

Michel BRUNET

**LES GRANDS MAMMIFÈRES  
CHEFS DE FILE  
DE L'IMMIGRATION OLIGOCÈNE  
ET LE PROBLÈME  
DE LA LIMITE ÉOCÈNE-OLIGOCÈNE  
EN EUROPE**



LES GRANDS MAMMIFÈRES  
CHEFS DE FILE DE L'IMMIGRATION  
OLIGOCÈNE  
ET LE PROBLÈME  
DE LA LIMITE ÉOCÈNE-OLIGOCÈNE  
EN EUROPE

PAR

**Michel BRUNET**

*Maitre Assistant*

ÉDITIONS DE LA FONDATION SINGER-POLIGNAC

*43, avenue Georges-Mandel 75016 Paris*

1979

## AVANT-PROPOS

Etudiant à la Sorbonne, c'est avec Monsieur le Professeur Chr. Guth que je fis mes premières « chasses aux Vertébrés fossiles » dans le Bassin d'Aquitaine. Plus tard, devenu son assistant à Poitiers, il m'a proposé comme thème de recherches l'étude des Mammifères de l'Oligocène d'Aquitaine, dont une partie fait l'objet de ce travail. Pendant toutes ces années de recherches, Monsieur le Professeur Chr. Guth me fit bénéficier de son aide constante et de ses conseils éclairés. De plus, il m'a confié les documents paléontologiques recueillis au cours de ses fouilles dans le célèbre gisement de La Milloque (Lot-et-Garonne). Pour l'amabilité avec laquelle, sans compter ni sa peine, ni son temps, il m'a toujours dirigé et encouragé, je lui exprime ma profonde et respectueuse reconnaissance.

Monsieur le Professeur J. Piveteau, Membre de l'Institut, m'a fait le très grand honneur d'examiner et de juger mon travail. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de la très respectueuse gratitude de l'un de ses anciens élèves.

Monsieur le Professeur J.-P. Lehman, Directeur de l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, avec son habituelle gentillesse, m'a permis de consulter les documents paléontologiques des riches collections de son Institut, et a bien voulu accepter de faire partie de mon jury. Je lui exprime ma profonde et respectueuse reconnaissance.

Monsieur R. Hoffstetter, Professeur à l'Université de Paris VI, s'est toujours montré très bienveillant à mon égard et a bien voulu me faire bénéficier de sa haute compétence. Je lui en suis très reconnaissant.

Mes remerciements vont également à Monsieur J. Dupuis, Professeur à l'Université de Poitiers, dont la sollicitude a permis d'aplanir bien des difficultés et dont les conseils judicieux m'ont été d'un secours précieux.

Monsieur L. Ginsburg, Sous-Directeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, m'a toujours accueilli avec une amicale bienveillance et m'a apporté une aide efficace et précieuse. Je l'en remercie bien sincèrement. De même, Monsieur E. Heintz, Maître de Recherches, qui m'a si souvent fait bénéficier de son aide lors de mes séjours à Paris.

A tous ceux, Collègues, Techniciens, Etudiants en Paléontologie, qui m'ont aidé dans mes recherches sur le terrain, j'adresse mes remerciements les plus sincères, en particulier à mes collègues Y. Jehenne et M. Beden et à G. Mouchelin, Technicien, qui ont participé à la plupart de mes campagnes de fouilles. Je ne saurais oublier les stages de terrain faits en commun avec mon collègue L. de Bonis.

Je me dois aussi de remercier J. Gabilly, Maître de Conférences, pour les nombreux conseils qu'il a eu la gentillesse de me prodiguer.

Ma vive reconnaissance va à tous ceux qui m'ont accueilli et facilité les recherches dans les collections des Laboratoires ou Musées.

- En France : Monsieur le Professeur Lehman, Messieurs Ginsburg et Heintz au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris; Monsieur le Professeur David, Monsieur Guérin à la Faculté des Sciences et au Muséum de Lyon; Madame le Professeur Taxy-Fabre à la Faculté des Sciences de Marseille; Monsieur le Professeur Thaler, Madame Vianey-Liaud et Monsieur Sudre à la Faculté des Sciences de Montpellier; Mademoiselle Sudre et Madame Baudelot au Musée des Sciences Naturelles de Toulouse; Monsieur Gounot au Musée Crozatier du Puy; Monsieur Cavallé au Musée de Montauban.

- En Suisse : Monsieur le Professeur Hürzeler, Monsieur Engesser au Musée de Bâle; Monsieur le Professeur Kuhn-Schnyder et Monsieur Hünermann à l'Institut de Paléontologie de Zurich.

- En Allemagne : Messieurs les Professeurs Tobien et Rothausen à la Faculté des Sciences de Mayence et au Musée de Darmstadt.

- En Autriche : Messieurs les Professeurs Thenius et Zapfe à la Faculté des Sciences de Vienne et Messieurs les Professeurs Bachmayer et Sieber aux Musées de Vienne.

Les crédits nécessaires à mes recherches sur le terrain m'ont été accordés par Monsieur le Directeur du Centre National de la Recherche Scientifique et Monsieur le Doyen Fort, Président de l'Université de Poitiers. Je leur exprime toute ma gratitude.

Enfin, je remercie bien sincèrement tous ceux du Laboratoire qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué à la réalisation matérielle de ce travail; en particulier Mademoiselle M. Zopf qui a assumé avec compétence et dévouement la totalité de la frappe et le tirage de mon travail, et Monsieur Chr. Sicard qui a réalisé avec talent les photographies et les dessins.

*« L'étude des phénomènes évolutifs, au sens large du mot, constitue le domaine de la paléontologie, qui recherche les rythmes et les tendances de l'évolution dans le temps et s'intéresse à l'origine de nouvelles classes et autres catégories systématiques. Evolution signifie changement; le paléontologiste est cependant le seul biologiste qui étudie vraiment la dimension du temps. S'il ne se consacrait pas à la recherche sur les fossiles, la plupart des problèmes évolutifs ne pourraient être résolus; de fait, beaucoup ne se poseraient même pas ».*

Ernst MAYR  
Professeur de Zoologie  
à l'Université Harvard  
(in *Animal species and Evolution*, 1965)

## INTRODUCTION

A la fin du Secondaire, s'achève la suprématie des Reptiles, avec le début du Tertiaire, on assiste à l'explosion des Mammifères qui, à leur tour, vont dominer la biosphère.

L'importance du rôle de la paléontologie des Mammifères dans la connaissance des phénomènes évolutifs et dans la stratigraphie n'est plus à démontrer. L'illustre paléontologiste bâlois, Stehlin (1909), a montré combien les faunes mammaliennes du Paléogène d'Europe pouvaient contribuer à l'établissement d'une classification stratigraphique. Le premier, il a mis en évidence au sein de ces faunes l'existence d'une crise (« grande coupure de Stehlin ») se traduisant par l'extinction de formes endémiques et l'immigration de formes nouvelles et a proposé, à juste titre, de placer la limite Eocène-Oligocène en ce point critique.

Le but de ce travail est double :

- faire connaître, grâce à la récolte d'un très important matériel nouveau, l'anatomie, la phylogénie, la paléobiogéographie des grands mammifères chefs de file de l'immigration Oligocène en Europe;
- montrer leur contribution dans la connaissance de la stratigraphie des ensembles sédimentaires de cette époque.

## GÉNÉRALITÉS

Toute étude paléontologique doit tenir compte de trois données fondamentales : la morphologie, la chronologie et la géographie.

Après avoir précisé les cadres paléogéographique et stratigraphique de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène, nous donnerons les raisons de notre choix des groupes systématiques étudiés au sein des faunes mammaliennes de l'Oligocène.

### Cadre paléogéographique

Une rapide esquisse paléogéographique va nous permettre de montrer les causes qui ont permis, à la limite Eocène-Oligocène, les échanges fauniques entre l'Asie et l'Europe d'une part et l'Asie et l'Amérique du Nord d'autre part. D'une manière générale, les principaux facteurs permettant une migration sont de trois ordres :

- établissement de nouvelles communications terrestres ;
- absence de barrière climatique ;
- dynamisme évolutif des populations immigrantes plus grand que celui des populations indigènes.

A la limite Eocène-Oligocène, ces trois conditions seront réunies.

Les faunes mammaliennes terrestres peuvent être isolées les unes des autres, soit par l'ouverture d'un nouvel océan, soit par l'établissement d'une mer épicontinentale consécutive à une transgression.

L'expansion des fonds océaniques et la dérive des continents nous fournissent le décor dans lequel ont évolué les êtres vivants. Aux époques Eocène et Oligocène, les aires continentales actuelles sont individualisées et leur distribution à la surface du globe annonce déjà la géographie d'aujourd'hui. Dans le domaine mésogéen, cette période est marquée globalement par une phase compressive (orogénèses pyrénéenne et alpine) qui aboutit à un blocage temporaire des plaques continentales (limite Eocène-Oligocène) ; il en résulte un ralentissement de l'expansion de l'Atlantique Nord (Oligocène). Elle sera suivie par une nouvelle phase d'expansion des fonds océaniques qui a débuté il y a environ dix millions d'années (Miocène supérieur) et se poursuit encore actuellement (Aubouin, 1968 - Coulomb, 1969 - Pomerol, 1973).

A l'Eocène moyen, les échanges fauniques entre l'Europe et l'Amérique du Nord sont interrompus. Dès cette époque, on peut considérer que la séparation Amérique du Nord - Europe est effective, et que l'Atlantique Nord communique déjà avec l'Océan arctique à l'Ouest des Iles britanniques, périodiquement reliées à l'Europe continentale. Pendant le Paléocène et l'Eocène inférieur, les mammifères (D. Russel, 1968) qui, d'Amérique du Nord, gagnaient l'Europe soit par le Groenland, le Svalbard et la mer de Barents (Route de De Geer ; McKenna, 1972-1975), soit par l'isthme reliant le Groenland au domaine britannique (Route de Thulé ; Strauch, 1970 et McKenna, 1975), ne pourront plus emprunter désormais que la voie de l'Isthme de Behring. L'ouverture de l'Atlantique Nord a donc un grand retentissement paléobiogéographique, le sens des migrations change et les immigrants européens arrivent dorénavant de l'Est.

A la même époque, les marges continentales sont alternativement envahies et abandonnées par la mer au cours d'une succession de transgressions et de régressions. La plus importante des mers épicontinentales, la mer ouralienne, n'isole l'Europe de l'Asie que pendant l'Eocène. Dès l'Oligocène inférieur, des relations fauniques périodiques s'établissent entre l'Europe et l'Asie, mais la mer ouralienne ne se fermera définitivement qu'à la fin de l'Oligocène.

L'Amérique du Sud est reliée à l'Amérique du Nord au début du Paléocène, puis en sera isolée jusqu'au Pliocène. Enfin, durant tout le Paléogène, l'Afrique est séparée de l'Europe par la Mésogée.

Dès l'Eocène moyen, l'Europe, séparée par l'Atlantique de l'Amérique du Nord et coupée de l'Asie par la mer ouralienne, apparaît donc très isolée.

A cette époque, tout semble indiquer (paléotempérature, paléoflore, sédimentologie) que le climat européen était de type tropical chaud et humide. A la fin de l'Eocène, le climat devient plus sec et une importante altération climatique conduit à une forte baisse de la température moyenne annuelle. Cette fluctuation climatique a également été observée en Amérique du Nord. Mais, dès le début de l'Oligocène, la température s'élève à nouveau, sans toutefois atteindre les maxima de l'Eocène moyen. Pendant tout l'Oligocène, régnera un climat tropical nettement plus sec qu'à l'Eocène et à saisons humide et sèche bien contrastées. A la fin de l'Oligocène, nouvelle altération climatique dans le sens

d'une forte aridité (Devereux, 1967 - Sittler, 1967 - Wolfe, 1971).

A travers ces périodes, comment se sont comportées les faunes ? En Europe, l'isolement durant l'Eocène moyen et supérieur et l'abaissement important de la température à la fin de cette période ont sensiblement diminué le dynamisme évolutif des Mammifères (Hartenberger, 1971). Les conditions pour l'arrivée et l'installation d'immigrants étaient alors réalisées.

### Cadre stratigraphique

L'échelle stratigraphique internationale est basée sur l'évolution des invertébrés marins. Dans le Tertiaire continental, les invertébrés ont une valeur stratigraphique très limitée (Ginsburg, 1973 a), tandis que les mammifères s'affirment être, au contraire, les meilleurs marqueurs chronologiques.

Les diverses échelles stratigraphiques mammaliennes proposées par les auteurs sont de deux types :

- l'un dont l'unité de base est la zone (= durée d'existence d'un taxon) (Thaler, 1965-1972);
- l'autre composé d'une suite de jalons ponctuels, les niveaux-repères (Franzen, 1968 - Hartenberger, 1969 - Ginsburg, 1972).

