir [Coombs \(2009\)](#). L'espèce *Chalicotherium wetzeleri* [Kowalewsky, 1873](#), gisement-type Eggingen (Allemagne, MN 2) a été placée dans le genre *Metaschizotherium* par [Fejfar et al. \(1997\)](#) sans justification. Cette attribution n'est pas unanimement acceptée, [Antunes et Ginsburg \(2000\)](#) suggèrent que ce matériel soit attribué à un nouveau genre, [Coombs \(2009\)](#) pense que le matériel appartient bien à un Schizothériiné mais qu'il doit être réétudié.

Outre le possible *M. wetzeleri* le genre contient deux espèces européennes, *M. bavaricum* von Koenigswald, 1932 et *M. fraasi* von Koenigswald, 1932. Ces deux espèces n'étaient jusqu'à présent connues qu'en Allemagne et en Autriche. En France le matériel de La Grive Saint-Alban (Isère, MN 7-8) décrit comme appartenant à *Metaschizotherium fraasi* par von Koenigswald a été attribué à *Phyllotillon naricus* par [Viret \(1961\)](#) puis à *Phyllotillon grivensis* nov. sp. par [Mein et Ginsburg \(2002\)](#). L'espèce africaine *Metaschizotherium hennigi* [Dietrich, 1942](#) a été placée dans le genre *Ancylotherium* ([Thenius, 1953](#) ; [Butler, 1965](#)).

Diagnose de *M. bavaricum* (Coombs, 2009) : taille en moyenne inférieure à celle de *M. fraasi*. P4/avec hypocône mieux développé que chez *M. fraasi*, M3/avec fort hypocône. Molaires supérieures avec protocône plus petit et plus pointu que chez *M. fraasi*. Astragale avec processus médio-plantaire proéminent.

Gisement type : Häder (Allemagne, MN 5).

Autres gisements : probablement Voitsberg (Autriche, MN 4-5), Viehausen (Allemagne, MN 5), Sandelzhausen (Allemagne, MN 5), Stätzling (Allemagne, MN 6).

Diagnose de *M. fraasi* (Fahlke et Coombs, 2009) : Dents et squelette post-crânien en moyenne plus grands que chez *M. bavaricum*. L'hypocône de la M3/est faible. Molaires supérieures avec protocône plus gros à sa base mais moins pointu que chez *wetzeleri* et *bavaricum*, soumis à une usure plus forte que chez ces derniers. P4/plus large par rapport à sa longueur. P4/à hypocône non distinct. M/2 plus petite que M/3. I inférieures bien développées et plus grandes que chez *M. bavaricum*.

Gisement type : Steinheim am Albuch (Allemagne, MN 7-8).

Autres gisements : Kultak (Turquie, MN5-6, [Kaya et al., 2001](#)), Petersbuch 71 (Allemagne, MN 6), probablement Kaisersteinbruch (Autriche, MN 7-8). [Sempregon et al. \(2011\)](#) ont démontré, par analyse de la micro-usure dentaire, que *M. bavaricum*, comme *M. fraasi*, était un consommateur d'écorces, de fruits et de feuilles. Le second aurait vécu sous un climat plus sec et dans un environnement plus



Fig. 5. *Metaschizotherium* cf. *bavaricum* de Collet-Redon : a : vue de la face antérieure du Mt IV droit MHNM 16 501-15 ; b : vue de la face médiale du Mt IV droit MHNM 16 501-15 ; c : vue de la face proximale du Mt IV droit MHNM 16 501-15 (Échelles : 2 cm).

Metaschizotherium cf. *bavaricum* from Collet-Redon : a : front view of the right Mt IV 16 501-15 ; b : medial view of the right Mt IV 16 501-15 ; c : view of the proximal face of the right Mt IV 16 501-15.

ouvert que le premier. Le genre est aussi présent à Tannhausen (Allemagne), Kirrberg (Sarre), Muttershofen (Bavière), tous relevant de la zone MN 6. Il existe également à Buchdorf (Allemagne, MN 6?), mais le matériel est insuffisant pour préciser l'espèce.

Matériel de Collet-Redon : 1 trapézoïde gauche MHNM 16 051-17 ; 1 magnum gauche MHNM 16 051-22 ; 1 oncifforme gauche MHNM 16 051-16 ; 1 naviculaire droit MHNM 16 051-21 ; 1 grand cunéiforme droit MHNM 16 051-18 ; 1 petit cunéiforme (mésocunéiforme) droit MHNM 16 051-130 ; 1 cuboïde gauche MHNM 16 051-19 ; 1 Mt IV droit complet MHNM 16 501-15 ; 1 duplex du pied

MHNM 16 051-24 ; 2 phalanges II MHNM 16 501-20 et MHNM 16 051-23.

Description :

Trapézoïde (Fig. 3a) - Dimensions : H = 35,5 mm ; DT = 47 mm ; DAP anato = 40 mm ; DAP max = 54 mm. Pour *M. bavaricum*, d'après la Fig. 7A, B, C, D de Coombs (2009), les dimensions sont DAP maxi = 56 mm, DAP anato = 44 mm ; H = 34 mm. L'os est très semblable à la pièce homologue figurée par Coombs. En vue antérieure le bord proximal est subrectiligne, les bords postérieur et antérieur sont convexes, le bord distal est en V. La face supérieure de forme

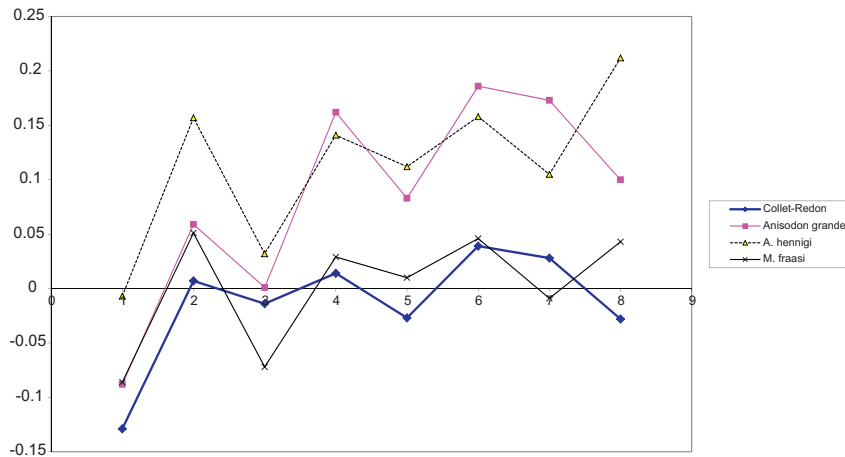


Fig. 6. Diagramme des rapports du Mt IV de *Metaschizotherium* cf. *bavaricum* de Collet-Redon comparé aux Mt IV de *Ancylotherium hennigi* du Plio-Pléistocène d'Afrique orientale et d'*Anisodon grande* du Miocène moyen de Sansan (Gers, France). Les variables sont dans l'ordre : 1 = L = length ; 2 = DT prox = proximal transverse diameter ; 3 = DAP prox = proximal anteroposterior diameter ; 4 = DT dia = transverse diaphysis diameter ; 5 = DAP dia = anteroposterior diaphysis diameter ; 6 = DT max dist = maximal distal transverse diameter ; 7 = DT dist = transverse distal diameter (articular) ; 8 = DAP dist = anteroposterior distal diameter (articular). Référence est le Rhinocerotidae *Diceros bicornis*.

*Simpson diagram of the Mt IV of Metaschizotherium cf. bavaricum from Collet-Redon compared with the Mt IV of the East African Plio-Pleistocene Ancylotherium hennigi and of Anisodon grande from the Middle Miocene of Sansan (Gers, France). Variables are 1 = L = length ; 2 = DT prox = proximal transverse diameter ; 3 = DAP prox = proximal anteroposterior diameter ; 4 = DT dia = transverse diaphysis diameter ; 5 = DAP dia = anteroposterior diaphysis diameter ; 6 = DT max dist = maximal distal transverse diameter ; 7 = DT dist = transverse distal diameter (articular) ; 8 = DAP dist = anteroposterior distal diameter (articular). Reference is the Rhinocerotidae *Diceros bicornis*.*

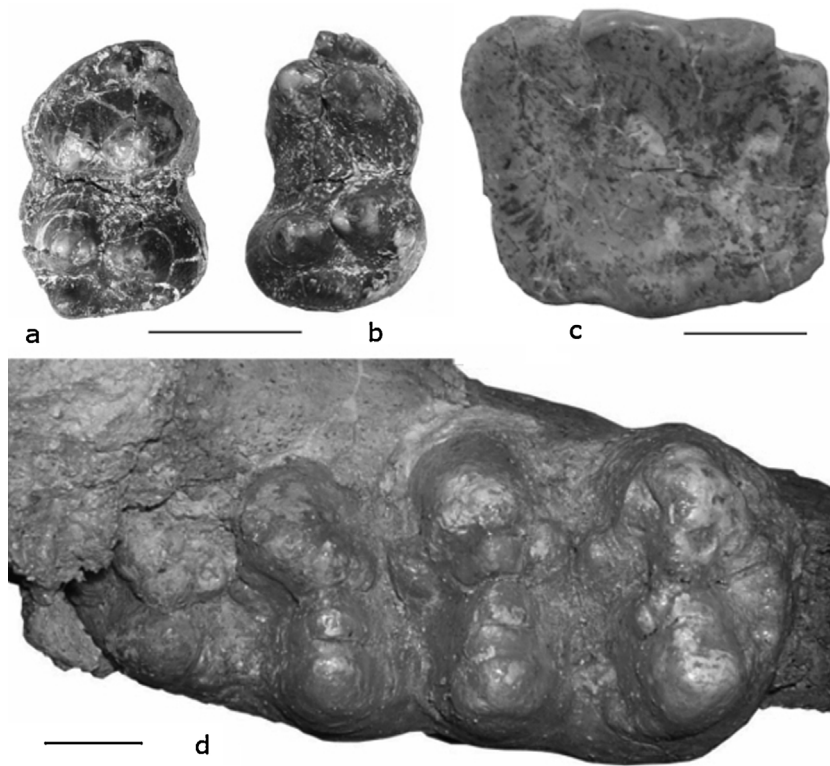


Fig. 7. *Gomphotherium subtapiroideum* de Collet-Redon : a : vue occlusale de la D3/droite MHNM 16 501-21 ; b : vue occlusale de la D3 gauche MHNM 16 501-20 ; c : dent jugale très usée du Proboscideen indéterminé de Collet-Redon ; d : vue occlusale de la M/3 de l'hémimandibule gauche MHNM 16 501-142 (Échelles : 2 cm).
Gomphotherium subtapiroideum from Collet-Redon : a : occlusal view of the right D3/MHNM 16 501-21 of ; b : occlusal view of the left D3/MHNM 16 501-20 ; c : very abraded cheek tooth of the undetermined Proboscidean from Collet-Redon ; d : Occlusal view of the M/3 of the left hemimandible MHNM 16 501-142.