La première méthode n'est pas sans inconvénient. Basée sur l'évolution d'une seule lignée-guide, elle conduit à un découpage artificiel (durée d'existence d'un taxon) et s'avère, en raison des variations géographiques, peu sûre (notamment quand on fait appel aux micromammifères) pour l'établissement de corrélations à distance.

La seconde méthode nous semble préférable. En effet, elle constitue un système historique naturel, ouvert, non figé, dans lequel il est toujours possible d'intercaler de nouveaux horizons-repères en fonction de nouvelles découvertes. Toutefois, il est nécessaire de préciser qu'un horizon-repère doit posséder quelques caractéristiques indispensables; sa faune doit être riche, variée et composée de petits et de grands mammifères. En effet, seule l'utilisation simultanée de lignées de micromammifères (restes nombreux, évolution rapide, aire de répartition des taxons relativement restreinte) et de macromammifères (restes habituellement moins nombreux mais relativement moins sensibles aux pressions du milieu et à aire de répartition plus vaste) peut permettre d'établir des corrélations convenables à l'échelle de plusieurs bassins sédimentaires.

De plus, une telle échelle devra donner une bonne image du renouvellement des faunes et pour cela, il devra, dans le choix des niveaux-repères, être tenu le plus grand compte des extinctions et immigrations successives. Enfin, le but recherché étant d'établir la correspondance entre les jalons de l'échelle mammalienne (c'est-à-dire en fait les formations continentales) et les différents niveaux de

l'échelle stratigraphique internationale (c'est-à-dire les formations marines), les horizons-repères devront correspondre à des gisements situés dans des ensembles sédimentaires stratifiés.

Nous verrons qu'en Europe, durant la période fin Eocène-Oligocène, l'application de ces quelques principes permet d'établir des corrélations satisfaisantes entre le domaine marin et le domaine continental.

Pour cette période, l'échelle stratigraphique internationale a connu bien des vicissitudes (voir Pomerol, 1965-1973 et Cavelier, 1965-1968) et il semble opportun de préciser la classification employée au cours de ce travail (voir tableau A).

En France, très longtemps, la classification la plus généralement admise a été celle proposée par Munier-Chalmas et de Lapparent en 1893 (voir tableau A). A la suite de ces auteurs, la limite Eocène-Oligocène était placée, pour le Bassin de Paris, entre la Masse supérieure du gypse et les Marnes bleues d'Argenteuil. Récemment, la révision des faunes sannoisiennes du Bassin de Paris (Cavelier, 1965) et l'attribution des Lattorf Schichten allemands à l'Eocène supérieur (Cavelier, 1972) ont montré que la limite Eocène-Oligocène doit être placée entre les Marnes blanches de Pantin et l'Argile verte de Romainville (voir tableau A). Ainsi placée, cette limite correspond à une grande coupure marquée par un renouvellement faunique très important, non seulement dans les domaines marins et laguno-marins (« environ 90 % d'espèces commençantes » - Cavelier, 1968) mais aussi, comme l'avait déjà souligné Stehlin (1909), dans le domaine continental.

Nous avons considéré l'Aquitainien, à faune mammalienne oligocène, comme premier étage du Miocène. Son appartenance au Miocène (début de la transgression Miocène en Aquitaine, faunes marines à affinités miocènes) a été recommandée par le Congrès du Néogène méditerranéen de Vienne (1959).

### Cadre paléontologique

Les gisements qu'il nous a été donné d'exploiter sont situés dans la portion Nord-Est du Bassin d'Aquitaine. Ils concernent essentiellement l'Oligocène. Parmi ceux de la région de Villeneuve-sur-Lot, celui de La Milloque, connu depuis la fin du siècle dernier (Landesque, 1888 - Dombrowski, 1888), s'est avéré très riche, tant en macromammifères qu'en micromammifères, ces derniers ont exigé le lavage-tamassage d'environ dix tonnes de sédiments. Une vingtaine d'espèces de Rongeurs ont pu ainsi être recensées. Ce matériel mammalien appartient au sommet du Stampien. Il nous paraissait logique, pour son interprétation, de rechercher des niveaux fossilifères plus anciens. Ce qui nous a conduit à exploiter le gisement de Villebramar (canton de Monclar) qui nous a fourni un matériel

TABLEAU A

BASSIN DE PARIS Principales formations	MUNIER-CHALMAS DE LAPPARENT 1893	Echelle utilisée dans ce travail (modifiée d'après Pomerol, 1967)				
Calcaire de Beauce	AQUITANIEN	AQUITANIEN -25 M.A.			MIO- CENE	
Calcaire d'Etampes		Sup.			SUP.	
Faluns d'Ormoy	STAMPIEN	OLIGOCENE	Moy.	STAMPIEN s.s.	STAMPIEN S. L. (D'ORBIGNY, 1852) MOY.	
Faluns de Pierrefitte			Inf.			
Faluns de Jeurs-Morigny			Sup.			
Marnes à huîtres			Inf.			
Calcaire de Sannois	C. BRIE	TONGRIEN	Sup.	SANNOISIEN	INF.	
Caillasses d'Orgemont			Inf.			
Argile verte de Romainville	SANNOISIEN	OLIGOCENE	Inf.	-37 M.A.	OLIGOCENE	
Marnes blanches de Pantin			Grande coupure de Stehlin			
Marnes bleues d'Argenteuil			LUDIEN			
Masse supérieure du gypse	LUDIEN	EOCENE SUP.			EOCENE SUP.	

extrêmement riche et d'un intérêt exceptionnel. La liste faunique de ce site a pu être plus que doublée, mais c'est surtout l'abondance des fossiles que l'on doit relever. Il a été ainsi possible de connaître avec précision le squelette de bien des espèces pour lesquelles on ne disposait jusqu'alors que de maigres restes. Après une dizaine d'années de recherches sur le terrain, nous étions à la tête d'une telle masse de documents fossiles qu'il devenait nécessaire d'y faire un choix. Le choix s'avérait difficile car il était tentant de ne décrire que les espèces les mieux représentées dans nos collections, mais d'autre part, il nous paraissait possible, vu l'abondance du matériel recueilli, d'entrevoir le rôle de cette faune dans l'histoire des Mammifères dont, en fin de compte, le déroulement dépend des événements géologiques. Un tel événement existe bien dans l'histoire des faunes de Mammifères du Paléogène d'Europe; c'est celui qui correspond à la « grande coupure » de Stehlin, période de transition entre une Europe isolée puis reliée à l'Asie.

Pour Stehlin, ce changement avait un caractère « subit et profond ». En réalité, nous verrons que cette manière de voir doit être nuancée puisque, par exemple, il faudra attendre le sommet de l'Oli-

gocène (niveau de Coderet) pour voir disparaître les derniers représentants du genre *Hyaenodon* : créodonte très caractéristique des carnivores éocènes. Parallèlement, l'immigration mammalienne s'est échelonnée dans le temps, certains migrants étant connus plus tardivement que d'autres.

Compte tenu de ce qui précède, les éléments de la faune Oligocène, choisis pour notre travail, devaient satisfaire aux exigences suivantes :

- être immigrés en Europe dès la base de l'Oligocène;
- avoir une vaste répartition géographique permettant d'envisager, en fonction des migrations, des corrélations stratigraphiques;
- être constitués d'animaux de grande taille, sans doute moins sensibles aux pressions du milieu que ceux de petite taille;
- appartenir à des ordres différents afin de respecter une association faunique aussi proche que possible de celle présentée par la nature.

Notre choix s'est porté sur quatre grands Mammifères, trois Ongulés et un Ongulé (un Artiodactyle, deux Périssodactyles et un Carnivore) immigrés en Europe dès la base de l'Oligocène : les genres *Entelodon* AYMARD, 1846 (*Artiodactyla*-En-



telodontoïde); *Ronzotherium* AYMARD, 1854 et *Eggysodon* ROMAN, 1910 (Perissodactyla-Rhinocérotoïde); *Eusmilus* GERVAIS, 1875 (Carnivora-Felinoïde). Sur le plan stratigraphique, ces quatre genres sont typiquement oligocènes; aucun d'entre eux ne dépasse le sommet du Stampien, tous s'éteignent avant le niveau de La Milloque. Tous ont une vaste répartition géographique, les trois premiers sont connus en Europe et en Asie, le quatrième en Europe et en Amérique du Nord. Nous verrons que leurs ancêtres sont très probablement à rechercher dans l'Eocène supérieur d'Asie. Enfin, pour chacun d'eux, nous avons récolté un très important matériel nouveau, stratigraphiquement bien repéré, dont l'étude a permis: de compléter très largement les connaissances anatomiques les concernant; de réviser leurs diverses espèces; de proposer de nouvelles relations phylétiques; d'envisager les migrations responsables de leur répartition géographique; enfin de montrer leur intérêt biochronologique à l'échelle d'un bassin ou de plusieurs bassins sédimentaires.

Seront examinés successivement :

— le genre *Entelodon*. Pour la première fois, a pu être réalisé la description du crâne et du squelette appendiculaire de ce Suiforme à allure de sanglier mais de la taille d'un hippopotame. Une révision de la famille des Entelodontidae sera faite. Nous verrons que des trente huit espèces (appartenant à dix-huit genres) rapportées à cette famille, bon nombre d'entre elles semblent ne pas devoir être maintenues compte tenu de la très grande variabilité individuelle et de l'état très fragmentaire du matériel qui leur est attribué. Pour cette famille, dont le berceau semble se situer dans l'Eocène supérieur de la région sino-mongole, nous proposerons une « histoire phylétique ». Sur le plan biochronologique, les Entelodontes s'avèreront être de bons fossiles stratigraphiques. La connaissance de leurs migrations nous permettra d'envisager des corrélations à distance.

— le genre *Ronzotherium*. L'important matériel nouveau récolté à Villebramar nous permettra de préciser de nombreux détails anatomiques; entre autres, pour le squelette appendiculaire qui était jusqu'ici inconnu. Après avoir revu et redéfini les diverses espèces du genre, nous en proposerons une phylogénie. Une esquisse de l'histoire de la sous-famille des Caenopinae sera proposée.

— le genre *Eggysodon*. Généralement rapporté à la famille des Rhinocerotidae, les Eggysodontes doivent très probablement être attribués à la famille des Hyracodontidae. Leurs caractères un peu particuliers nous conduiront à les regrouper, au sein des Hyracodontes, dans la sous-famille des Eggysodontinae.

La découverte dans le Stampien inférieur de Villebramar de nouveaux restes, dont un fragment de crâne et des os des membres, jusque-là inconnus pour les formes européennes, nous permettra d'intéressantes comparaisons avec les formes asiatiques — les Eggysodontes sont inconnus en Amérique du Nord.

— le genre *Eusmilus*. Ce félin machairodonte est connu simultanément dans l'Oligocène d'Europe et d'Amérique du Nord. Les trois espèces habituellement citées: une européenne (*E. bidentatus* FILHOL, 1873) et deux américaines (*E. dakotensis* HATCHER, 1895 et *E. sicarius* SCOTT et JEPSEN, 1927), ne sont connues que par un matériel rare et fragmentaire. Celui d'Europe provient essentiellement des Phosphorites du Quercy où sa place stratigraphique est incertaine. Les restes trouvés à Villebramar, actuellement les plus récents connus en Europe, apportent des renseignements anatomiques fort intéressants.

Il est logique de penser que l'histoire de ce redoutable prédateur soit liée à celle des Ongulés, ses proies, ce qui devrait nous autoriser à envisager, pour lui, des migrations identiques à celles de ces derniers.

## Remarques

Toutes nos mesures sont données en mm. Sauf indications contraires, pour les dents, la longueur (L) correspond à la longueur maximale mesurée, au niveau du rebord supérieur du cingulum, sur la face vestibulaire (sur la face linguale pour les M<sup>3</sup> des Rhinocerotidés); la largeur (l) est la largeur vestibulo-linguale maximum; pour les molaires ont été données les largeurs maximales des lobes mésial et distal.

Pour les os longs, la longueur maximum est mesurée parallèlement à la diaphyse. Les diamètres antéro-postérieurs et transversaux, sont les dimensions maxima mesurées perpendiculairement à la longueur. Les os courts ont été mesurés en position anatomique.

Les abréviations utilisées pour les Musées sont les suivantes :

A.C.M. ....	Amherst College Museum
A.M.N.H. ....	American Museum of Natural History
M.N.H.N. ....	Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
P.M. ....	Peabody Museum
P.U. ....	Princeton University Museum
S.D.S.M. Mus.	
.....	South Dakota School of Mines and Technology Museum of Geology
Y.M. ....	Yale Museum

## CHAPITRE II

### ORDRE DES PERISSODACTYLA

### SUPER-FAMILLE DES RHINOCEROTOIDEA

#### I. - Introduction

Inconnus dans nos régions pendant l'Eocène, les Rhinocéros apparaissent en Europe avec le début des temps Oligocène dont ils constituent un des éléments fauniques les plus caractéristiques.