triangulaire est entièrement articulaire, elle correspond au scaphoïde, cette facette articulaire débordant sur la face médiale. En face latérale il s'articule avec le magnum par deux facettes. Une facette proximale en triangle dans sa partie antérieure et en bande très étroite dans sa partie postérieure est séparée de la deuxième facette par une large vallée peu profonde, cette facette en triangle occupe une position postérieure et passe en continuité avec la facette distale pour le Mc II. La face médiale est creusée, la partie déprimée est occupée par une facette articulaire sans doute pour le trapèze. La face distale répond au Mc II.

Magnum (Fig. 3b) - La face supérieure en dièdre aigu répond latéralement au semi-lunaire et médialement au scaphoïde, elle est deux fois plus large côté semi-lunaire. En face latérale se trouve une facette articulaire pour l'onciforme de forme elliptique à grand axe vertical, proximale elle atteint presque la facette pour le semi-lunaire et distalement elle fait un dièdre aigu avec la facette pour le Mt III. La face antérieure est formée dans sa partie distale par un ellipsoïde qui se prolonge proximale par un col long et étroit dont le bord proximal est en V inversé. En face médiale on observe deux facettes articulaires pour le trapézoïde. La proximale est triangulaire dans sa partie antérieure puis se poursuit par une bande de très faible extension verticale, elle passe en continuité à la facette pour le scaphoïde sur toute sa longueur. La deuxième en position postérieure est en ellipse à grand axe antéro-postérieur, son extension verticale est limitée, elle passe en continuité avec la facette articulaire pour le Mc II en faisant un dièdre aigu. La facette articulaire pour le Mc II est rectangulaire, étirée antéro-postérieurement sur presque toute la profondeur de l'os. La face distale est presque entièrement occupée par la surface articulaire pour le Mc III. La morphologie est très semblable à celle du magnum figuré par Coombs (2009 fig. 5D, E et F). Dimensions : DAP = 65 mm ; DT = 34 mm ; H = 50 mm.

Onciforme (Fig. 3c-d) - L'os est haut et étroit : DAP = 47 mm ; DT = 31 mm ; H = 44 mm. La face proximale est entièrement articulaire, avec une facette répondant au semi-lunaire, ensellée d'avant en arrière, qui en arrière passe par un dièdre assez aigu à une facette pour le pyramidal. La face latérale est trapézoïdale, sans articulation sauf une facette antérieure pour le pyramidal qui débordant en haut et en arrière de la face latérale. Son bord supérieur est bien concave, son bord inférieur légèrement concave. La face médiale possède en son milieu une facette répondant au magnum, et deux autres répondant aux Mc III et IV dans la partie basse de la face. La partie proximo-postérieure de la face médiale est beaucoup moins globuleuse que pour *M. fraasi*, et se rapproche de *M. bavaricum*. La face distale ne s'articule qu'avec le Mc IV. Pour *M. bavaricum*, d'après la Fig. 6D de Coombs (2009), la hauteur est d'environ 42,5 mm et le DT d'environ 33 mm. Pour *M. fraasi*, DAP = 56 à 62 mm, DT = 32,5 à 34 mm, H = 43,5 à 49,2 mm. La forme est voisine de celle de *bavaricum* sauf pour l'angle postéro-supérieur beaucoup plus saillant et arrondi en vue médiale. Les dimensions et la morphologie de l'onciforme du chalicothère de Collet-Redon sont plus proches de *M. bavaricum*. Le trapézoïde, le magnum et l'onciforme appartiennent probablement au même individu (Fig. 3e).

Naviculaire (Fig. 4a) - Dimensions : DT = 39,5 mm ; DAP = 57,5 mm ; H = 31 mm. L'os est long, large et bas, très concave en vue de côté, la partie la plus haute est la postérieure. La face proximale répondant à l'astragale est faiblement concave transversalement et très concave d'avant en arrière, à contour en demi-cercle. La face distale possède une grande facette médio-centrale losangique faiblement convexe, répondant au grand cunéiforme, une petite facette postéro-médiale faiblement convexe, oblique vers le haut, répondant au petit cunéiforme, et une facette antéro-latérale plate en forme de trapèze n'occupant pas toute la profondeur de l'os, qui répond au cuboïde ; cette

dernière fait un dièdre très obtus avec la grande facette losangique pour l'ectocunéiforme. Le naviculaire de *M. bavaricum* n'est pas connu. Celui de *M. fraasi* décrit par Fahlke et Coombs (2009) a un DT et un DAP très voisins de ceux de Collet-Redon, mais la hauteur de 16 mm ne correspond qu'au bord antérieur et pas à la hauteur maximale de l'os.

Grand cunéiforme (= ectocunéiforme) (Fig. 4c) - C'est un os plat dont la face antérieure en forme de parallélogramme posé à un angle proximo-latéral tronqué ; la face postérieure plus étroite présente une tubérosité proximale. La face supérieure à contour trapézoïdal est concave longitudinalement, concavo-convexe transversalement, entièrement articulaire, elle répond au naviculaire. Elle s'étend plus vers l'arrière que la face inférieure. La face médiale est presque entièrement articulaire. La facette articulaire proximale est étirée en demi-ellipse, elle répond probablement au petit cunéiforme, la distale en trapèze à bord supérieur concave répond certainement au Mt II. La face latérale est entièrement articulaire sur la moitié antérieure et articulaire postérieurement sur la moitié supérieure de la face, cette facette répond au cuboïde. En dessous se trouve une facette d'articulation pour le Mt IV. La face inférieure est entièrement articulaire et répond au Mt III et (en partie, parce qu'il s'articule aussi avec la face latérale) au Mt IV. Dimensions de la pièce de Collet-Redon : L = 40 mm ; l = 35 mm ; H = 19,5 mm. L'ectocunéiforme de *M. bavaricum* était inconnu, celui de *M. fraasi* est beaucoup plus long que celui de Collet-Redon car il existe une tubérosité postérieure bien développée. Dimensions de l'ectocunéiforme de *M. fraasi* d'après Fahlke et Coombs (2009) : L = 46,5 mm ; l = 37,1 mm ; H = 19 mm.

Petit cunéiforme - La face antérieure est pentagonale, son bord supérieur est en V renversé, le bord distal est rectiligne. En face proximale la facette articulaire pour le naviculaire, de forme trapézoïdale, est prolongée par une petite expansion postéro-médiale. La face distale est entièrement articulaire pour le Mt II. Elle est fortement convexe dans la partie antérieure, elle devient ensuite concave antéropostérieurement et déborde sur la face médiale. La partie antérieure de la face médiale est articulaire, c'est le prolongement de la surface articulaire pour le Mt II, la partie postérieure n'est pas articulaire. Il n'y a pas de surface articulaire pour le premier cunéiforme. La face latérale est entièrement articulaire, elle répond au grand cunéiforme, elle est étirée antéro-postérieurement, son bord distal est sinusoïdal et moins étiré que le bord proximal. Sur la partie antérieure elle passe en continuité à la surface articulaire proximale en faisant un dièdre légèrement obtus. Les dimensions sont : DT = 22,5 mm, DAP = 30 mm, H = 13 mm. Il n'y avait pas jusqu'ici de petit cunéiforme connu pour *M. bavaricum*. Un spécimen est connu pour *M. fraasi*, ses dimensions sont plus grandes et l'articulation distale pour le Mt II, franchement plate, est très différente ; l'expansion postéro-médiale n'existe pas (Fahlke et Coombs, 2009). Dimensions du petit cunéiforme de *M. fraasi* : DT = 26,6 mm ; DAP = 37 mm ; H = 16,2 mm.