Pendant l'Oligocène, les Rhinocerotidés sont représentés en Europe occidentale par cinq genres : *Eggysodon* ROMAN, 1911; *Ronzotherium* AYMARD, 1854; *Epiaceratherium* ABEL, 1910; *Aceratherium* KAUP, 1832; *Brachypotherium* ROGER, 1904.

Dans le cadre de ce travail, nous considérerons seulement les deux premiers et ceci pour les raisons essentielles suivantes :

1) l'une d'ordre stratigraphique - Les genres *Eggysodon* et *Ronzotherium* arrivent en Europe au début des temps Oligocène et leur étude nous permet d'apporter de nouvelles données au problème de la limite Eocène-Oligocène en Europe de l'Ouest. Ces deux genres s'éteignent avec la fin du Stampien (1). Par contre, les genres *Aceratherium* et *Brachypotherium* arrivent plus tardivement (*Aceratherium* n'est connu qu'après le niveau paléontologique de Villebramar et *Brachypotherium* apparaît avec le niveau de La Milloque (Stampien supérieur) pour persister au cours du Néogène.

2) l'autre d'ordre paléontologique - En effet,

(1) Le genre *Epiaceratherium* n'est connu avec certitude que dans le gisement de Monteviale (Oligocène inférieur de Vénétie).

l'abondant matériel original récolté par nous à Villebramar comporte deux espèces de Rhinocérotoïdes : l'une de grande taille, *Ronzotherium filholi* (OSBORN), 1900, l'autre de petite taille, *Eggysodon* sp.

La première est représentée dans nos collections par de très nombreux restes (un crâne, plusieurs maxillaires et mandibules, de nombreux os des membres). Ce matériel inédit va nous permettre : de donner pour la première fois une description anatomique du squelette appendiculaire ; de mettre en évidence une très importante variation individuelle ; et aussi de proposer une phylogénie pour les diverses espèces du genre *Ronzotherium*. La seconde espèce, beaucoup plus rare, ne nous est connue, dans le gisement, que par un matériel fragmentaire (un arrière-crâne, une mandibule, quelques dents isolées et os des membres), mais cependant très intéressant. En effet, pour la première fois en Europe, il est possible de rapporter avec certitude des os des membres au genre *Eggysodon*. Les diverses espèces de ce genre étant encore mal connues, il nous paraît prématuré d'en envisager la révision. Sur le plan stratigraphique, le genre *Eggysodon* est d'un intérêt exceptionnel. Nous montrerons qu'il s'agit du plus ancien Rhinocerotidé actuellement connu en Europe et que son arrivée dans nos régions coïncide avec le tout début de la période Oligocène.

## II. – Super-famille des Rhinocerotoida OWEN, 1845 (*nom. transl.* GILL, 1872)

### A. – FAMILLE DES RHINOCEROTIDAE OWEN, 1887

#### A1. – Sous-famille des Caenopinae COPE, 1887

(*nom. transl.* BREUNING, 1923)

= Caenopidae COPE, 1887

genre-type : *Caenopus* COPE, 1880

#### DIAGNOSE (*in* Breuning, 1923) :

« Crâne dolichocéphale sans corne. Incisives fortement développées. Chez les formes anciennes, les canines sont conservées. Les prémolaires, quand elles ne sont pas encore molarisées, sont triangulaires avec des lophes convergents vers l'intérieur. La molarisation commence par la P<sup>2</sup>. Molaires généralement sans crochet nettement dessiné. L'incisure nasale ne dépasse jamais le niveau de P<sup>2</sup> vers l'arrière. L'angle mandibulaire (*angulus mandibulae*) est toujours bien développé ».

En Eurasie, les Caenopinae sont représentés par deux genres : *Ronzotherium* AYMARD, 1854 et *Eptaceratherium* ABEL, 1910. Seul le premier est connu à Villebramar.

#### 1. – GENRE RONZOTHERIUM AYMARD, 1854

1923 - *Paracaenopus* BREUNING

1954 - *Symphysorrhachis* BELIAJEVA

ESPÈCE-TYPE : *Ronzotherium velaunum* (AYMARD *in* Pictet, 1853).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE : du niveau de Ronzon (Sannoisien supérieur) au niveau de Rickenbach (Stampien supérieur).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe et Asie (Mongolie).

#### DIAGNOSE ÉMENDÉE :

En 1969, K. Heissig propose la diagnose suivante : « Rhinocérotidé primitif de grande taille,

avec une grande I<sub>2</sub> de section ovale et fortement proclive; I<sup>1</sup> et I<sup>2</sup> coniques et pointues. Formule dentaire :

$$\frac{2}{1-2} I \frac{0}{0} C \frac{4}{4} P \frac{3}{3} M$$

Couronne des dents jugales de brachyodonte à transbrachyodonte, P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> à face linguale arrondie, prémolariformes à submolariformes, P<sup>2</sup> rectangulaire, semi-molariforme à molariforme. La molarisation commence avec P<sup>2</sup>. Le médiasinus des molaires supérieures est recourbé et falciforme, les tubercules internes sont faiblement séparés, les plis secondaires faibles, M<sup>3</sup> présentant un rudiment de métastyle faible, situé loin labialement. Prémolaires inférieures se réduisant lentement à partir de l'avant, et à peine molarisées. Trigonide considérablement plus haut que le talonide. Molaires inférieures avec paralophide allongé, hypolophide en arc largement ouvert, sillon externe en réduction ».

Dans cette diagnose, Heissig ne mentionne que des caractères dentaires. L'étude des nombreux restes (crâniens et post-crâniens) que nous avons mis au jour à Villebramar, complétée par celle des crânes de Vendèze (Cantal), de Pernes (Vaucluse) et du matériel de Ronzon (Haute-Loire), permet non seulement de donner une image plus précise du *Ronzotherium* mais également de relever les différences essentielles qui le séparent de l'autre grand rhinocéros Oligocène, le genre *Brachypotherium*. On sait, et certains auteurs l'ont déjà signalé, combien la morphologie des dents jugales des rhinocéros est relativement monotone (2). A l'Oligocène, il est parfois difficile de distinguer ces deux genres à l'aide des dents jugales inférieures. A ce sujet, le confusionnisme qui règne dans la littérature concernant les grands rhinocéros du Sannoisien et du Stampien, est à la fois éloquent et démonstratif. Ainsi, des molaires de Ronzothères ont été attribuées aux Brachypothères et vice versa. Si ces deux taxons se distinguent par leur denture définitive, celle de lait et leur squelette appendiculaire permettent aussi de les reconnaître.

C'est pourquoi nous proposons d'émender la diagnose de Heissig de la manière suivante :

Rhinocérotidé primitif de forte taille, avec une grande I<sub>2</sub> de section ovale et fortement proclive. Le crâne a une ensellure pariéto-occipitale bien

(2) Si la partie antérieure du museau (Pmx, symphyse mandibulaire et denture antérieure) fournit généralement de bons critères systématiques, elle est malheureusement presque toujours très mal représentée dans les collections.

marquée. Les prémaxillaires sont allongés et soudés entre eux par leur bord médian. Le processus post-tympanique rejoint ou non l'apophyse post-glénoïde. Formule dentaire de lait :

$$\frac{2}{2} \quad \frac{0}{0} \quad \frac{4}{4}$$

D1 persistante, non remplacée par une P1. Formule dentaire définitive :

$$\frac{2}{1-2} \quad I \quad \frac{0}{0} \quad C \quad \frac{3}{3} \quad P \quad \frac{3}{3} \quad M$$

I<sup>1</sup> et I<sup>2</sup> coniques et pointues. I<sub>1</sub> vestigiale ou absente. Dents jugales à couronne brachyodonte. Les supérieures avec une post-fossette peu profonde. La molarisation débute avec P<sup>2</sup> qui est semi-molariforme à molariforme. P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> généralement prémolariformes à submolariformes avec une face linguale arrondie. Molaires avec un fort antécrochet, crochet et crista de pas à très marqués. Aux inférieures, les vallées internes débouchent assez haut au-dessus du collet. Les prémolaires, à trigonide nettement plus haut que le talonide, ont un hypophide se terminant en pointe et très bas lingualement, l'« entoconide » est peu ou pas indiqué. Les membres sont allongés. La main est tétradactyle. Le pied tridactyle.

#### a. - Historique des espèces

Avant d'entreprendre l'étude du Ronzonthère de Villebramar, il nous paraît utile de donner la liste des espèces rapportées au genre en précisant pour chacune d'entre elles la pièce-type et le matériel connu dans le gisement-type, ce qui va mettre en évidence, dès maintenant, les difficultés que nous allons rencontrer :

- difficultés d'ordre anatomique : dans leur gisement-type, la plupart des espèces sont connues soit uniquement par des dents supérieures, soit uniquement par des dents inférieures ;

- difficultés d'ordre stratigraphique : la plupart des localités-types sont stratigraphiquement mal repérées.

Classiquement, trois espèces ont été rapportées au genre *Ronzotherium* :

#### 1) *Ronzotherium velaunum* (AYMARD), 1853 - pl. XV

LECTOTYPE : Md droite portant P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (n° A.26 - Musée du Puy), pl. 7, fig. 69-70 in Filhol, 1881, pl. XVa dans notre travail.

LOCALITÉ-TYPE : Ronzon (Haute-Loire).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Sannoisien supérieur.

AUTRE MATÉRIEL PROVENANT DU GISEMENT-TYPE

- Musée du Puy :

- Md portant I<sub>2</sub>-P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> gauches et I<sub>2</sub>-P<sub>2</sub>-M<sub>1</sub> droites (n° A.25), pl. XVc ;

- Md portant D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>-M<sub>1</sub> droites et gauches (n° A.27), pl. XVb ;

- P<sup>3</sup> droite très usée (n° A.29), pl. XVe ;

- Quelques carpiens, tarsiens et métapodes.

- Musée des Sciences Naturelles de Toulouse :

- M<sup>1</sup> gauche très usée (un moulage de cette dent est conservé sous le n° A.30 dans les collections du Musée du Puy), pl. XVf.

#### REMARQUE :

La denture supérieure est inconnue dans le gisement-type, exception faite de deux dents supérieures trop usées pour fournir des critères morphologiques valables permettant une comparaison avec les autres espèces.

#### 2) *Ronzotherium filholi* (OSBORN), 1900 - pl. XVIa

HOLOTYPE : Mx droit et gauche portant P<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> (M.N.H.N. Paris, Coll. Rossignol), fig. 8A, p. 242 in Osborn, 1900.

« COTYPE » : Osborn désigne une Md gauche portant P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> comme cotype (fig. 7, p. 240 in Osborn 1900). Rien ne permet d'affirmer que cette pièce provient du même gisement et du même niveau stratigraphique que l'holotype, remarque qui s'applique à tous les restes de Ronzothères faisant partie des anciennes collections des Phosphorites du Quercy.

LOCALITÉ-TYPE : Quercy.

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Oligocène.

#### REMARQUE

Il est peu probable que l'holotype et le « cotype » appartiennent très exactement au même niveau stratigraphique et que, corrélativement, ils se trouvent au même stade évolutif.

#### 3) *Ronzotherium romani* KRETZOÏ, 1940 - pl. XVIb-n

Cette espèce a été créée par Kretzoï sur une I<sub>2</sub> et quatre molaires inférieures provenant de la Ferté-Alais, figurées (fig. 17, p. 56 et pl. V3b-c) et décrites par Roman en 1912. Kretzoï ne désigne pas d'holotype. En 1969, Heissig a malencontreusement désigné comme lectotype la I<sub>2</sub> figurée par Roman. En effet, cette dent très caractéristique du

genre *Ronzotherium* ne présente par contre aucun caractère particulier pour l'espèce. Pour justifier son choix, Heissig précise : « Le seul morceau provenant de la série des syntypes que j'ai pu examiner est la  $I_2$  figurée par Roman. Comme il est douteux que les autres dents pourront être retrouvées, je nomme cette  $I_2$  comme lectotype ». Cependant, dans les collections du Muséum de Paris, nous avons personnellement retrouvé tous les syntypes et en plus les  $M^2$  et  $M^3$  figurées par Roman (1912, pl. V3 et 3a) et quelques autres dents supérieures et inférieures de même origine.

LECTOTYPE :  $I_2$  droite (fig. 17, p. 56 in Roman, 1912). Désigné par Heissig en 1969. Cette dent est conservée dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

PARALÉCOTYPES : Quatre molaires inférieures (pl. V, fig. 3b-c, in Roman, 1912).

LOCALITÉ-TYPE : La Ferté-Alais (Bassin de Paris).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Stampien moyen.

#### REMARQUE

Parmi les trois espèces de *Ronzothère* que nous venons d'énumérer, c'est la seule qui soit connue dans son gisement-type à la fois par des dents jugales supérieures et inférieures.

Récemment, Heissig (1969) a sensiblement modifié la liste des espèces :

#### 1) *Ronzotherium velaunum* (AYMARD), 1853

#### 2) *Ronzotherium filholi* (OSBORN), 1900

a) *R. filholi filholi* (OSBORN), 1900

b) *R. filholi elongatum* HEISSIG, 1969

HOLOTYPE : fragment de crâne avec  $P^2$ - $M^3$  gauche et droite (pl. V, fig. 1 et 2; fig. 14-I, p. 47; fig. 15, p. 48 in Roman, 1912). Collections Département des Sciences de la Terre, Faculté des Sciences de Lyon.

LOCALITÉ-TYPE : Pernes (Vaucluse).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Stampien inférieur.

*Derivatio nominis* : en raison de la forme allongée de la mandibule et des molaires.

c) *R. filholi romani* KRETZOÏ, 1940

Pour Heissig « la séparation spécifique de *R. romani* n'est pas nécessaire car cette forme ne diffère de *R. filholi filholi* simplement que par quelques traits progressifs et quelques tendances évolu-

tives. A cause de cela, elle doit être considérée comme sous-espèce ».

#### 3) *Ronzotherium kochi* (KRETZOÏ), 1940

HOLOTYPE : Mx droit portant  $P^2$ - $M^3$ . Figuré par Koch (1911, pl. X). Probablement conservé à Cluj.

LOCALITÉ-TYPE : Kolozsvár (= Klausenburg = Cluj), Roumanie.

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Oligocène moyen (Koch, 1911, p. 380).

#### DIAGNOSE :

Heissig (1969, p. 36-37) : « Petite espèce primitive du genre *Ronzotherium*. Dents jugales supérieures avec couronne basse et ectolophe fortement incliné. Molaires supérieures à lophes parallèles, sans crochet ni crista, avec antécrochet plat. Médisinus étroit, faiblement courbé; post-fossette longue. Pm supérieures à lophes très convergents, métalophe arrondi en S, muraille externe semblable à celle des molaires.  $P^2$  molariforme rectangulaire.  $P^3$  et  $P^4$  de contour triangulaire, submolariforme et prémolariforme. Crochet et antécrochet manquent, crista faible ».

#### 4) *Ronzotherium brevirostre* (BELIAJEVA), 1954

HOLOTYPE : Md avec  $P_2$ - $M_3$  droites et  $P_3$ - $M_3$  gauches.

LOCALITÉ-TYPE : Ergil-Obo (Mongolie).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Oligocène inférieur.

#### DIAGNOSE :

Heissig (1969, p. 38) : « Grande espèce du genre *Ronzotherium* avec mandibule haute, massive, à bord inférieur droit. Face inférieure de la symphyse carénée. Formule dentaire

$$\frac{?}{2 \ 0 \ 4 \ 3}$$

$I_1$  forte,  $I_2$  massive dirigée vers l'extérieur.  $P_1$  monoradiculée. Prémolaires et molaires inférieures à sillon médian externe fort. Prémolaires fortement molarisées, entoconide déplacé vers l'arrière et lié avec l'hypolophide,  $P_3$  et  $P_4$  avec paralophide long. Molaires larges, talonide court, hypolophide très recourbé, paralophide modérément long ».

#### REMARQUE :

*R. kochi* n'est connu que par des dents supérieures, tandis que *R. brevirostre* n'est connu que par des dents inférieures.

b. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN), 1900

- 1842 - *Badacterium*; Croizet, p. 49  
(*nomen nudum*).  
- *Badacterium latidens* CROIZET  
(manuscrit).
- V 1844 - *Rhinoceros brivatensis* nom. nov.;  
Bravard, p. 408 (*nomen oblitum*).
- V 1846 - *Rhinoceros incisivus* CUVIER;  
Blainville, Atlas III, pl. XII, (Md.  
de Bournoncle, Auvergne).
- V 1856b - *Ronzotherium velaunum* AY-  
MARD; Aymard, p. 235.
- 1877 - *Rhinoceros tetradactylus* LARTET;  
Filhol, p. 126.
- 1886 - *Rhinoceros lemanensis* (POMEL);  
Lydekker, p. 153.
- 1892 - *Aceratherium lemanense* POMEL;  
Pavlov, p. 191, pl. V fig. 7.
- V \*1900 - *Aceratherium filholi* sp. nov.; Os-  
born, p. 240, fig. 7 et 8a.
- 1903 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN);  
Deninger, p. 95.
- 1905 - *Aceratherium filholi* OSBORN;  
Jenny, p. 125.
- 1910 - *Praeaceratherium filholi* (OSBORN);  
Abel, p. 18.
- part 1910 - *Aceratherium filholi* OSBORN; Ro-  
man, p. 1558-9.
- V part 1912 - *Acerotherium filholi* OSBORN; Ro-  
man, p. 45-58.
- 1912 - *Acerotherium filholi* OSBORN; Ro-  
man, fig. 14-16, 18 et pl. V 1-2.
- 1923 - *Paracaenopus filholi* (OSBORN);  
Breuning, p. 17, fig. 7.
- 1928 - *Acerotherium cf. filholi* OSBORN;  
Gignoux, p. 145-152, fig. 2 et 3,  
pl. IX.
- V 1951 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN); La-  
vocat, p. 116-118 (Bournoncle et  
Auvergne).
- V non 1951 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN); La-  
vocat, p. 117-118, Vendèze  
(pl. XIX 3 et 6, pl. XXVI-1) et Vo-  
dable.
- V 1968 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN);  
Brunet et Guth, p. 573-575, 1 pl.
- 1969a - *Ronzotherium filholi* (OSBORN); de  
Bonis, p. 2-3, pl. I-II.
- 1969 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN);  
Heissig, p. 38.
- V 1969 - *Ronzotherium filholi filholi* (OS-  
BORN); Heissig, p. 39-46, fig. 12 à  
15, 25c-d et 26a-b.
- V part 1969 - *Ronzotherium filholi elongatum* n.  
ssp.; Heissig, p. 46-55, fig. 16-19;  
non Cournon, p. 53.

V 1970 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN);  
Brunet, p. 2535.

## b1. Généralités

HOLOTYPE: Mx droit et gauche portant P<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>  
(M.N.H.N. Paris, Coll. Rossignol), pl. XVIa.

LOCALITÉ-TYPE: Phosphorites du Quercy.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE: Fin du Sannois-  
sien - Stampien inférieur.

AUTRES GISEMENTS: En France, dans le Quercy, à  
Bournoncle St Pierre (Auvergne), Montans (Tarn),  
Pernes (Vaucluse), Pechelbronn (Bas-Rhin), Ville-  
bramar (Aquitaine); en Suisse à Bumbach et Klein-  
blauen.

DIAGNOSE ORIGINALE: Osborn, 1900 - « Prémolai-  
res supérieures grandes, simples, non molariformes,  
avec crêtes incomplètement formées; molaires  
supérieures avec un cingulum interne et un fort pli  
du protoconule, un petit antécrochet, pas de cro-  
chet; dépression à la face postérieure du métalophe  
de la M<sup>3</sup>; P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub> avec crêtes postérieures dépri-  
mées et incomplètes. Mesures P<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> = 224 mm ».

## DIAGNOSE ÉMENDÉE :

Espèce plus récente et plus progressive que *R.*  
*velaunum*.

*Crâne*: région temporo-occipitale allongée, apo-  
physes post-glénoïde et post-tympanique séparées  
- *Mandibule*: branche horizontale relativement  
haute; bord postérieur de la symphyse situé à  
l'aplomb de la région occupée par D<sub>1</sub> et P<sub>2</sub>; sa face  
inférieure présente généralement une faible carène;  
l'angle symphysien est grand et l'occlusion I<sup>1</sup>-I<sub>2</sub>  
forte - *Denture de lait*: les D supérieures présen-  
tent une faible crista; les inférieures ont un hypolo-  
phide à forte courbure; D<sub>1</sub> allongée, bi- ou mono-  
radiculée atteignant le niveau de la face occlusale  
des dents définitives; D<sub>2</sub> à branche linguale du  
paralophide courte et à « métaconide » non indivi-  
dualisé; le lobe antérieur de D<sub>3</sub> est fort avec une  
branche vestibulaire du paralophide longue -  
*Denture définitive*: I<sub>1</sub> présente mais réduite. *Pré-  
molaires supérieures* plus ou moins élargies à post-  
fossettes courtes, peu profondes; ectolophe à « pa-  
racône » plus saillant et plus étroit que le « méta-  
cône »; métalophe recourbé en S et « pseudohypo-  
cône » saillant vers l'arrière; cingulum lingual fort,  
de peu à très ondulé. *Molaires supérieures* à cingu-  
lum lingual plus réduit s'effaçant généralement au

niveau des deux cuspides internes; post-fossettes plus ou moins courtes mais peu profondes; crochet faible et crista tout juste indiquée; bord postérieur du métacône de  $M^3$ , en crête aiguë ou en bourrelet arrondi, généralement bien marqué. *Prémolaires et molaires inférieures* : plus ou moins allongées à cingulum vestibulaire fort, complet ou non; le lingual toujours incomplet est plus réduit; vallées internes peu encochées lingualemment, la fosse talonidienne débouche généralement au-dessus du niveau du cingulum postéro-lingual; aux prémolaires, le pli protoconide est présent mais plus ou moins développé;  $P_2$  à peine réduite — *Squelette appendiculaire* : les membres sont longs et graciles; main tétradactyle à MC V certainement très réduit; sur la face dorsale du carpe, le semi-lunaire n'a pas de contact articulaire avec le magnum; le MC II ne s'articule pas avec le trapèze; pied tridactyle.

#### REMARQUE :

Ne sera décrit que le matériel de Villebramar, gisement où nous avons récolté de très nombreux restes de *R. filholi*. Leur étude va mettre en évidence de très grandes variations individuelles, notamment en ce qui concerne la denture. Pour certains traits anatomiques, les variations horizontales donnent une image des variations verticales, à la fois des populations ascendantes et descendantes, d'un tronçon de la phylogénèse des Ronzothères. Autrement dit, à un instant donné, une population présente tous les intermédiaires entre des types plus primitifs et des types plus évolués que la moyenne. Il en est bien ainsi dans tous les niveaux où leurs restes abondent quelque peu. Dans ces conditions, l'attribution taxonomique d'une pièce isolée à une espèce donnée demeure souvent conjecturale, le degré évolutif ne pouvant être précisé qu'à l'aide d'un échantillonnage suffisamment important. Malheureusement, la plupart des gisements à Ronzothères n'ont livré que peu de matériel, parfois même une seule pièce.

Compte tenu de ce qui précède, les caractères donnés dans les diagnoses sont des caractères moyens ou considérés, pour le moment, comme tels lorsque le matériel ne comporte qu'une seule pièce.

Rappelons pour mémoire que le matériel de *R. filholi* des autres gisements a été décrit par Heissig en 1969.

## b2. Description du matériel de Villebramar

### DENTURE DE LAIT

Le gisement de Villebramar n'a livré aucun reste de la denture antérieure (incisives) de lait. A ce

sujet, indiquons que, mis à part une  $dI_1$  de Ronzon (Musée du Puy, Md n° A.27), très petite, à couronne en forme de bourgeon émoussé, les incisives de lait sont inconnues chez le genre *Ronzothrium*.

Les dents jugales de la première dentition sont par contre très bien représentées dans nos collec-

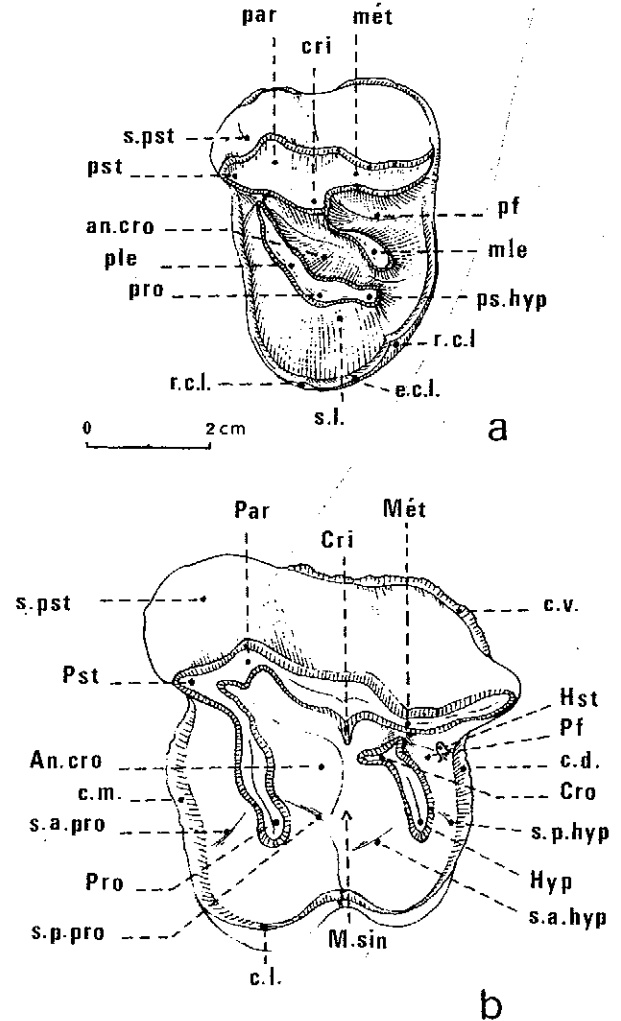


FIG. 7

a. Interprétation des divers éléments de la couronne d'une prémolaire de Rhinocerotidae (*Ronzotherium romani*,  $P^4$  gauche, Etampes, Coll. M.N.H.N., Paris).