Cuboïde (Fig. 4b) - La tubérosité postérieure (le « tibio-volar process » de Coombs) est réduite, son expansion verticale est faible, elle ne dépasse pas le plan de la face distale. Les bords distal et latéral de la face antérieure sont convexes, le bord proximal et le bord médial sont concaves. La hauteur médiale est plus forte que la latérale. La face proximale, trapézoïdale, est entièrement articulaire pour le calcaneum, cette surface articulaire déborde sur la face postérieure. En face médiale la facette articulaire pour le naviculaire est étirée antéro-postérieurement, elle fait un dièdre aigu avec la facette proximale. En position antéro-distale une facette piriforme, dont la plus grande hauteur est postérieure, répond au grand cunéiforme, elle fait un dièdre aigu avec la facette articulaire distale pour le Mt IV. La facette distale est presque entièrement occupée par la facette articulaire pour le Mt IV. Dans l'angle antéro-médial une petite facette triangulaire relevée dont la séparation avec celle pour le Mt IV n'est pas marquée, répond apparemment au Mt III. Dimensions :

DT = 43 mm ; DAP = 45 mm ; H = 36,5 mm. Les dimensions pour *M. bavaricum* prises d'après la Fig. 10E de Coombs (2009) donnent environ 55,5 mm pour le DAP et 27 mm pour la hauteur. La facette articulaire pour le naviculaire est séparée de celle pour le calcaneum. La tubérosité postérieure est beaucoup plus développée, ce qui explique la différence dans le DAP. Le cuboïde s'articule avec le Mt III et le Mt IV. Il y a une forte apophyse postérieure, absente à Collet-Redon. Pour *M. fraasi*, DAP = 47,5 à 56,6 mm, DT = 40,9 à 46,8 mm, H = 28,5 à 31,5 mm ; il n'y a pas de facette proximale pour l'astragale. Le cuboïde ne s'articule pas avec le Mt III, mais seulement avec le Mt IV. La morphologie du cuboïde de Collet-Redon, différente de celle des *M. bavaricum* et *M. fraasi*, évoque plus celle des cuboïdes d'*Anisodon grande* de Sansan et *Chalicotherium goldfussi* de La Grive-Saint-Alban, mais il est considérablement plus petit que ces deux derniers (Guérin, 2012). Le cuboïde du *Phyllotillon naricus* de Buñol en Espagne est très différent par sa forme très rhinocérotoïde et ses proportions, il est notamment beaucoup plus long (Belinchon et Montoya, 1989-90).

Mt IV (Fig. 5a-b-c, Fig. 6) - Dimensions du Mt IV de Collet-Redon : L = 100,5 mm ; DT prox = environ 39 mm ; DAP prox = 30,5 mm ; DT dia = 22 mm ; DAP dia = 20 mm ; DT max dist = 38 mm ; DT dist = 36,5 mm ; DAP dist = 33,5 mm. 100 x DT max dist/L = 37,8. 100 x DT prox/L = 42,3. L/DT max dist = 2,64 (*fraasi* 2,9). L/DT dia = 3,59 (*fraasi* 3,6 et 4,1). D'après la Fig. 11A-C-E de Coombs (2009) on peut estimer que l'on a pour *M. bavaricum* un DT prox d'environ 39 mm, un DAP prox de 30,5 mm, un DT dia de 22 mm, un DAP dia de 20 mm.

La Fig. 6 est un diagramme des rapports du Mt IV de Collet-Redon comparé à ceux de *Metaschizotherium fraasi* (d'après les données de Fahlke et Coombs, 2009), du Schizotheriinae mio-pléistocène africain *Ancylotherium hennigi* et du Chalicotheriinae *Anisodon grande* du Miocène moyen de Sansan (Guérin, 2012). Le référentiel est la moyenne des valeurs d'une quarantaine de Mc IV adultes du rhinocéros « noir » africain actuel *Diceros bicornis*. Ce diagramme met en évidence une grande similitude de proportions du spécimen de Collet-Redon avec *M. fraasi*, dont il ne se distingue que par sa taille plus petite et les proportions relatives de ses deux diamètres articulaires distaux ; *A. hennigi* a les proportions de *M. fraasi* mais est beaucoup plus grand. *Anisodon grande* montre des proportions très différentes, il est relativement court mais beaucoup plus robuste, notamment au niveau de sa diaphyse et de son épiphyse distale. Ces différences de proportions semblent caractéristiques des deux sous-familles. En face proximale (Fig. 5c) l'articulation pour le cuboïde est en forme de trapèze plus haut côté médial que côté latéral ; sur le bord médial l'encoche en demi-cercle correspond à la séparation des deux facettes proximo-médiales. La face antérieure (Fig. 5a) a la forme d'un sablier, son bord supérieur est légèrement concave. Il y a une tubérosité distale sur le bord latéral. Son bord distal est fortement convexe et l'articulation distale avec la première phalange remonte sur la face antérieure. La face médiale (Fig. 5b) présente deux facettes proximales pour le Mt III, elles sont en contact avec l'articulation proximale, mais séparées par un sillon en sablier ; l'antérieure est grande et triangulaire, la postérieure plus petite est subcirculaire. Le bord distal est fortement convexe, remontant (comme l'articulation qu'il borde) bien plus haut postérieurement qu'antérieurement. Il n'existe pas de facette pour le grand cunéiforme, c'est également le cas chez *M. bavaricum* alors qu'il en existe une chez *M. fraasi* (Fahlke et Coombs, 2009). La face postérieure est dissymétrique proximale (il y a une tubérosité proximo-latérale) et distalement (le plan sagittal de l'articulation distale est orienté vers le bas et l'intérieur). La diaphyse montre une section en quart de cercle, plus profonde latéralement que médialement.

Chez *M. bavaricum* de Sandelzhausen l'articulation proximale atteint l'angle postéro-latéral de la face, le DAP latéral est moins inférieur au DAP médial, et il n'existe pas de tubérosité postéro-latérale en haut de la diaphyse. En vue de face le bord supérieur

de l'épiphyse proximale est subrectiligne. D'après la Fig. 11A-C-E de Coombs (2009) on peut estimer certaines dimensions : DT prox = 39 mm, DAP prox = 31 mm, DT dia = 23 mm, DAP dia = 21 mm, mais peut-être s'agit-il d'un animal pas encore adulte (Coombs ne le précise pas alors que pour le magnum elle signale qu'il s'agit d'un jeune). Pour *M. fraasi* de Petersbuch, l'os est plus long qu'à Collet-Redon. En vue de face la diaphyse est droite avec des bords à peu près parallèles, le bord supérieur de l'épiphyse proximale est concave, et l'épiphyse proximale est plus brusquement élargie. L'épiphyse distale est plus globuleuse en vue médiale. Dimensions des deux Mt IV complets de *M. fraasi* de Petersbuch (Fahlke et Coombs, 2009) : L = 106,8–115,2 mm ; DT prox = 45,2–48,7 mm ; DT dia = 28–30 mm ; DT maxi dist = 37–40,2 mm ; les dimensions suivantes ont été obtenues à partir des figures F-G pl. 11, elles correspondent au plus grand des deux Mt IV (MR P/71–73) : DAP prox = 35 mm ; DAP dia = 24,5 mm ; DT artic dist = 33 mm ; DAP dist 40 mm. L'indice de robustesse du Mt IV de Collet-Redon (27,9) est comparable à ceux des deux Mt IV de *M. fraasi* (26,2 et 26), cependant le Mt IV de Collet-Redon est bien plus proche par sa morphologie, ses dimensions et ses proportions de *M. bavaricum* que de *M. fraasi*.

Duplex (Fig. 4d-e) - Cet os résulte de la fusion de la phalange I et de la phalange II du doigt II du pied. Cette fusion est connue dans cinq genres de chalicotheriines, tous Schizotheriinae : *Metaschizotherium*, *Moropus*, *Phyllotillon*, *Tylocephalonyx* et *Ancylotherium* (Coombs et Rothschild, 1999 ; Coombs, 2009). De face l'allure générale est en forme de sablier. Au niveau de la fusion des deux phalanges l'os présente des rugosités. La facette articulaire proximale en forme de haricot répond au Mt II, elle est concave et fortement inclinée de haut en bas et d'arrière en avant. Le DT maximal distal se situe au niveau de la fusion entre les deux phalanges. En vue antérieure, le duplex de *M. fraasi* (Fahlke et Coombs, 2009 Fig. A, pl 12,) est moins étranglé en son milieu.

Les dimensions du duplex de Collet-Redon sont : L = 68 mm ; DT prox = 33 mm ; DAP prox = 33 mm ; DT dia = 21 mm ; DAP dia = 21 mm ; DT dist max = 28 mm ; DT dist = 21,5 mm ; DAP dist = 23 mm. L'indice de robustesse est de 31,2. Ces valeurs sont très proches de celles du duplex de Häder attribué par erreur par von Koenigswald, 1932 à la main de "*Chalicotherium*" grande, et maintenant déterminé comme *M. bavaricum* (Coombs, 2009, Fahlke et Coombs, 2009).

Dimensions du duplex de *M. bavaricum* de Häder : L = 68 mm ; DT prox = environ 34 mm ; DAP prox = 24,7 mm ; DT dia = 22,1 mm (Fahlke et Coombs, 2009). Ces données peuvent être complétées d'après la Pl. 2, fig. 22 de von Koenigswald (1932) : DT distal maxi (sus-articulaire) = 28 mm, DAP dist = 26 mm. L'indice de robustesse $100 \times \text{DT dia}/L$ est 32,5 d'après les mesures de Fahlke et Coombs (2009), et 32,3 d'après la figure de von Koenigswald, 1932.

Dimensions du duplex de *M. bavaricum* de Sandelzhausen, estimées d'après la Fig. 13A–B–C de Coombs (2009) : L = 66 mm ; DT prox = 33 mm ; DAP prox = 28 mm ; DT dia = 22 mm ; DT dist max = 29 mm, ce qui donne un indice de robustesse de 33,3.

Dimensions du duplex de *M. fraasi* de Petersbuch selon Fahlke et Coombs (2009) : L = 61,5 mm ; DT prox = 34,1 mm ; DAP prox = 25,4 mm ; DT dia = 25,7 mm. Les dimensions complémentaires ont été estimées d'après la Pl. 12, fig. A et B de Fahlke et Coombs : DT artic dist = 23 mm ; DAP dist = 25,5 mm. L'indice de robustesse est de 41,8.

Le duplex du doigt II postérieur de *Phyllotillon naricus* de Buñol (MN 5) est différent. Il est plus long (75 mm) et sa diaphyse est en colonne (Belinchon et Montoya, 1989–90).

Le duplex du pied de Collet-Redon est très proche de celui de *M. bavaricum*.

Conclusion sur le Chalicotheriidae : Les pièces de Collet-Redon sont assez ressemblantes à celles de *M. bavaricum*, mais les quelques différences notées ainsi que l'absence de dents nous

incitent à attribuer l'ensemble de ce matériel à *Metaschizotherium cf. bavaricum*.

Superordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Genre *Gomphotherium* Burmeister, 1837

Les représentants du genre possèdent une mandibule longirostre, quatre défenses, les deux défenses supérieures présentent une bande d'émail sur la partie labiale, et les deux inférieures dépourvues d'émail ont une section piriforme à ronde, le nombre des lophes ou lophides des D est de trois. Le genre apparaît en Europe au Miocène inférieur (MN 3) avec *G. sylvaticum* Tassy, 1985 défini à Artenay (Loiret, MN 3) et disparaît au début du Miocène supérieur (MN 9) avec *G. steinheimense* (Klähn, 1922). L'espèce-type *G. angustidens* (Cuvier, 1817) est définie à Simorre (Gers, MN 7) L'amébélodonte *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933) est contemporain de *G. angustidens*, il est connu en France de MN 4 à MN 8 (Tassy, 1984), il est défini à Sansan (MN 6).

Gomphotherium subtaapiroideum (Schlesinger, 1917) (Fig. 7)

Localité type : Vordersdorf près de Eibiswald (Autriche, MN 5).

L'espèce est connue en Europe de MN 5 à MN 8/9 (Göhlich, 2010). Cette espèce est souvent considérée comme une sous-espèce de *G. angustidens*, pour plus de précisions voir Göhlich (2010). C'est un proboscidiien de petite taille, mesurant entre 1,5 m et 2 m de hauteur au garrot. Semprebou et al. (2011) assignent à *G. subtaapiroideum* un régime alimentaire mixte à base d'herbacées et de feuilles dans un environnement forestier ouvert.

Matériel : 1 I2/fragmentaire MHNM 16 501-142 ; 1 D2/droite MHNM 16 501- 19 ; 2 D3/une droite MHNM 16 501- 21 et une gauche MHNM 16 501- 22 ; 1 I/2 fragmentaire MHNM 16 501-141 ; 1 D/3 gauche MHNM 16 501-20 ; 1 héli-mandibule gauche fragmentaire portant M/3 MHNM 16 501-142 ; 1 héli-mandibule droite fragmentaire portant M/3 et I/2 MHNM 16 501-147 ; 1 humérus gauche MHNM 16 051-130 ; 1 MC III droit MHNM 16 501-140 ; 1 phalange proximale II ou IV MHNM 16 501 -143.

Description :

Incisive supérieure - Le fragment distal d'incisive supérieure est long d'environ 400 mm, pour des diamètres maximum et minimum respectifs de 65 et 54 mm. Göhlich (2010) donne pour un fragment distal de Sandelzhausen les valeurs correspondantes de 390, 53,5 et 40 mm.

Incisive inférieure - Il y a à Collet-Redon quatre défenses inférieures fragmentaires, une seule, droite, est vraiment étudiable, les autres sont trop incomplètes et déformées. L'absence de bande d'émail longitudinale indique que ce sont des défenses inférieures. La longueur du fragment (qui comporte la pointe) est 435 mm, avec diamètres maximum et minimum respectifs de 40 et 31 mm. Göhlich (2010) donne pour un fragment homologue de Sandelzhausen les valeurs correspondantes de 380, 58 et 38 mm.

Dentition jugale lactéale - Les quatre molaires de lait ont un aspect très primitif. Elles se caractérisent par des tubercules centraux et supplémentaires peu développés ou absents.

D2/- La dent ne présente pas de trace d'usure. En vue occlusale le contour est piriforme, le bord lingual est convexe et le bord labial légèrement concave. Elle est constituée de quatre tubercules coniques bien individualisés. Le paracône est bien plus développé que le protocône. Dans le deuxième lophe c'est le métacône qui est plus développé que l'hypocône. Le sillon médian et l'interlophe sont larges. Du tubercule posttrite antérieur part une crénelle antérieure formée de petits tubercules qui rejoint le faible cingulum antérieur. Il existe aussi une très fine crénelle antéro-labiale sur le tubercule posttrite postérieur. Du tubercule prétrite postérieur descend une fine crénelle postéro-linguale qui rejoint le cingulum postérieur également finement crénelé.

Les dimensions ($L \times l$ ant $\times l$ post = $25 \times 17 \times 19$ mm, hauteur = 18 mm) entrent dans le domaine de variation des espèces *G. angustidens* et *G. subtapiroideum*, soit $L = 23,5$ à 27 mm, $l = 17,5$ à 21,5 mm (Göhlich, 2010). Les D2/d'Archaeobelodon filholi sont plus grandes, chez *G. sylvaticum* leur largeur est nettement plus faible (Tassy, 1985).

D3/ (Fig. 7a) - Les deux dents sont très peu usées mais fortement fissurées en divers points et sur l'une il manque le cône postéro-labial. Leur morphologie est assez comparable à celle de la D/3. Elles ont deux lophes, une constriction resserre la dent au niveau de la vallée médiane, le contour occlusal est donc piriforme et les bords lingual et labial sont concaves. Le sillon médian est étroit mais profond. Le premier lophe est à peu près perpendiculaire à l'axe de la dent, le deuxième est oblique, le cône labial est plus antérieur que le lingual. Cette disposition donne une vallée médiane très ouverte labialement. Le cingulum antérieur est constitué de deux rangées de petits tubercules, le plus grand tubercule est lingual. Le cingulum postérieur est faible, crénelé, le plus grand tubercule occupe le coin lingual. Sur l'une des dents on observe un très léger cingulum labial au débouché de la vallée médiane. Les dents lactéales supérieures d'Archaeobelodon filholi présentent de multiples cuspidés secondaires et sont de dimensions supérieures à celles de Collet-Redon (Tassy, 1984, 1985). Dimensions de la D3/gauche $37 \times 24 \times 27$ mm et de la D3/droite $36,5 \times 25 \times 27$ mm, la hauteur de cette dernière est de 22 mm. Les D3/de *G. subtapiroideum* de Sandelzhausen ont une longueur de 36 mm et une largeur comprise entre 26,5 et 30,5 mm (Göhlich, 2010). Pour les D3/et D/3 d'Archaeobelodon filholi, de *G. subtapiroideum* et *G. sylvaticum* il existe un contact normal dans la moitié prétrite entre la partie postérieure du premier lophe (lophide) et la partie antérieure du second lophe (lophide) alors que chez *G. angustidens* ce contact est en diagonale ; la crête postérieure de la partie prétrite du premier lophe ou lophide est en contact avec la crête antérieure de la partie posttrite du second lophe ou lophide.

D/3 (Fig. 7b) - Cette dent très peu usée possède deux lophides. Une forte constriction resserre la dent au niveau de l'interlophide, le contour occlusal est donc piriforme et les bords lingual et labial sont concaves. Chaque demi-lophide est constitué d'un cône principal et d'un faible conule interne. Le sillon médian (sulcus) est étroit mais profond. Le premier lophe est à peu près perpendiculaire à l'axe de la dent, le deuxième est oblique, le cône lingual est plus antérieur que le labial. Cette disposition donne une vallée médiane très ouverte labialement. Le cingulum antérieur et le postérieur sont crénelés mais n'occupent pas toute la largeur de la dent, ils sont nettement séparés des lophides. Sur la partie postérieure du cône antérieur labial on observe une succession de très petits conules qui descend dans la vallée médiane, sur la partie antérieure du cône postérieur labial on observe deux petits conules. Cette disposition des conules se retrouve chez *Archaeobelodon filholi* (Tassy, 1984) et *G. subtapiroideum* (Göhlich, 2010) alors que chez *G. angustidens* c'est un conule lingual qui jouxte un conule labial (Tassy, 1984). Dimensions : $L \times l = 36 \times 24,5$ mm. Pour *G. subtapiroideum* $L \times l = 34,5$ à 36×23 à 25,5 mm (Göhlich, 2010).

Les dents lactéales de Collet-Redon sont attribuables à *G. subtapiroideum*.

Mandibules - Les deux mandibules, en très mauvais état, appartiennent vraisemblablement au même individu, un jeune adulte, dont les M/3 vierges sont incomplètement sorties. Sur la mandibule gauche la longueur de l'arrière de la M/3 à l'arrière de la symphyse est d'environ 410 mm et la largeur de la branche horizontale à l'arrière de M/3 est à peu près de 87 mm.

M/3 (Fig. 7 d) - Cette dent n'est pas entièrement sortie. Elle est bunodonte et possède 4 lophides. Les vallées sont larges et bien dégagées. Le sillon médian est bien visible sur les quatre lophides. Il y a deux conules centraux prétrites par vallée. Les collines 1, 3 et 4 ont deux tubercules prétrites et deux tubercules posttrites, la deuxième colline a deux tubercules posttrites mais

trois prétrites. De la partie antérieure du prétrite 1 part une crête qui rejoint le cingulum antérieur, il y a aussi une crête postérieure plus faible qui rejoint le tubercule central postérieur. Sur la partie prétrite du deuxième lophide viennent se greffer un tubercule antérieur et un postérieur, ce dernier est plus faible que sur le premier lophide. Les parties prétrites du troisième et du quatrième lophide présentent un léger décalage vers l'arrière par rapport aux parties posttrites. Le talon non entièrement dégagé semble faible. La dent est dépourvue de cingulum labial et de cingulum lingual. Elle est de taille moyenne ($L \times l = 145 \times 67,5$ mm) et son indice de largeur $i = l/L = 0,47$ est élevé. Ses dimensions sont très proches de celles de *G. subtapiroideum* de Sandelzhausen : pour les six M/3 complètes les longueurs, largeurs et indices moyens sont respectivement 131 à 161 mm (moyenne 144 mm), 60 à 79 mm (moyenne 68,7 mm) et 0,46 à 0,51 (moyenne 0,50) d'après Göhlich (2010). La morphologie, lophides comprimés antéropostérieurement, vallées larges, conules centraux réduits, correspond aussi avec celle du *G. subtapiroideum* de Sandelzhausen (Göhlich, 2010).