Légendes : an. cro : Antécrochet; cri : Crista; e. c. l. : Encoche du cingulum lingual; mét : « Métacône »; mle : « Métaconule »; par : « Paracône »; pf : Post-fossette; ple : « Paraconule »; pro : « Protocône »; ps. hyp : « Pseudhypocône »; pst : Parastyle; r. c. l. : Retenue du cingulum lingual; s. l. : Sillon lingual séparant « protocône-pseudhypocône »; s. pst. : Sillon parastylique.

b. Interprétation des divers éléments de la couronne d'une molaire supérieure de Rhinocerotidae.

Légendes : an. cro : Antécrochet; c. d. Cingulum distal; c. l. : Cingulum lingual; c. m. : Cingulum mésial; Cri : Crista; Cro : Crochet; c. v. : Cingulum vestibulaire; Hst : Hypostyle; Hyp : Hypocône; Mét : Métacône; M. sin : Médisinus; Par : Paracône; Pf : Post-fossette; Pro : Protocône; Pst : Parastyle; s. a. hyp. : Sillon antérieur de l'hypocône; s. a. pro : Sillon antérieur du protocône; s. p. hyp : Sillon postérieur de l'hypocône; s. p. pro : Sillon postérieur du protocône; s. pst : Sillon parastylique.

tions (notamment 5 maxillaires et 5 mandibules). Il va être possible non seulement de préciser des détails morphologiques mais aussi de donner pour la première fois une image de l'amplitude des variations horizontales présentées par les molaires de lait d'une espèce du genre *Ronzotherium*.

La formule dentaire de lait est celle de toutes les espèces connues du genre. C'est-à-dire :

$$\frac{? \quad 0 \quad 4}{1-2 \quad 0 \quad 4}$$

Toutes les dents de lait ont une couronne plus basse à émail moins épais que les dents définitives.

La terminologie employée pour les dents de lait est la même que celle qui est utilisée pour les dents définitives (fig. 7 et 8).

#### DENTURE SUPÉRIEURE DE LAIT

##### *D*<sup>1</sup> (pl. IXb, XI)

Le niveau de Villebramar a livré dix *D*<sup>1</sup>, neuf font partie de nos collections, la dixième est conservée au Musée de Bâle.

La très grande variabilité des proportions et de la morphologie de leur couronne est surprenante.

Pour les mensurations, le tableau 37 montre de très importantes variations individuelles qui leur confèrent des proportions fort différentes. Ainsi, les *D*<sup>1</sup>, toutes de forme triangulaire, sont plus ou moins élargies distalement.

TABLEAU 37

<i>D</i> <sup>1</sup> (mesures en mm)	L (Long. vest.)	l (larg. max.)	1 x 100/L
Mx vil. 1972-108	23,5	12,5	53
Mx vil. 1970-17	25	15	60
Mx vil. 1973-22	23	14	61
Mx vil. 1974-175	26	19,5	69
<i>D</i> <sup>1</sup> vil. 1974-223	25	19	76
Mx Vbr. 62 - Bâle	23	18	78
Crâne vil. 1967-1	24	19,5	81
Mx. vil. 1968-8	23	19	82
<i>D</i> <sup>1</sup> vil. 1974-224	24	21	87
Mx. vil. 1971-109	22,5	20,5	91

L'ectolophe varie peu. Sa face vestibulaire présente à l'avant un « parastyle » très éloigné du « paracône » et séparé de ce dernier par un sillon plus ou moins bien individualisé, au milieu, un « paracône » très élevé et à l'arrière, un « métacône » plus bas et très rapproché du « paracône » dont il est toujours séparé par un sillon bien marqué. Le cin-

gulum vestibulaire est fort. Il s'efface sur toutes les *D*<sup>1</sup> au niveau du « paracône ». La face linguale du « paracône » présente une crête verticale arrondie. Juste indiquée sur certaines dents (Vil. 1972-108 - pl. XIa), cette crête est très forte sur d'autres (Vil. 1973-22 - pl. XIc) où elle forme alors une véritable ébauche de crista. Le protolophe, très recourbé, se rattache à l'ectolophe, soit au niveau de cette crête (Vil. 1973-22), soit juste en avant d'elle (Vil. 1971-109 - pl. XI f), soit encore plus en avant (pl. XI g) au niveau du parastyle. « Paraconule » et « protocône » ne sont bien individualisés que sur une *D*<sup>1</sup> (Vil. 1970-17 - pl. XI b); sur toutes les autres, ces deux cuspidés sont fondus dans le protolophe (pl. XI g). Dans tous les cas, le métalophe est perpendiculaire à l'ectolophe auquel il se raccorde généralement juste en arrière du sillon lingual séparant le « paracône » du « métacône ». L'« hypocône » est fort et déplacé vers l'arrière. Il est relié au « protocône » par un pont d'émail étroit, plus (Vil. 1970-17) ou moins (Vil. 1971-109) bas, qui présente ou non (Vil. 1968-8 - fig. 9e) un profond sillon lingual. A remarquer que l'épaisseur des lophes transversaux semble liée à la largeur de la dent : grêles et délicats sur les dents de faible largeur, ils sont plus forts sur les dents les plus larges. L'antécrochet est absent dans tous les cas; un faible crochet est présent seulement sur deux dents (Vil. 1970-17 - pl. XI b et Vil. 1973-22). La post-fossette est grande. L'« hypostyle » n'est visible que sur deux *D*<sup>1</sup> (fig. 9e et pl. XI g). Le cingulum lingual très fort s'efface généralement au niveau du « protocône ». Toutes les *D*<sup>1</sup> sont biradiculées (une racine antérieure et une postérieure).

*Affinités* : Dans sa révision du genre *Ronzotherium*, Heissig a décrit cinq premières prémolaires. L'une du gisement de Villebramar (Bâle, Vbr. 62), les autres de celui de Gaimersheim (Bavière). Cet auteur a cru devoir distinguer des *P*<sup>1</sup> et des *D*<sup>1</sup>. Cette distinction a été établie à partir d'un certain nombre de traits morphologiques dont le plus net semble être le plus (*P*<sup>1</sup>) ou moins (*D*<sup>1</sup>) grand allongement relatif de la dent. Un tel critère de classement reviendrait à dire qu'à Villebramar les dents les plus larges sont des *D*<sup>1</sup> et les moins larges, des *P*<sup>1</sup>. Le tableau 37 témoigne de l'existence d'intermédiaires entre ces types extrêmes. D'autre part, des dents très élargies (*D*<sup>1</sup> de Heissig) coexistent à la fois avec des prémolaires de lait (pl. XI f) ou des prémolaires définitives (fig. 9e). De plus, les premières prémolaires associées à une denture de lait sont toujours bien moins usées que celles qui sont associées à une denture définitive. Tout ceci montre clairement que les différences invoquées par Heissig appartiennent au domaine des variations individuelles et que la première prémolaire n'est pas remplacée. Le matériel récolté à Villebramar indique que son éruption se situe après celle de *D*<sup>1</sup>, mais avant celle de *M*<sup>1</sup>. S'agit-il d'une *D*<sup>1</sup> ou d'une *P*<sup>1</sup>? A cette question, une réponse satisfaisante peut être donnée. D'une manière générale, chez les mammifères, les dents de lait sont recouvertes par



une couche d'émail plus fine que celle des définitives. Cette différence est très nette chez les Ronzothères et, quant à ce caractère, leur première prémolaire doit être considérée comme lactéale. A remarquer que ceci semble être la règle pour les Rhinocerotidae chez lesquels, ce que l'on appelle habituellement P<sup>1</sup> est en réalité une D<sup>1</sup> persistante. Sans aucun doute, le Ronzothère de Gaimersheim n'infirmes pas cette règle et les premières prémolaires (D<sup>1</sup> et P<sup>1</sup>) décrites par Heissig sont en réalité toutes des D<sup>1</sup>. Présentent-elles des différences anatomiques d'ordre taxonomique avec celles de Villebramar ? Nous sommes enclins à répondre par la négative. En effet, les variations individuelles observées sur seulement dix dents de l'horizon paléontologique de Villebramar sont si importantes qu'elles recouvrent déjà à peu près complètement les traits anatomiques signalés par Heissig. Rien d'étonnant à cela, car on observe le même phénomène dans d'autres groupes de mammifères où la première prémolaire, lorsqu'elle est en voie de réduction, est l'objet de variations individuelles telles que, pour présenter un réel intérêt systématique, il faut disposer d'un grand échantillonnage.

### D<sup>2</sup> (pl. XI)

Sept D<sup>2</sup> ont été récoltées à Villebramar. Six sont conservées à Poitiers, la septième fait partie des collections de la Faculté des Sciences de Marseille.

Molariformes, ces dents sont toutes caractérisées par un lobe antérieur très rétréci vestibulo-lingualement. Le « parastyle » très développé, nettement plus bas que le « paracône », se présente sous la forme d'un cône aplati vestibulo-lingualement et situé très à l'avant de la muraille externe. Il est séparé du « paracône » par un sillon vestibulaire bien marqué. « Paracône » et « métacône » d'importance subégale et très rapprochés l'un de l'autre, sont séparés lingualement et vestibulairement par un fort sillon. Leur face externe est légèrement et régulièrement convexe. La face interne du « paracône » très renflée présente, sur les dents les moins usées, une faible crista. Protolophe et métalophe sont très nettement plus bas que la muraille externe. Le protolophe se rattache à l'ectolophe à l'arrière du « parastyle » et le métalophe entre « para » et « métacône ». Le métalophe est à peu près perpendiculaire à l'ectolophe, tandis que le protolophe est très recourbé vers l'arrière. A noter que ce dernier caractère est sujet à de nombreuses variations individuelles. Ainsi, nous avons tous les intermédiaires entre des D<sup>2</sup> très rétrécies mésialement (à protolophe très oblique vers l'arrière : pl. XIe) et celles qui ont une face antérieure plus large (à protolophe peu oblique vers l'arrière : pl. XI f). Les lophes transversaux convergent lingualement. Généralement, ils restent séparés par une vallée étroite; dans deux cas seulement, ils se soudent par leur base (pl. XI a-c). Sur le protolophe, l'étranglement qui précède le protocône est bien, peu ou pas marqué. L'« hypocône » toujours nettement plus fort que le « protocône » est légèrement

déplacé vers l'avant. Sa taille est à peu près constante. A noter enfin qu'une seule dent (Vil. 1970-17) présente un faible crochet. La post-fossette est toujours courte et très peu profonde, elle se termine légèrement au dessus ou au niveau du cingulum postérieur. L'« hypostyle » n'a jamais été observé. Sur toutes les dents, le cingulum basal est bien développé; il ne s'efface que labialement au niveau du « paracône »; il se relève lingualement au niveau de l'« hypocône ». Les D<sup>2</sup> ont chacune trois racines. Comme le montre le tableau 38, les variations de taille sont moins importantes que pour les D<sup>1</sup>.

*Affinités* : Seules deux autres D<sup>2</sup> de Ronzothère sont actuellement connues. Elles proviennent de Gaimersheim et ont été décrites en 1969 par Heissig. Leur morphologie rappelle beaucoup celle des D<sup>2</sup> de Villebramar. Seule différence importante, elles possèdent une crista très développée qui rejoint le protolophe et délimite avec lui une préfossette. Ce trait anatomique leur confère un degré évolutif plus avancé qu'à Villebramar où seules les dents neuves présentent une faible crista qui disparaît rapidement avec l'usure de la couronne.

TABLEAU 38

D <sup>2</sup>	L.	z <sup>1</sup>	z <sup>2</sup>	z <sup>2</sup> x 100/L
(mesures en mm)	Long. vest.	larg. mésiale	larg. distale	
Mx. Marseille n° 589	33	2D	27	81
Mx. Vil. 1970-17	31	18	26	84
Mx. Vil. 1973-22	31	20	27	87
Mx. Vil. 1972-108	34	24	30	88
Mx. Vil. 1974-175	33	21	33	100
Mx. Vil. 1973-172	31,5	20	32	101
Mx. Vil. 1971-109	28	2D	31	110

### D<sup>3</sup> (pl. XI)

Des onze D<sup>3</sup>, du Ronzothère de Villebramar, connues, dix font partie de nos collections, la onzième est conservée à Marseille.

Leur morphologie est tout à fait comparable à celle d'une molaire. Le contour de la dent est trapézoïdal avec une face mésiale très convexe vers l'avant et une face linguale raccourcie. Les racines sont au nombre de trois : une linguale et deux vestibulaires.

La muraille externe peut être divisée en deux régions : une antérieure convexe dans son ensemble avec le « parastyle » et le « paracône », une postérieure très concave avec le « métacône ». Le « parastyle », fort, légèrement déplacé vers l'avant, est la plus basse des trois cuspidés vestibulaires. Le « paracône » est la plus haute et présente une côte externe très forte. Sa face linguale est légèrement

convexe. Ces deux cuspides sont séparées par un sillon parastylique très marqué. Le « métacône » situé loin en arrière du « paracône » présente une côte vestibulaire peu marquée. A l'arrière de l'ectolophe, le « métastyle » est faiblement individualisé. Sur la face linguale de l'ectolophe, il n'y a pas de crista, mais à mi-chemin entre le « paracône » et le « métacône », une faible crista accessoire (3) n'est visible que sur les dents peu usées. Les lophes transversaux sont à peu près parallèles. Obliques vers l'arrière, ils sont légèrement plus bas que l'ectolophe. Le protolophe se rattache à ce dernier entre le « parastyle » et le « paracône », le métalophe juste en avant du « métacône ». L'antécrochet est très fort. Le crochet est bien marqué. Sur certaines dents peu usées, son bord antéro-supérieur est bifide ou trifide (pl. XIj). Il ne rejoint jamais la crista. Les sillons antérieur et postérieur du « protocône » et le sillon antérieur de l'« hypocône » sont toujours très faiblement indiqués. Le sillon antérieur du « protocône » est toujours le plus fort. Le sillon postérieur de l'« hypocône » manque. Le médisinus s'ouvre en face linguale plus ou moins largement selon les dents. Comme sur  $D^2$ , la post-fossette est courte et peu profonde. Par contre, l'« hypostyle » ne manque que sur quatre dents (un tiers des cas), sur toutes les autres, il est très nettement individualisé. Le cingulum vestibulaire manque entièrement ou n'existe qu'au niveau du « parastyle » et du « métacône ». Le cingulum antérieur et le postérieur sont forts. Le lingual ne subsiste que sous forme d'un bourrelet d'émail situé à l'entrée du médisinus.

TABLEAU 39

$D^3$ (mesures en mm)	Long. vestibulaire	larg. mésiale	larg. distale
Mx. Vil. 1970-17	36	37	29
Mx. Vil. 1972-108	38	39	36
Mx. Vil. 1973-22	33	34	31
Mx. Vil. 1973-172	37	34	33
$D^3$ Vil. 1974-175	39	36	34
$D^3$ Vil. 1974-201	37	35	32
$D^3$ Marseille n° 589	38	31	35
$D^3$ Vil. 1971-123	37	37	37
$D^3$ Vil. 1973-212	37	36	33
$D^3$ Vil. 1973-215	33	34	-
$D^3$ Vil. 1974-225	38	39	36

(3) La face vestibulaire du médisinus des dents jugales des Rhinocerotidés peut présenter des crêtes d'émail plus ou moins individualisées. Nous appellerons crista la ou les crêtes situées sur la face linguale du paracône et crista accessoire (= post-crista, Heissig, 1969, p. 64) celle qui se développe en arrière de cette cuspid.

*Affinités* : Les autres  $D^3$  actuellement connues chez les Ronzothères ont été décrites et figurées par Heissig en 1969. Trois proviennent du gisement de Gaimersheim, la quatrième de celui de Marseille. Cette dernière (fig. 7, p. 24 in Heissig, 1969) est tout à fait semblable aux  $D^3$  de Villebramar. Celles de Gaimersheim en diffèrent : par la présence sur la face linguale du « paracône » d'une nette crista qui divise basalement le médisinus; par une post-fossette un peu plus profonde, et par un cingulum vestibulaire plus fort ne s'effaçant qu'au niveau du « paracône ».

La morphologie de la crista et de la post-fossette des  $D^3$  de Gaimersheim doit être interprétée comme le témoignage d'un stade évolutif plus avancé que celui des  $D^3$  des Ronzothères de Villebramar et de Marseille.

$D^4$  (pl. XI)

Nous possédons sept  $D^4$  du Ronzothère de Villebramar. Trois sont neuves, trois sont peu usées et la septième très usée. Leur morphologie et leurs variations s'assimilent complètement à celles des  $D^3$  dont elles ne diffèrent que par leur plus grande taille.

La  $D^4$  (Vil. 1973-211 - pl. XIk), non entamée par l'usure, va nous permettre de donner quelques détails morphologiques supplémentaires. Ainsi le métalophe rejoint la face linguale convexe du « métacône » à cinq mm en dessous de la pointe de cette cuspid. Le crochet trifide rejoint l'ectolophe en se soudant à la branche postérieure de la crista accessoire qui est bifide. Une petite fossette se trouve ainsi isolée dans cette région. Tout semble indiquer qu'il en était de même sur les  $D^3$  neuves. A noter que Heissig (1969) décrit cette disposition sur les  $D^3$  et  $D^4$  de Gaimersheim. Comme pour les  $D^3$ , la face linguale du « paracône », très légèrement convexe, ne présente pas de crista. Là encore, la vallée médiane est plus ou moins large selon les dents et nous trouvons tous les intermédiaires entre un médisinus plutôt étroit et un médisinus plutôt large. La post-fossette est seulement un peu plus longue que sur  $D^3$ . Un « hypostyle » n'a été observé que sur une dent (Vil. 1974-207). Le cingulum vestibulaire manque à peu près complètement sur toutes les dents. Le lingual n'est conservé qu'à l'entrée du

TABLEAU 40

$D^4$ (mesures en mm)	Long. vestibulaire	larg. mésiale	larg. distale
Mx. Vil. 1970-17	41	38	36
Mx. Vil. 1972-108	41	46	42
Mx. Vil. 1973-22	38	39	38
$D^4$ Vil. 1967-2	39	40	39
$D^4$ Vil. 1973-211	38	40	42
$D^4$ Vil. 1974-207	40	44	45

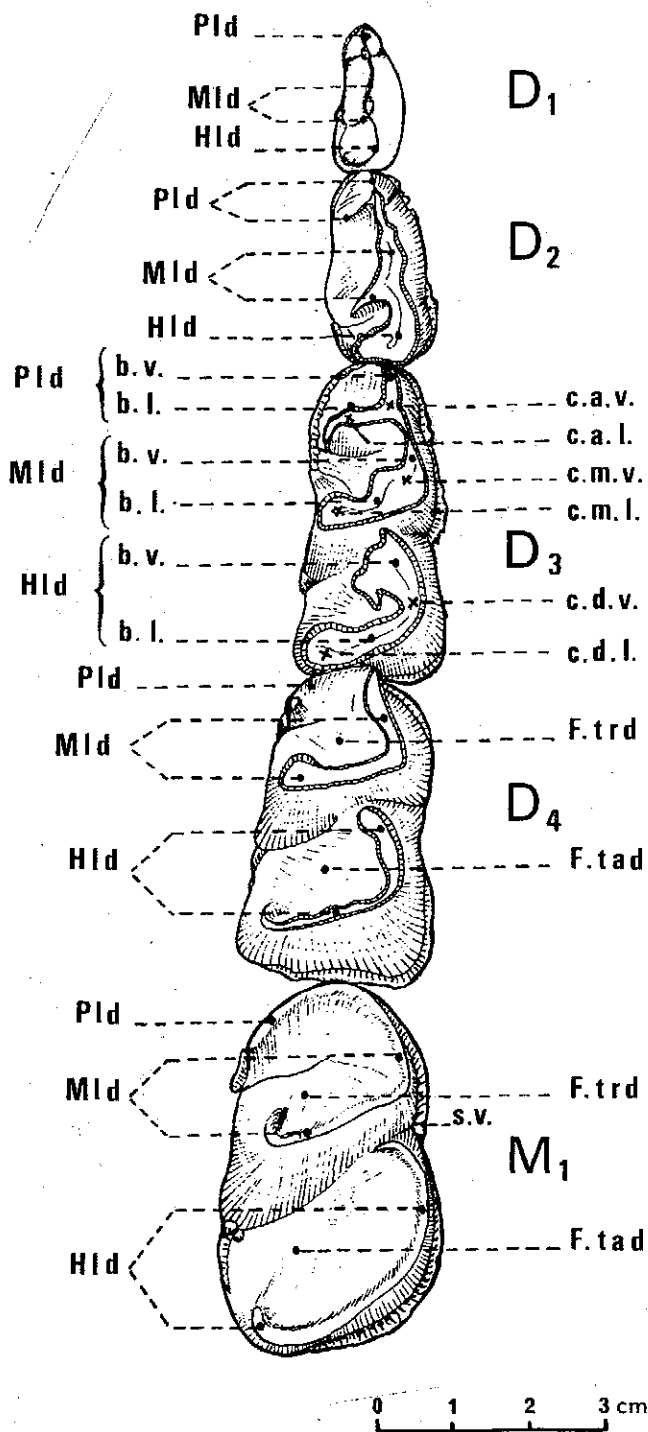


FIG. 8. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN)  
Mandibule droite provenant de Villebramar et portant D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>-M<sub>1</sub> (Vil. 1974-61), la D<sub>1</sub> dessinée appartient à une autre mandibule (Vil. 1970-183) - Face occlusale.

**Légendes.** - b.l. : Branche linguale; b.v. : Branche vestibulaire; c.a.l. : Conide antéro-lingual; c.a.v. : Conide antéro-vestibulaire; c.d.l. : Conide disto-lingual; c.d.v. : Conide disto-vestibulaire; c.m.l. : Conide médio-lingual; c.m.v. : Conide médio-vestibulaire; F. tad : Fosse talonidienne; F. trd : Fosse trigonidienne; Hld : Hypolophide; Mld : Métalophide; Pld : Paralophide; s.v. : Sillon vestibulaire séparant le trigonide du talonide.

médisinus sauf sur une dent (Vil. 1973-22 - pl. XIc) où il est très fort et ne s'efface qu'au niveau de l'hypocône.

**Affinités :** Quatre D<sup>4</sup> de Ronzothère ont été décrites par Heissig : trois proviennent de Gaimersheim et la quatrième de Saint-Henri, près de Marseille. Cette dernière ne présente pas de différence avec celles de Villebramar. Par contre, celles de Gaimersheim en diffèrent à nouveau par la présence d'une crista nettement individualisée et une post-fossette bien plus profonde. Toutes les autres différences entrent dans le domaine des variations individuelles (cingulum plus ou moins fort; médisinus plus ou moins large; sillons antérieur et postérieur de l'hypocône et du protocône plus ou moins bien marqués; etc.).

#### DENTURE INFÉRIEURE DE LAIT

L'interprétation du schéma de la couronne des prémolaires et des dents de lait est sujette à de nombreuses discussions. Aucune des terminologies proposées, qu'elle soit topographique ou trituberculaire, n'a, à ce jour, reçu un accord unanime. C'est pourquoi nous n'emprunterons aux uns et aux autres que ce qui est habituellement admis par tous et ceci dans le seul but d'arriver à une terminologie descriptive aussi simple que possible. Ainsi, pour les dents jugales inférieures des Rhinocerotidés, la nomenclature que nous utiliserons est établie sur la dent qui atteint le degré de complication maximum, c'est-à-dire la D<sub>3</sub>. Cette dent présente trois lobes : un paralophide, un métalophide et un hypolophide. Chaque lobe est composé de deux conides et de deux branches. Ainsi de l'avant vers l'arrière, on distingue (voir fig. 8) :

- sur le paralophide, une branche vestibulaire (« parastylide » pour certains), un conide antéro-vestibulaire (« paraconide » pour certains, et sans équivalent dans la théorie trituberculaire pour d'autres), une branche linguale, un conide antéro-lingual (interprété soit comme « paraconide », soit comme la deuxième branche du « parastylide » alors dédoublé);
- sur le métalophide, une branche vestibulaire, un conide médio-vestibulaire (« protoconide »), une branche linguale, un conide médio-lingual (« métaconide »);
- sur l'hypolophide, une branche vestibulaire, un conide disto-vestibulaire (« hypoconide »), une branche linguale, un conide disto-lingual (« entocône »).

La terminologie topographique ne sera appliquée que pour le paralophide; ceci en raison des difficultés de choix entre les diverses interprétations des auteurs.