Humérus - Cet os complet est en mauvais état, la face antérieure est écrasée ou a disparu, la partie proximale est la plus détériorée. La fosse olécrânienne est large et haute. La longueur de l'os est d'environ 570 mm et son DT distal est supérieur à 167 mm. La longueur de l'os est trop faible pour *Prodeinotherium bavaricum* (Huttunen et Gölich, 2002).

Mc III - La partie latérale de l'os est abîmée. La face proximale est de forme trapézoïdale, étirée antéro-postérieurement. Elle est divisée en deux surfaces articulaires, la plus grande est médiale, elle correspond au magnum, la seconde répond à l'onciforme. Sur la face médiale la facette articulaire pour le Mc II est en contact avec la face proximale en faisant un angle obtus, elle est plus développée antérieurement que postérieurement. Dimensions : $L =$ environ 154 mm ; DAP prox = 83,5 mm ; DAP dia = environ 33,5 mm.

Phalange - Une seule première phalange droite a été recueillie. En vue antérieure le bord proximal est très oblique vers le bas, de l'extérieur vers l'intérieur, la hauteur côté externe est de 70,5 mm et seulement de 57,5 mm côté interne. La face proximale est trapézoïdale, la grande base étant externe. Les phalanges des doigts III et IV étant plus symétriques, il s'agit donc d'une phalange II ou V de la main ou du pied.

Affinités : Les défenses inférieures de *A. filholi* se distinguent de celles de *G. angustidens* par une section transversale plus aplatie. Les D3/de *A. filholi* présentent une multiplication des cuspidés secondaires et un cingulum postérieur dédoublé (Tassy, 1984). Nous attribuons donc le matériel de Collet-Redon décrit précédemment à *G. subtapiroideum*.

Proboscien indét. (Fig. 7c)

Une dent MHNM 16051-76 usée jusqu'au collet, subrectangulaire en vue occlusale, a des dimensions (48×56 mm) qui ne peuvent pas convenir pour *G. subtapiroideum*. L'extrême degré d'usure ne permet aucune observation d'ordre morphologique. Seules les dimensions et le contour occlusal peuvent nous guider, les dimensions pourraient convenir pour une P4/de *Prodeinotherium bavaricum* (dimensions de la P4/de *Prodeinotherium bavaricum* 44,7 – 51,7 \times 47,8 – 57,2 d'après Duranthon et al. (2007).

4. Conclusion sur les Périssodactyles et les Proboscidiens de Collet-Redon

Cette étude a permis d'accroître de manière conséquente la liste faunique de ce gisement et par là de mettre en évidence une grande biodiversité pour ce site du Miocène moyen. La liste faunique de ce site comprend donc désormais six Périssodactyla et deux Proboscidea. La présence du genre *Metaschizotherium* est

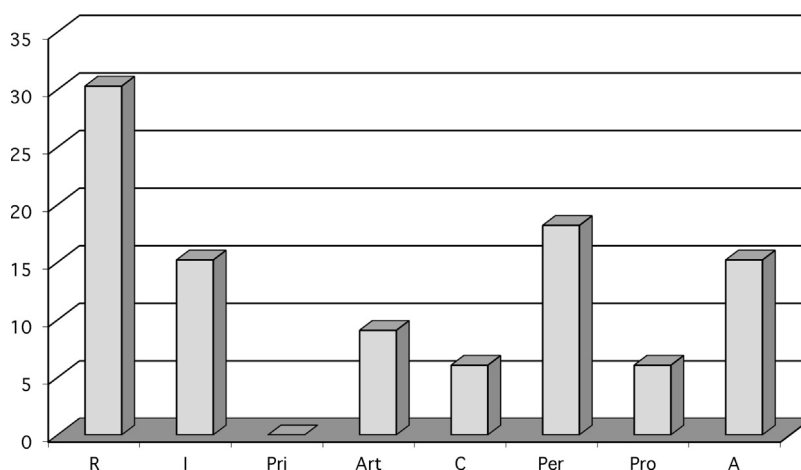


Fig. 8. Histogramme systématique de la communauté des mammifères miocènes de Collet-Redon.

Taxonomic histogram (in percentage the number of species present grouped according to the zoological classification) of the Mammalian community of Collet-Redon. The taxonomic histogram is of 8 classes corresponding more or less to Orders: R (Rodents), I (Insectivores), Pri (Primates), Art (Artiodactyls), C (Carnivores), Per (Perissodactyls), Pro (Proboscians), A (others).

avérée pour la première fois en France et quelques pièces de son squelette post-crânien sont décrites pour la première fois. Comme souvent dans les sites du Miocène moyen les rhinocéros sont très diversifiés, quatre espèces sont présentes. Collet-Redon est le plus ancien gisement où *Dicerorhinus steinheimensis* est reconnu. De plus, parmi le reste du matériel, on a noté la présence de restes (mandibules et astragales) attribuables au genre *Dorcatherium*, un astragale d'artiodactyle de petite taille n'appartenant pas au genre *Dorcatherium* ainsi qu'une mandibule fragmentaire portant M/1 appartenant au Carnivore *Ischyriactis zibethoides* (détermination P. Mein).

Implications biostratigraphiques

Les Périssodactyles de Collet-Redon, de même que *Gomphotherium subtapiroideum*, sont tous des espèces habituellement rencontrées au Miocène moyen, mais certaines sont connues depuis la fin du Miocène inférieur (MN 4 pour *D. sansaniensis* et *B. brachypus*) et d'autres, notamment les Rhinocerotidés, persistent même jusqu'au début du Miocène supérieur. Deux toutefois ont une extension temporelle plus réduite que les autres, *Anchitherium aurelianense hippoides* et *Metaschizotherium bavaricum*, qui ne sont connus qu'en MN 5 et 6. Par ailleurs le marsupial

Amphiperatherium frequens n'est pas attesté au delà de MN 6 (Ziegler, 1999). Il est donc possible de dater Collet-Redon de MN 5 ou 6. Rappelons que cette opinion est conforme à celle de Heissig (1997 et Tableau 2), qui place Collet-Redon en MN 5, alors que Storch (1999) le place d'après les Chéiroptères en zone MN 7/8.

Implications paléoenvironnementales

L'Équidé, les deux petits Rhinocerotidés, *Dicerorhinus sansaniensis*, le chalicothère et le gomphothère correspondent tous à un paysage de forêt plus ou moins ouverte et plutôt humide. Le grand *Brachypotherium* indique l'existence d'un corps d'eau à proximité, ce que confirme le Crocodilien. L'ensemble de la communauté mammalienne de Collet-Redon peut être étudié du point de vue synécologique en établissant quatre histogrammes dont les classes, représentées chacune en pourcentage, se définissent de la façon suivante :

- a. histogramme taxonomique, à 8 classes (Fig. 8) : R=Rongeurs ; I=Insectivores ; Pri=Primates ; Art=Artiodactyles ; C=Carnivores et Créodontes ; Per=Périssodactyles ; Pro=Proboscidiens ; A=Autres Ordres (dans le Néogène européen ce sont

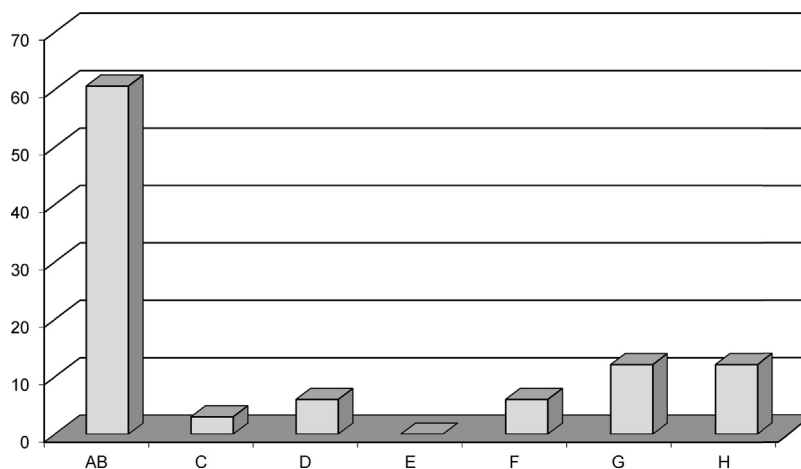


Fig. 9. Histogramme des masses de la communauté des mammifères miocènes de Collet-Redon.

Size histogram of the Mammalian community of Collet-Redon. The histogram of masses includes 7 classes: AB=less than 1 kg; C=1 to 10 kg; D=10 to 50 kg; E=50 to 100 kg; F=100 to 200 kg; G=200 to 1000 kg; H=more than 1000 kg.

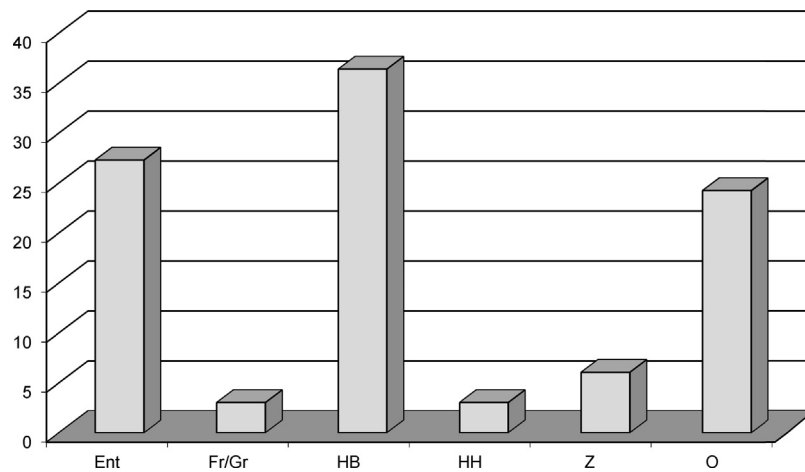


Fig. 10. Histogramme des régimes alimentaires de la communauté des mammifères miocènes de Collet-Redon.