#### D<sub>1</sub> (pl. XIIa-d)

Seules quatre D<sub>1</sub> du Ronzothère de Villebramar sont actuellement connues. Elles font partie de nos collections. Comme la première prémolaire supé-

rieure, la première prémolaire inférieure n'est pas remplacée. D'autre part, pour des raisons identiques à celles que nous avons déjà données, pour la denture supérieure, ce que l'on appelle habituellement  $P_1$  est en réalité une  $D_1$  persistante. En effet, les mandibules avec denture de lait (par exemple Vil. 1970-183 - pl. XIIb) ou avec denture définitive (par exemple Vil. 1973-187 - pl. XIIa) possèdent une première prémolaire identique en tous points. Par ailleurs avec leur couronne basse à émail peu épais, ces premières prémolaires doivent être considérées comme des  $D_1$ . Heissig (1969) décrit une  $P_1$  et une  $D_1$  chez le Ronzothère de Gaimersheim : « ... on peut reconnaître aussi que la  $D_1$  est remplacée par une  $P_1$ . Ce qui est confirmé par l'existence dans la denture supérieure de  $D^1$  et de  $P^1$  morphologiquement distinguables. La morphologie des  $D_1$  n'a pas dû être très différente de celle des  $P_1$  ». Compte tenu de ce qui a été dit, pour la denture supérieure, cette argumentation est mise en défaut et il nous paraît certain que, comme le Ronzothère de Villebramar, celui de Gaimersheim possédait une  $D_1$  persistante.

Les  $D_1$  de Villebramar sont courtes et étroites. L'importance de leur cingulum est très variable. Très fort sur Vil. 1973-187, le cingulum n'est effacé qu'au milieu de la face linguale (pl. XIIa2-3), il n'est plus représenté que par ses portions mésiale et distale sur Vil. 1973-148 (pl. XIIc) et Vil. 1974-15, et uniquement par sa partie distale sur Vil. 1970-183 (pl. XIIb). A l'avant, le paralophide n'est représenté que par une petite cuspide possédant une crête (branche vestibulaire) sur son bord antérieur. Au milieu de la dent, une cuspide plus haute et plus forte avec une crête antérieure (branche vestibulaire) et une faible crête médio-linguale (branche linguale) représente le métalophide. L'hypolophide, peu courbé vers l'intérieur, présente dans sa partie postérieure un étranglement délimitant une petite cuspide postéro-linguale (« entoconidè »). La fosse trigonidienne n'est pas individualisée; la fosse talonidienne est petite et abrupte (pl. XIIa2). Les  $D_1$  de Villebramar sont mono- ou biradiculées, ou intermédiaires entre ces deux états. Pour deux d'entre elles (Vil. 1973-148 et 187), les deux racines sont entièrement distinctes (pl. XIIa3); pour la troisième (Vil. 1970-183), elles se soudent à environ 10 mm du collet; pour la quatrième (Vil. 1974-15), la racine unique présente deux forts sillons : un lingual et un vestibulaire qui indiquent qu'elle résulte de la coalescence de deux racines originellement distinctes. A remarquer enfin que, lorsqu'elles sont associées à des dents définitives, les  $D_1$  ne sont plus qu'incomplètement enchâssées dans leur alvéole de telle sorte qu'elles atteignent (Vil. 1973-187) le niveau de la surface occlusale des autres dents (pl. XIIa2-3). Cette modalité biologique qui correspond au processus d'expulsion de la dent se traduit aussi par le fait que seules, les  $D_1$  associées à des dents définitives présentent des traces d'usure nettes.

TABLEAU 41

$D_1$ (mesures en mm)	Mandibules			
	Vil. 1970-183	Vil. 1973-148	Vil. 1973-187	Vil. 1974-15
Long. max.	19	19	20	18
Larg. max.	9	-	11	10

*Affinités* : Mis à part une  $D_1$  de la Ferté-Alais, les autres  $D_1$  connues de Ronzothères ont été décrites par Heissig (1969) comme des  $P_1$ .

Les  $D_1$  sont inconnues à Ronzon. Leur existence n'est attestée que par la présence d'un chicot de racine sur une mandibule (pl. XVc) d'un vieil adulte. Une dépression en forme d'alvéole située juste en avant de ce chicot et partiellement obturée par ossification indique d'une part que la dent a été expulsée *ante mortem* et d'autre part, que contrairement à ce que dit Heissig (1969, p. 35), elle pourrait être biradiculée. Celle de Bournoncle, également biradiculée (Heissig, 1969, fig. 15c, p. 42) a une taille (Long. = 18,5 cm) et une morphologie semblables aux  $D_1$  de Villebramar.

A Villebramar, Heissig signale « une  $P_1$  qui n'est représentée que par sa racine unique » (1969, p. 54); en conséquence, il attribue le caractère « première prémolaire uniradiculée » à sa nouvelle sous-espèce *R. filholi elongatum*. En réalité, nous avons vu que des  $D_1$  mono- ou biradiculées coexistaient dans ce gisement. Il est raisonnable de penser qu'au cours de l'évolution les premières prémolaires sont passées du stade biradiculé au stade monoradiculé et que, au sein d'une population, les pourcentages relatifs de ces deux stades s'inversent dans le temps. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, l'échantillonnage trop restreint ne donne qu'une image très imparfaite de cette modalité évolutive. De plus, comme nous l'avons déjà dit pour d'autres mammifères, la première prémolaire, lorsqu'elle est en voie de réduction, est sujette à de nombreuses variations individuelles et par conséquent son utilisation taxonomique est très délicate.

A Gaimersheim, Heissig signale deux  $P_1$  courtes, étroites et uniradiculées. Ces dents sont bien plus réduites que celles de Villebramar. C'est le cas surtout de l'avant de la dent où la petite cuspide antérieure que nous avons assimilée au paralophide n'est que faiblement individualisée sur les dents de Gaimersheim (pl. III, fig. 6 et 7, in Heissig, 1969). Par ailleurs, l'hypolophide forme une crête plus basse. De plus, elles sont nettement moins allongées (15 mm et 15,5 mm - Heissig, p. 83). Sur le plan de la mécanique dentaire, cette plus grande réduction de la première prémolaire à Gaimersheim se traduit par le fait qu'elle n'atteint plus ici la surface occlusale des dents définitives.

De la Ferté-Alais, nous avons observé une  $D_1$  (M.N.H.N. Paris) tout à fait comparable (pl. XVIIh) à celles de Gaimersheim. Elle est très raccourcie (Long. = 15 mm), avec une cuspide antérieure très

réduite, un talonide très bas, une fosse talonidienne très petite, et des cingulums antérieur et postérieur seuls exprimés. La fosse trigonidienne, les cingulums vestibulaire et lingual manquent.

### $D_2$ (pl. XIIb-d)

Actuellement, du Ronzothère de Villebramar ne sont connues que les trois  $D_2$  qui font partie de nos collections.

Ces dents, étroites et très allongées antéro-postérieurement, sont trilobées. Leur lobe antérieur est le plus petit et le médian le plus grand. Le cingulum est fort sur les lobes antérieur et postérieur; il manque sur le lobe médian. Les lophides sont mieux individualisés et plus complets que sur la  $D_1$ . Ainsi, la branche linguale du paralophide est toujours présente. Sur les trois  $D_2$  que nous possédons, elle est tout juste indiquée dans un cas (pl. XIIc), et très nettement individualisée dans les deux autres (pl. XIIb-d). La branche linguale du métalophide est plus forte et dirigée très obliquement vers l'arrière. Les deux branchés de l'hypolophide forment entre elles un angle droit. Les branches linguales du métalophide et de l'hypolophide délimitent une fosse talonidienne étroite et profonde. La fosse trigonidienne est très faiblement marquée. Sur la face vestibulaire, un sillon bien dessiné sépare le lobe postérieur du lobe médian. Le sillon séparant ce dernier du lobe antérieur est à peine indiqué. Les  $D_2$  sont toutes biradiculées.

TABLEAU 42

$D_2$ (mesures en mm)	Mandibules		
	Vil. 1970-183 (pl. XII, b)	Vil. 1971-54 (pl. XII, d)	Vil. 1973-148 (pl. XII, e)
Long. max.	28	30	28
larg. max. lobe antérieur	9	7	6 (1)
larg. max. lobe médian	11	8	6 (1)
larg. max. lobe postérieur	12	10	9 (1)

(1) Ces mesures sont inférieures à la réalité, la dent ayant été comprimée vestibulo-lingualement.

**Affinités :** Des  $D_2$  de Ronzothères sont connues dans les gisements de Ronzon, de Bumbach et de Gaimersheim.

De Ronzon, nous avons pu examiner au Musée Crozatier du Puy une mandibule de lait (n° A.27) portant  $D_2$ - $D_4$ - $M_1$  à gauche et à droite (pl. XVb). Par leur morphologie, les  $D_2$  de Ronzon sont comparables à celles de Villebramar. Elles en diffèrent cependant par un premier lobe, plus fort, très convexe lingualement et possédant une branche linguale du paralophide plus longue et plus forte. Corrélativement, la fosse trigonidienne mieux individualisée est plus grande. La branche vestibulaire de l'hypolophide est dirigée plus obliquement vers

l'avant et l'intérieur, de telle sorte que le sillon vestibulaire séparant le trigonide du talonide est plus profond, et surplombé latéralement par une crête postérieure du « protoconide ». Par ailleurs, elles sont aussi sensiblement plus larges ( $D_2$  gauche : Long. = 27 mm, larg. postérieure = 14 mm) que celles de Villebramar.

Heissig (1969, p. 53) décrit un fragment de  $D_2$  de Bumbach. De sa description, on peut déduire que, comme à Villebramar, le trigonide est plus haut que le talonide. Seule différence notable, l'hypolophide est peu recourbé. Les trois  $D_2$  du Ronzothère de Gaimersheim décrites (p. 85-86) et figurées (pl. III, fig. 8 et 9) par Heissig (1969) diffèrent sensiblement de celles de Villebramar. Elles sont plus courtes (Long. moy. = 26 mm), plus larges (larg. moy. mésiale = 12 mm, distale = 13,8 mm), avec un paralophide sans branche linguale, un « métaconide » bien individualisé en tant que tubercule, et une fosse talonidienne plus grande.

### $D_3$ (pl. XIIb-d)

Le gisement de Villebramar nous a livré cinq  $D_3$ . Comme les  $D_2$ , elles sont trilobées. Si leur lobe antérieur est encore le plus petit, par contre leur lobe postérieur est le plus grand. Sur la face vestibulaire, un faible sillon sépare les lobes antérieur et médian, tandis que ce dernier est séparé du postérieur par une profonde encoche. Le trigonide (1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> lobes) et le talonide sont sensiblement de même hauteur. Le paralophide a deux branches (pl. XIIb) : une vestibulaire dirigée vers l'avant puis se recourbant lingualement pour aller rejoindre le cingulum antérieur (pl. XIIc); une postérieure, dirigée transversalement et à extrémité linguale courbée à angle droit vers l'arrière où elle rejoint la base du « protoconide » (pl. XII d). Sur le métalophide, « proto- » et « métaconide » sont bien individualisés. Le « métaconide » présente une crête antérieure et une postérieure. La face linguale du « protoconide », très convexe, en forme de côte arrondie (pli protoconide), descend en pente douce vers le collet de la dent. A ce niveau, elle sépare la branche postérieure du paralophide, de la crête antérieure du « métaconide » (pl. XIIb-d). L'hypolophide est aussi très recourbé lingualement. A ce sujet, il faut signaler que les branches linguales des trois lophides sont subparallèles (pl. XIIc-d). Cingulums antérieur et postérieur sont forts; le vestibulaire est fort sur l'une des  $D_3$  (Vil. 1970-78), sur les autres, il a tendance à s'effacer plus ou moins complètement sur le lobe postérieur et la moitié distale du lobe médian; le lingual n'est conservé que sur le lobe antérieur et au niveau de la vallée postérieure de la dent. Comme les  $D_2$ , toutes les  $D_3$  sont biradiculées.

**Affinités :** Cinq  $D_3$  de Ronzothères ont été décrites par Heissig en 1969. L'une, très fragmentaire (seuls ses lobes antérieur et postérieur sont conservés - fig. 11, p. 28 in Heissig), provient de Ronzon, les quatre autres de Gaimersheim (pl. III, fig. 8 et 9, in Heissig).

TABLEAU 43

D <sub>3</sub> (mesures en mm)	Longueur	Larg. max. lobe antérieur	Larg. max. lobe médian	Larg. max. lobe postérieur
Md. Vil. 1970-78	38	14	16	21
Md. Vil. 1970-183	41	14	16	18
Md. Vil. 1971-54	43	12	16	18
Md. Vil. 1973-126	41	13	17	20
Md. Vil. 1973-148	41	11	15	17

Nous avons pu examiner celle de Ronzon. Elle se distingue nettement de celles de Villebramar par une branche antérieure du paralophide très longue, divisée par deux pliures en trois segments : un segment vestibulaire incliné vers l'avant, un antérieur subhorizontal et un lingual se relevant vers l'arrière et terminé par un petit renflement. A Villebramar, le segment lingual manque. La branche postérieure du paralophide ne se recourbe pas lingualemment vers l'arrière. Le pli protoconide est plus faible et corrélativement la fosse trigonidienne est plus grande.