Dietary histogram (feeding adaptations) of the Mammalian community of Collet-Redon. The dietary histogram comprises 6 classes: En = entomophages; FG = frugivores and granivores; HB = brachyodont herbivores; HH = hypsodont herbivores; Z = carnivores (zoophages); O = omnivores.

essentiellement les Chéiroptères et les Lagomorphes, c'est aussi le marsupial *Amphiperatherium*);

- b. histogramme des masses, qui compte 7 classes (Fig. 9) : AB (moins de 1 kg : Insectivores, la plupart des Rongeurs, tous les Chéiroptères); C (1 à 10 kg : la plupart des Lagomorphes, nombreux Mustélinés et Viverridés); D (10 à 50 kg : gros Mustélinés, Félinés de taille moyenne comme les *Pseudaelurus*, petits Sui-formes, petits Ruminants comme *Dorcatherium*, *Micromeryx*); E (50 à 100 kg : petits Cervidés tels *Dicrocerus* et *Heteroprox*); F (100 à 200 kg : les grands Suidés *Listriodon* et *Conohyus*, les Amphicyonidés *Amphicyon major* et *Plithocyon*); G (200 à 1000 kg : l'Equidé *Anchitherium aurelianense*, le Chalicothère *Metaschizotherium*); H (plus de 1000 kg : tous les Proboscidiens, la plupart des Rhinocérotidés);
- c. histogramme des adaptations alimentaires, qui comporte 6 classes (Fig. 10) : Ent = entomophages (surtout Insectivores et Chéiroptères); Fr/Gr = frugivores et granivores (nombreux Rongeurs, certains Primates); HB = herbivores brachyodontes (Cervidés, Tragulidés, certains Rongeurs, mastodontes, dinothères, nombreux Rhinocérotidés dont tous ceux de Collet-Redon); HH = herbivores hypsodontes (Lagomorphes, divers Rongeurs); Z = carnassiers ou zoophages (la plupart des Carnivores et des Créodontes); O = omnivores (quelques Carnivores et Créodontes,

certaines Mustélinés, certains Primates, de nombreux Rongeurs, Suidés);

- d. histogramme des adaptations locomotrices (Fig. 11), pour lequel nous avons retenu 6 classes dont la première comporte 3 sous-classes : GT pour les grands mammifères terrestres, subdivisée en f (forestiers), u (ubiquistes) et c (coureurs); PT pour les petits mammifères terrestres (Lagomorphes, nombreux Rongeurs et Insectivores, nombreux petits Carnivores, notamment Mustélinés et Viverridés); beaucoup d'espèces incluses dans cette classe passent une bonne part de leur vie sous terre, d'autres grimpent facilement aux arbres, mais ces modes de vie ne se traduisent pas par des modifications de l'anatomie osseuse); Gr-Ar pour les grimpeurs et arboricoles (comme les Primates, certains Rongeurs...); Aq pour les aquatiques (les loutres, certains Insectivores, quelques Rongeurs, en particulier les Castoridés, quelques Ongulés notamment le Rhinocérotidé hippopotamoïde *Brachypotherium brachypus*); Ae pour les Aériens (essentiellement les Chéiroptères et les écureuils volants); Fo pour les fouisseurs (certains Rongeurs et Insectivores).

Le Tableau 4 indique les catégorisations écologiques des 35 espèces de mammifères de Collet-Redon.

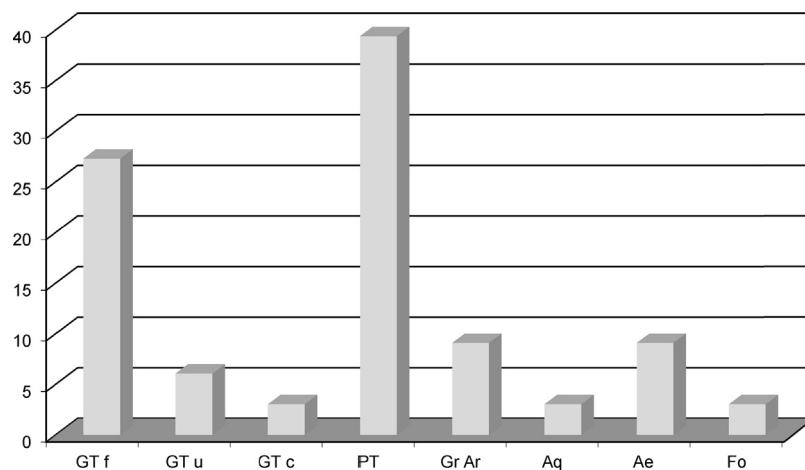


Fig. 11. Histogramme des adaptations locomotrices de la communauté des mammifères miocènes de Collet-Redon.

Locomotion adaptations. The locomotion adaptation histogram includes 6 classes: GT for large terrestrial mammals, subdivided into f (forest), u (ubiquitous) and c (runners); PT for small terrestrial mammals; Gr-Ar for climbers, scansorial and arboreal species; Aq for aquatic species; Ae for flying species; Fo for burrowers.

Tableau 4

Caractérisation écologique des mammifères miocènes de Collet-Redon.
Ecological categorization of the Miocene Collet-Redon mammals.

Taxon	Systématique	Masse	Alimentation	Locomotion
<i>Amphiperatherium frequens</i>	A	AB	Ent	Gr/Ar
<i>Erinaceus</i> sp.	I	AB	Ent	PT
<i>Galerix</i> sp.	I	AB	Ent	PT
<i>Proscapanus sansaniensis</i>	I	AB	Ent	Fo
<i>Miosorex</i> sp.	I	AB	Ent	PT
<i>Petenya robusta</i>	I	AB	Ent	PT
<i>Rhizomops brasiliensis</i>	A	AB	Ent	Ae
<i>Rhinolophus delphinensis</i>	A	AB	Ent	Ae
<i>Rhinolophus grivensis</i>	A	AB	Ent	Ae
<i>Prolagus oeningensis</i>	A	AB	HH	PT
<i>Megacricetodon minor</i>	R	AB	O	PT
<i>Megacricetodon</i> sp.	R	AB	O	PT
<i>Megacricetodon germanicus</i>	R	AB	O	PT
<i>Democricetodon mutilus</i>	R	AB	O	PT
<i>Democricetodon minor</i>	R	AB	O	PT
<i>Democricetodon</i> sp.	R	AB	O	PT
<i>Eumyarion</i> sp.	R	AB	O	PT
<i>Spermophilinus bredai</i>	R	AB	HB	Gr/Ar
<i>Microdyromys koenigswaldi</i>	R	AB	Fr/Gr	Gr/Ar
<i>Peridyromys hamadryas</i>	R	AB	HB	PT
<i>Amphicyon major</i>	C	F	Z	GT u
<i>Ischyriactis zibethoides</i>	C	D	Z	GT u
<i>Hyootherium soemeringi</i>	Ar	F	O	GT f
<i>Lagomeryx</i> cf. <i>parvulus</i>	Ar	C	HB	GT f
<i>Dorcatherium</i> sp.	Ar	D	HB	GT f
<i>Anchitherium aurelianense</i>	Per	G	HB	GT c
<i>Alicornops simorreense</i>	Per	G	HB	GT f
<i>Dicerorhinus steinheimensis</i>	Per	G	HB	GT f
<i>Dicerorhinus sansaniensis</i>	Per	H	HB	GT f
<i>Brachypotherium brachypus</i>	Per	H	HB	Aq
<i>Metaschizotherium</i> cf. <i>bavaricum</i>	Per	G	HB	GT f
<i>Gomphotherium subtapiroideum</i>	Pro	H	HB	GT f
Proboscidea indet.	Pro	H	HB	GT f

Les histogrammes donnés en Fig. 8–11 mettent en évidence à Collet-Redon une dominance des Rongeurs (28,6%), des formes de moins d'un kg (57,1%), des herbivores brachyodontes (37,1%), des grands terrestres forestiers (28,6%) et des petits terrestres (37,1%). Les Périssodactyles sont plus nombreux que les Artiodactyles, les entomophages sont abondants (25,7%) et les omnivores relativement nombreux (22,9%). Il y a une nette sous-représentation des Carnivores (8,6%), des grands terrestres coureurs (2,9%), des aquatiques (2,9%) et des formes de taille moyenne.

Les histogrammes de Collet-Redon peuvent être comparés à ceux de trois riches localités du Miocène moyen de France et d'Allemagne : Sansan (MN 6, 84 espèces de mammifères), Sandelzhausen en Bavière (MN 5, 64 espèces) et La Grive Saint-Alban M en Isère (MN 7/8, 101 espèces). On trouvera dans Costeur et al. (2012) les listes des mammifères de ces trois gisements et leur caractérisation écologique, avec les histogrammes correspondants.

À Sansan il y a dominance des Carnivores et Créodontes (26,2%) suivis des Insectivores (19%) puis des Rongeurs (17,9%). Il est inhabituel que les Insectivores soient plus nombreux que les Rongeurs (ils sont respectivement 26,6% et 29,7% à Sandelzhausen), ce qui laisse supposer une certaine sous-représentation de ces derniers. Les pourcentages des deux groupes sont tout de même proches et pas significativement différents. À Sansan les Artiodactyles ne comptent que pour 10,7%, alors que les Périssodactyles (7,1%) et les Proboscidiens (6%) sont relativement bien plus nombreux et diversifiés que dans d'autres localités du Néogène ; à Sandelzhausen il y a 10,9% d'Artiodactyles et 7,8% de Périssodactyles, ce qui est très proche des valeurs relevées à Sansan, mais on ne trouve que 3,1% de Proboscidiens. Les formes de moins de 1 kg dominant (47,6%), mais restent moins bien représentées qu'à Sandelzhausen (60,9%), alors que les espèces dépassant la tonne représentent une proportion de 10,7% à Sansan, valeur plus élevée que pour les autres catégories de poids au dessus de 50 kg (cette catégorie regroupant les

mégaherbivores étant habituellement une des moins bien représentée, 4,7% à Sandelzhausen). Du point de vue des régimes alimentaires les espèces les plus abondantes sont les entomophages (25% à Sansan, ils sont 29,7% à Sandelzhausen), suivies des zoophages (22,6% à Sansan) à égalité avec les herbivores brachyodontes (ces derniers sont 20,3% à Sandelzhausen). À l'inverse, les mammifères hypsodontes sont les moins bien représentés à Sansan comme à Sandelzhausen, suggérant une limitation des milieux ouverts. Enfin les grands terrestres parmi lesquels les forestiers sont très majoritaires et constituent toutes sous-catégories confondues 37,9% des mammifères de Sansan (valeur relativement proche des 31,3% observés à Sandelzhausen), soit un pourcentage un peu plus fort que celui des petits terrestres, habituellement dominants (comme à Sandelzhausen). On trouve peu de grimpeurs/arboricoles à Sansan (3,6%) alors qu'ils sont un peu mieux représentés à Sandelzhausen (12,5%). À l'instar des mammifères hypsodontes, les grands mammifères terrestres coureurs sont les moins bien représentés à Sansan (2,4%).

À la Grive M, site plus récent que les précédents, Insectivores et Rongeurs représentent respectivement 19,2% et 31,3% des Mammifères. Les Artiodactyles représentent 20,2% contre seulement 3% pour les Périssodactyles et Proboscidiens réunis ; Les formes de moins de 1 kg dominant très largement (69,7%), alors que les espèces dépassant la tonne ne représentent que 2%. Du point de vue des régimes alimentaires les espèces les plus abondantes sont les entomophages (28,5%), suivies des zoophages (20,5%), bien plus nombreux que les herbivores brachyodontes, qui ne sont que 7,1%. À l'inverse, les mammifères hypsodontes sont les moins bien représentés (3%), suggérant une limitation des milieux ouverts. Enfin les grands terrestres parmi lesquels les forestiers sont majoritaires (12,6%), constituant toutes sous-catégories confondues 13,1% à La Grive M. On trouve un peu moins de 10,1% de grimpeurs/arboricoles. À l'instar des mammifères hypsodontes, les

grands mammifères terrestres coureurs sont les moins bien représentés (1,3 %).

Le grand nombre d'Insectivores et d'entomophages, la faible représentation des Artiodactyles, la dominance des grands terrestres forestiers et des herbivores brachyodontes, la présence de grimpeurs-arboricoles et d'écureuils volants (ces derniers sont classés parmi les aériens), le très faible effectif des herbivores hypsodontes et l'importance des omnivores traduisent le caractère forestier fermé de la faune de La Grive M.

Lorsqu'on compare la liste faunique de Collet-Redon avec celles de Sansan, de Sandelzhausen (où les Cheiroptères sont absents) et de La Grive M, on note des caractères communs, comme le très grand nombre d'entomophages, d'herbivores brachyodontes, d'omnivores et de grands terrestres forestiers. On remarque aussi dans les trois sites la représentation relativement faible des espèces de taille moyenne (10 à 200 kg) et le très petit nombre d'herbivores hypsodontes. La diversité des Périssodactyles est réduite sauf pour les Rhinocerotidae, qui comptent 4 espèces à Collet-Redon comme à Sansan, autant à La Grive M et 3 espèces à Sandelzhausen. La diversité des Proboscidiens est anormalement élevée à Sansan puisqu'on y trouve 5 espèces, alors qu'il n'y en a que deux à Sandelzhausen comme à Collet-Redon et une seulement à La Grive M. Tous ces caractères nous paraissent typiques du Miocène moyen d'Europe.

L'assemblage de Collet-Redon, qui présente un peu plus d'analogies avec ceux de Sandelzhausen et de Sansan qu'avec celui de La Grive M, montre que le milieu était essentiellement forestier et fermé. La présence d'un grand rhinocéros aquatique et le nombre élevé des formes de grande taille traduisent une tendance humide nette, il y avait probablement un corps d'eau important à proximité.

Déclaration d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cet article.

Remerciements

Nous tenons à remercier la directrice du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille, A. MEDARD-BLONDEL, et son équipe pour leur disponibilité, A. PRIEUR, responsable des Collections de Paléontologie à l'Université Claude Bernard-Lyon 1 pour l'accès au matériel conservé à Lyon, ainsi que P. MEIN pour la communication de la liste actualisée des micromammifères du gisement et la détermination d'un fragment de mandibule de *Ischyricetus zibethoides*.

Nous remercions également notre rapporteur pour son rapport particulièrement détaillé et très constructif.

Références

- Abusch-Siewert, S., 1983. Gebissmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 62, 1–401.
- Aguilar, J.P., Clauzon, G., 1979. Un gisement à mammifères dans la formation lacustre d'âge Miocène moyen du Collet-Redon près de Saint-Cannat (Bouches-du-Rhône), implications stratigraphiques. *Palaeovertebrata* 8, 325–343.
- Alberdi, M.T., Rodriguez, J., 1999. Restos de *Anchitherium* de Lisboa, Portugal. *Ciências de Terra (UNL)* 13, 93–114.
- Alberdi, M.T., Rodriguez, J., 2012. *Anchitherium* Meyer, 1844 (Perissodactyla, Equidae) de Sansan. In: Peigné, S., Sen, S. (Eds.), *Les Mammifères du Miocène moyen de Sansan*, 203. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, pp. 487–533.
- Alberdi, M.T., Ginsburg, L., Rodriguez, J., 2004. *Anchitherium aurelianense* (Mammalia, Equidae) (Cuvier, 1852) dans l'Orléanien (Miocène) de France. *Geodiversitas* 26, 115–155.
- Antoine, P.O., 2002. Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188, 1–359.
- Antoine, P.O., Duranthon, F., Welcomme, J.L., 2003. *Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques. *Geodiversitas* 25, 575–603.
- Antunes, M.T., Ginsburg, L., 2000. Les Périssodactyles (Mammalia) du Miocène de Lisbonne. *Ciências de Terra (UNL)* 14, 349–354.
- Belinchon, M., Montoya, P., 1989–90. Presencia de *Phyllotillon naricus* Pilgrim, 1910 (Chalicotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) en el Aragoniense de Buñol (Valencia). Breve síntesis de los calicotéridos en el registro español. *Paleontología i Evolució* 23, 171–180.
- Burmeister, H., 1837. *Handbuch der Naturgeschichte zum Gebrauch bei Vorlesungen entworfen. Zweite Abteilung, Zoologie*. T.C. F. Enslin, Berlin.
- Butler, P.M., 1965. Fossil mammals of Africa. No. 18: East African Miocene and Pleistocene chalicotheres. *Bulletin of the British Museum Natural History Geology* 10, 165–237.
- Cerdeño, E., 1993. Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* du Miocène moyen de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 15, 25–77.
- Cerdeño, E., 1997. Rhinocerotidae from the Turolian site of Dorn-Dürkheim 1 (Germany). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 197, 187–203.
- Cerdeño, E., Alcalá, L., 1989. *Aceratherium alfambrense* sp. n., nuevo Rinocerótido del Vallense superior de Teruel (España). *Revista Española de Paleontología* 4, 39–51.
- Cerdeño, E., Sánchez, B., 2000. Intraspecific variation and evolutionary trends of *Alicornops simorrense* (Rhinocerotidae) in Spain. *Zoologica Scripta* 29, 275–305.
- Coombs, M.C., 1989. Interrelationships and diversity in the Chalicotheriidae. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, Oxford, pp. 438–457.
- Coombs, M.C., Rothschild, B.M., 1999. Phalangeal fusion in Schizotheriine chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). *Journal of Paleontology* 73, 682–690.
- Coombs, M.C., 2009. The chalicother *Metaschizotherium bavarium* (Perissodactyla, Chalicotheriidae, Schizotheriinae) from the Miocene (MN 5) Lagerstätte of Sandelzhausen (Germany): description, comparison and paleoecological significance. *Paläontologische Zeitschrift* 83, 85–129.
- Costeur, L., Guérin, C., Maridet, O., 2012. Paléoécologie et paléoenvironnement du site miocène de Sansan. In: Peigné, S., Sen, S. (Eds.), *Les Mammifères du Miocène moyen de Sansan*. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 203, pp. 661–693.
- Cuvier, G., 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Deterville, Paris, 1.
- Cuvier, G., 1825. *Recherches sur les ossements fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*, 3^e éd. G. Dufour et E. d'Ocagne, Paris.
- Deng, T., 2004. A new species of the rhinoceros *Alicornops* from the Middle Miocene of the Linxia Basin, Gansu, China. *Palaeontology* 47, 1427–1439.
- Dietrich, W.O., 1942. Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica* 94A, 43–130.
- Duranthon, F., Antoine, P.O., Laffont, D., Bilotte, M., 2007. Contemporanéité de *Prodeinotherium* et *Deinotherium* (Mammalia, Proboscidea) à Castelnau-Magnoac (Hautes-Pyrénées, France). *Revue de Paléobiologie* 26, 403–411.
- Fahlke, J.M., Coombs, M.C., 2009. Dentition and first postcranial description of *Metaschizotherium fraasi* Koenigswald, 1932 (Perissodactyla Chalicotheriidae) and its occurrence on a karstic plateau—new insights into schizotheriine morphology, relationships, and ecology. *Palaeontographica* A 290, 65–129.
- Fejfar, O., Heizmann, E.P.J., Major, P., 1997. *Metaschizotherium cf. wetzleri* (Kowalevsky) from the early Miocene of Czech Republic and South Germany. In: Aguilar, J.P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97*, 21. *Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, pp. 707–709.
- Fitoussi, C., 1983. La faune de Mammifères du Miocène moyen de Collet-Redon (Bouches-du-Rhône, France): paléogéographie, et précisions apportées par l'étude des genres *Megacricetodon* et *Democricetodon* (Cricetidae, Rodentia). DEA Univ. Claude Bernard-Lyon 1 (inédit).
- Frick, C., 1933. New Remains of Trilophodont-Tetrabelodont Mastodonts. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 59, 505–652.
- Gaudry, A., 1862–1867. *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*. Librairie de la Société géologique, Paris.
- Gervais, P., 1876. *Zoologie et paléontologie générales*. Arthus Bertrand.
- Gill, T., 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11 (230), 1–98.
- Ginsburg, L., 1974. Les rhinocerotidés du Miocène de Sansan. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 278, 597–600.
- Ginsburg, L., Guérin, C., 1979. Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit rhinocerotidé miocène *Aceratherium (Alicornops) simorrense* (Lartet, 1851), nov. subgen. *Compte Rendu sommaire des séances de la Société géologique de France* 3, 114–116.
- Gloger, C.W.L., 1841. *Gemeinnütziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte*. Breslau.
- Göhlich, U.B., 2010. The Proboscidea (Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (Southern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 84, 163–204.
- Gray, J.E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15, 296–310.
- 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., 1988. 6. Périssodactyles Rhinocerotidae. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire Contributions à l'étude du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). *Les grands mammifères*, pp. 97–134.
- Guérin, C., Pickford, M., 2005. *Ancylotherium chebotense* nov. sp., nouveau Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur des Tugen Hills (Kénya). *Comptes Rendus Palevol* 4, 225–234.

- Guérin, C., 2012. *Anisodon grande* (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae) du Miocène moyen de Sansan (Gers, Sud-Ouest de la France). In: Peigné, S., Sen, S. (Eds.), Les Mammifères du Miocène moyen de Sansan, Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 203, pp. 279–315.
- Hay, O.P., 1902. Bibliography and catalogue of fossil Vertebrata of North America. United States Geological Survey Bulletin 179, 1–868.
- Heissig, K., 1972. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Neue Folge 152, 1–112.
- Heissig, K., 1997. Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the Upper Freshwater Molasse of Bavaria. In: Aguilar, J.P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), Actes du Congrès Biochrom'97, 21. Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier, pp. 537–546.
- Heissig, K., 2012. Les Rhinocerotidae (Perissodactyla) de Sansan. In: Peigné, S., Sen, S. (Eds.), Les Mammifères du Miocène moyen de Sansan, Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 203, pp. 317–485.
- Holland, W.J., Peterson, O.A., 1914. The osteology of the Chalicotherioidea with special reference to a mounted skeleton of *Moropus elatus* Marsh, now installed in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 3, 189–406.
- Huttunen, K., Gölich, U.B., 2002. A partial skeleton of *Prodeinotherium bavaricum* (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Untertzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany). Geobios 35, 489–514.
- Illiger, C., 1811. Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis. Salfeld, Berlin.
- Iñigo, C., 1997. *Anchitherium corcolense* nov. sp., a new anchitherine (Equidae, Mammalia) from the early Aragonian site of Córcoles (Guadalajara, Spain). Geobios 30, 849–869.
- Jullien, R., Guérin, C., Huguency, M., Mein, P., 1979. Découverte d'un gisement de mammifères du Miocène moyen à Collet-Redon, près Saint-Cannat (Bouches du Rhône, France). Geobios 12, 297–301.
- Kaup, J.J., 1833. Descriptions d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. Second cahier. J.G. Heyer, Darmstadt, pp. 1–31.
- Kaup, J.J., 1834. Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. 3^e cahier: *Rhinoceros schleirmacheri*, *Acerotherium incisivum*, *Acerotherium goldfussi*. J.G. Heyer, Darmstadt, pp. 33–64.
- Kaup, J.J., 1859. Beiträge zur näheren Kenntniss der urweltlichen Säugethiere. Viertes Heft, Eduard Zernin, Darmstadt.
- Kaya, T., Tuna, V., Geraads, D., 2001. A new late Orléanian/early Astaracian mammalian fauna from Kultak (Milas-Mugla), Southwestern Turkey. Geobios 34, 673–680.
- Klähn, H., 1922. Die badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- von Koenigswald, G.H.R., 1932. *Metaschizotherium fraasi* n.g., n.sp., ein neuer Chalicotheriide aus dem Obermiocän von Steinheim a. Albuch (Die tertiären Wirbeltiere von Steinheim 8). Palaeontographica Supplement-Band 8, 1–24.
- Kowalewsky, W., 1873. Monographie der Gattung *Anthracotheium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. Palaeontographica 22, 131–346.
- Lartet, E., 1851. Notice sur la colline de Sansan. J.A. Portes, Auch.
- Marsh, O.C., 1877. Notice of some new vertebrate fossils. American Journal of Arts and Sciences 14, 249–256.
- Mein, P., 1975. Résultats du groupe de travail des Vertébrés. Report on activity on the RCMNS working group (1971–1975). IUGS, regional committee on Mediterranean Neogene stratigraphy, Bratislava, pp. 78–81.
- Mein, P., 1989. Updating of MN zones. In: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), NATO symp. European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press, New York, pp. 73–90.
- Mein, P., 2000. La biochronologie des Mammifères néogènes d'Europe. L'échelle MN, son application à la succession des faunes du Portugal. 1^o Congresso sobre o Cenozoico de Portugal. Université Nouvelle de Lisbonne, Monte de Caparica, pp. 297–304.
- Mein, P., Ginsburg, L., 2002. Sur l'âge relatif des différents dépôts karstiques miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). Cahiers scientifiques du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon 2/2002, Lyon, pp. 7–47.
- Ménouret, B., Mein, P., 2008. Les vertébrés du Miocène Supérieur de Soblay (Ain, France). Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 165.
- von Meyer, H., 1844. Die fossilen Knochen aus dem Tertiär-Gebilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. Neues Jahrbuch für Mineralogie. Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde 1848, 289–310.
- Osborn, H.F., 1910. The age of mammals in Europe, Asia and North America. Macmillan.
- Pilgrim, G.E., 1910. Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. Records of the Geological Survey of India 40, 63–71.
- Roger, O., 1900. Ueber *Rhinoceros goldfussi* Kaup und die anderen gleichzeitigen Rhinocerosarten. Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben und Neuburg 34, 1–52.
- Roger, O., 1904. Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben und Neuburg 36, 1–22.
- Salesa, M.J., Sanchez, I.M., Morales, J., 2004. Presence of the Asian horse *Sinohippus* in the Miocene of Europe. Acta Palaeontologica Polonica 49, 189–196.
- Sanchez, I.M., Salesa, M.J., Morales, J., 1998. Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer, 1834 (Perissodactyla; Equidae) en España. Estudios geológicos 55, 1–37.
- Schlesinger, G., 1917. Die Mastodonten des k.k. Naturhistorischen Hofmuseums. Denkschriften des Naturhistorischen Hofmuseums Wien. Geologisch Paläontologische Reihe 1, 1–230.
- Semprebon, G.M., Sise, P.J., Coombs, M.C., 2011. Potential bark and fruit browsing as revealed by stereomicroscopic analysis of the peculiar clawed Herbivores known as Chalicotheres (Perissodactyla, Chalicotherioidea). Journal of Mammal Evolution 18, 33–55.
- Sondaar, P.Y., 1974. An *Anchitherium* from the Vallesian of Soblay (Ain, France). 5^e congrès du Néogène méditerranéen. Mémoires du BRGM 78, 247–252.
- Storch, G., 1999. Order Chiroptera. In: Rössner, G.E., Heissig, K. (Eds.), The Miocene land mammals of Europe. Pfeil, München, pp. 81–90.
- Tassy, P., 1984. Le mastodonte à dents étroites, le grade trilophodonte et la radiation initiale des Amelodontinae. In: Buffetaut, E., Mazin, J.M., Salmon, E. (Eds.), Actes du symposium paléontologique Georges Cuvier, 1982. Montbéliard, pp. 459–473.
- Tassy, P., (Thèse) 1985. La place des mastodontes miocènes de l'Ancien Monde dans la phylogénie des Proboscidea (Mammalia): hypothèses et conjectures. Université Pierre et Marie Curie, Paris (inédit).
- Thenius, E., 1953. Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. III. Das Maxillargebiss von *Ancylotherium pentelicum* Gaudry und Lartet. Annales Géologiques des Pays Helléniques 5, 97–106.
- Tleuberdina, P., Forsten, A., 2001. *Anchitherium* (Mammalia, Equidae) from Kazakhstan, central Asia. Geobios 34, 449–456.
- Villalta Comella de, J.F., Crusafont Pairo, M., 1945a. Un *Anchitherium* en el Pontense español. *Anchitherium sampelayoi*, nova sp. Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España 14, 51–82.
- Villalta Comella de, J.F., Crusafont Pairo, M., 1945b. Los vertebrados del Mioceno continental de la cuenca del Valles-Panades (Provincia de Barcelona). III.- Ungulados: A. Perissodactilos. I. Chalicotheriinae. Estudios geológicos 1, 111–160.
- Viret, J., 1958. Perissodactyla. In: Piveteau, J. (Ed.), Traité de Paléontologie, VI, 2. Masson, Paris, pp. 368–475.
- Viret, J., 1961. Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère), 2^e partie. Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon VI, pp. 55–81.
- Zapfe, H., 1979. *Chalicotherium grande* (Blainv.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova Ves), Tschechoslowakei. Neue Denkschriften des Naturhistorischen Museums in Wien 2, 1–282.
- Zhai, R.J., 1962. On the generic character of "*Hypohippus zitteli*". Vertebrata Palasiatica 6, 48–55.
- Ziegler, R., 1999. Order Marsupialia. *Amphiperatherium*, the last European Opossum. In: Rössner, G.E., Heissig, K. (Eds.), The Miocene land mammals of Europe. Pfeil, München, pp. 49–52.