En ce qui concerne les D<sub>3</sub> de Gaimersheim, les descriptions et les figurations de Heissig font apparaître quelques différences morphologiques avec celles de Villebramar. Notamment, à Gaimersheim, le premier lobe de la dent est plus réduit. Ce qui se traduit par une branche antérieure du paralophide plus courte et une fosse paralophide plus petite. Les cingulum lingual et vestibulaire du lobe postérieur sont ici complètement effacés. La courbure de l'hypolophide est plus faible. De plus, les D<sub>3</sub> de Gaimersheim sont plus larges (larg. moy. mésiale : 18,3 mm et distale : 20,2 mm) et un peu moins allongées (Long. moy. = 37,7 mm), (Tab. 15, p. 85 in Heissig, 1969).

#### D<sub>4</sub> (pl. XIIb-d)

Du Ronzothère de Villebramar, ne sont connues que les quatre D<sub>4</sub> qui font partie de nos collections. Très semblables aux molaires, elles sont bilobées avec un talonide aussi haut que le trigonide. Lobe antérieur et lobe postérieur sont à peu près d'égale importance. Du paralophide, n'est conservée que la branche interne qui se recourbe lingualemment vers l'arrière. Du côté vestibulaire, le paralophide se prolonge dans la branche vestibulaire du métalophide. Branches interne et vestibulaire du métalophide sont de longueur subégale et forment entre elles un angle droit. L'hypolophide est, lui aussi, recourbé lingualemment à angle droit; mais sa branche vestibulaire est nettement plus courte que sa branche linguale. Contrairement à ce que nous avons observé sur la D<sub>3</sub>, la face linguale du « protoconide », très faiblement bombée et sans pli protoconide net, n'atteint plus le collet de la dent. A ce niveau, le paralophide rejoint maintenant la base de

la crête antérieure du « métaconide ». La fosse trigonidienne plus petite que la fosse talonidienne possède une paroi vestibulaire plus abrupte. Les deux lobes de la dent sont séparés par un sillon vestibulaire très profond. Le cingulum antérieur et le postérieur sont forts; le lingual n'est conservé sur l'avant du lobe antérieur que jusqu'au niveau de la vallée mésiale et pour deux dents seulement, sur le lobe postérieur, uniquement au niveau de la vallée distale; le vestibulaire s'efface au niveau du « protoconide » sur le lobe antérieur de toutes les dents; il est présent, faible ou absent sur le lobe postérieur.

TABLEAU 44

D <sub>4</sub> (mesures en mm)	Longueur	Larg. max. lobe antérieur	Larg. max. lobe postérieur
Md. Vil. 1970-183	41	22	25
Md. Vil. 1971-54	38	19	23
Md. Vil. 1973-148	37	20	22
D <sub>7</sub> Vil. 1972-7	39	20	-

*Affinités* : Les D<sub>4</sub> du Ronzothère de Villebramar présentent quelques différences morphologiques notables avec celles décrites et figurées par Heissig (1969) à Ronzon (fig. 11, p. 28) et à Gaimersheim (pl. III, fig. 8 et 9).

A Ronzon, les branches vestibulaires du métalophide et de l'hypolophide sont très surbaissées vers l'avant (pl. XVb).

Corrélativement, le sillon médian vestibulaire est moins haut et la fosse talonidienne, très encochée dans l'hypolophide, est plus plate et plus horizontale. La fosse trigonidienne, très encochée dans la face postérieure du paralophide, est plus profonde et également plus horizontale. La branche vestibulaire de l'hypolophide est dirigée plus obliquement vers l'avant et l'intérieur. Le cingulum est identique à celui de leurs homologues de Villebramar.

Les D<sub>4</sub> de Gaimersheim se distinguent essentiellement de celles de Villebramar par la plus faible courbure de leur hypolophide. Par ailleurs, leurs dimensions (Long. moy. = 41 mm; larg. moy. : mésiale = 23 mm, distale = 25,7 mm) sont supérieures à celles de Ronzon (Long. = 37 mm; larg. : mésiale = 22 mm, distale = 21 mm) et de Villebramar (Long. moy. = 38,7 mm; larg. moy. : mésiale = 20,2 mm, distale = 23,3 mm).

#### CONCLUSIONS

L'étude de la denture de lait nous a permis de montrer que, chez les Ronzothères, la première prémolaire n'est pas remplacée et que ce que l'on appelle habituellement P1 est en réalité une D1 persistante. Sur le plan morphologique, notre étude a mis en évidence : d'une part, la grande amplitude des variations individuelles; d'autre part, les différences de degré évolutif au sein du genre. Ainsi, il

est apparu clairement que le Ronzothère de Gaimersheim possède des caractères morphologiques plus progressifs (notamment : présence d'une forte crista sur  $D^2$ ,  $D^3$ ,  $D^4$ ;  $D_1$  très réduite,  $D_2$ - $D_3$  plus courtes à lobe antérieur réduit,  $D_4$  plus longue avec un hypolophide à faible courbure) qui lui confèrent un stade évolutif plus avancé que celui de Villebramar. Alors que, pour celui de Ronzon, au contraire, quelques traits plus primitifs (notamment : plus forte courbure de l'hypolophide, lobes antérieurs de  $D_2$  et  $D_3$  plus forts, branche linguale du paralophide de  $D_2$  et branche vestibulaire du paralophide de  $D_3$  plus longues) témoignent d'un stade évolutif moins avancé que celui de Villebramar. Si l'on rappelle que stratigraphiquement Ronzon est plus ancien que Villebramar, qui est plus ancien que Gaimersheim, alors il est d'ores et déjà possible de penser que ces trois stades évolutifs donnent une bonne image de l'évolution des dents de lait chez le genre *Ronzotherium*. Evolution qui se traduit pour les dents inférieures par : une réduction de la  $D_1$ , une réduction du lobe antérieur de  $D_2$ - $D_3$  et une molarisation plus poussée du talonide par diminution de la courbure de l'hypolophide, et pour les dents supérieures par l'acquisition d'une forte crista.

#### DENTURE DÉFINITIVE

#### DENTURE ANTÉRIEURE (pl. XIII-f et XIII-d-f)

Chez toutes les espèces du genre *Ronzotherium*, les canines manquent. Les incisives sont au nombre de deux en haut et de une ou deux en bas. Examinons le matériel recueilli à Villebramar.

Les incisives supérieures sont pointues et aplaties vestibulo-lingualement. Leur couronne présente deux fortes crêtes : une mésiale courte et une distale longue. Ces deux crêtes prennent naissance au collet et se rejoignent à l'apex de la dent. Des crêtes accessoires d'émail prennent naissance sur la moitié postéro-linguale de la couronne. Ces crêtes n'atteignent jamais le sommet de la dent. Leur nombre et leur importance (une seule d'entre elles est généralement forte) sont variables. Il n'y a pas de bourrelet cingulaire et la racine recourbée vers l'arrière est située directement dans le prolongement de la couronne, dont, à une exception près (pl. XIII-d), elle ne dépasse généralement pas la taille.  $I^1$  et  $I^2$  sont construites sur le même modèle. Seules différences, la  $I^2$  est nettement plus petite avec des crêtes accessoires à peine marquées (pl. XIII-f) et le bord postérieur de la racine de la  $I^1$  est encoché, dans son ensemble ou dans sa moitié inférieure seulement, par un sillon en forme de gouttière (pl. XIII-d).

TABLEAU 45

$I^2$ (mesures en mm)	Longueur au collet	largeur au collet
Vil. 1970-224	22	13
Vil. 1971-126	19	11
Vil. 1973-220	22	13

Des incisives inférieures, seule la  $I_2$  nous est connue. Rien dans le matériel provenant de Villebramar ne permet à l'heure actuelle de dire si la  $I_1$  était présente ou non. On peut tout au plus dire que si cette dent existait, elle était très réduite.

TABLEAU 46

$I^1$ (mesures en mm)	Longueur au collet	Largeur au collet
Vil. 1969-89	30	13
Vil. 1970-218	24	13
Vil. 1970-219	25	13
Vil. 1970-220	26	15
Vil. 1970-221	26	14
Vil. 1970-222	23	14
Vil. 1970-223	29	14
Vil. 1973-219	27	14
Vil. 1974-226	24	15
Vil. 1974-227	23	14
Vil. 1974-228	24	13

Les  $I_2$  présentent les traits morphologiques caractéristiques du genre : couronne conique à section transversale ovalaire (pl. XII-g); bord mésial de la couronne en forme de tranchant aigu et bord distal avec une faible crête d'émail qui s'estompe vers l'apex de la dent. Sur la face linguale de certaines dents, la couche d'émail s'amincit mésialement. Cette particularité se traduit par la présence d'une plage triangulaire allongée (à petite base située du côté du collet de la dent) avec peu ou pas d'émail et ceci même sur des dents absolument neuves (pl. XII-g1). Le collet de la dent, sans cingulum, est peu (présence d'un faible sillon) ou pas marqué. La racine située directement dans le prolongement de la couronne est nettement courbée en dehors. D'une manière générale, les racines sont plus fortes et plus arrondies que les couronnes.

TABLEAU 47

$I_2$ (mesures en mm)	Couronne			Racine		
	Hauteur	Lang.max.	larg.max.	Hauteur	Long.max.	larg.max.
Vil. 1970-213	-	29	22	108	33	24
Vil. 1971-25	-	27	18	110	31	24
Vil. 1972-53	-	26	17	101	30	22
Vil. 1972-66	-	26	17	102	31	22
Vil. 1972-124	-	27	20	-	30	22
Vil. 1973-2	53	26	19	99	29	23
Vil. 1973-49	-	27	18	100	31	22
Vil. 1973-77	-	25	18	102	29	21
Vil. 1973-216	55	26	15	-	-	-
Vil. 1974-8	60	30	17	-	31	18
Vil. 1974-28	46	22	14	-	-	-
Vil. 1974-68	-	25	16	100	27	21

La présence de surfaces d'usure sur  $I^1$  et  $I_2$  (pl. XIII-f et XIII-d-f) témoigne de l'existence de l'occlusion entre ces deux dents. A ce sujet, il est intéressant de signaler deux choses :

- les  $I^2$  actuellement connues à Villebramar ne présentent aucune trace d'usure (pl. XIII-f);
- les  $I^1$  s'usent lingualement à partir de l'apex de la couronne selon un plan légèrement oblique par rapport à l'axe de la dent (pl. XIII-d). Chez les Rhinocéros modernes, au contraire, les  $I^1$ , quand elles existent, sont toujours usées du côté vestibulaire.

**Affinités :** Les incisives supérieures sont morphologiquement semblables à celles actuellement connues chez les Ronzothères de Saint-André et Saint-Henri (Marseille), Vendèze (Auvergne) et Bumbach (Canton de Berne). De ce dernier gisement, Heissig (1969, p. 47) signale une  $I^1$  dont la surface d'usure est perpendiculaire à l'axe de la dent et non pas située sur la face labiale comme chez les Rhinocéros modernes. Nous avons signalé une modalité d'usure analogue chez le Ronzothère de Villebramar.

La morphologie des  $I_2$  de Villebramar est également très proche de celle des autres  $I_2$  connues chez les Ronzothères. Seule différence, le grand étirement méso-distal de la base de la couronne (lié à la présence d'une crête mésiale forte et tranchante) que l'on observe sur les  $I_2$  de Saint-Henri, de Vendèze et de Gaimersheim, n'existe qu'à un degré bien moindre sur les  $I_2$  de Villebramar. Quant à la taille, il est intéressant de signaler que les  $I_2$  de Ronzon et de Bournoncle Saint-Pierre (Heissig, 1969, tableaux 1 et 10) s'insèrent parfaitement dans la marge de variation des douze  $I_2$  de Villebramar, tandis que celles de Vendèze, Bumbach et surtout Gaimersheim sont nettement plus grandes. Ces trois derniers gisements sont aussi stratigraphiquement les plus récents, et il est donc probable que la taille des  $I_2$  augmente en fonction du temps.

#### DENTURE JUGALE SUPÉRIEURE

Elle est composée de trois prémolaires et trois molaires. Toutes ces dents possèdent une couronne brachyodonte.

**Prémolaires** (pl. IX-b, XIII-a-c, XIV-a-g, fig. 7a et 9)

En ce qui concerne la molarisation des prémolaires, nous utiliserons en la précisant la terminologie employée par Heissig (1969, p. 15, fig. 4). Pour cet auteur, quatre stades se succèdent au cours de la molarisation (fig. 9) :

1) Stade prémolariforme : « pseudhypocône » relié au « protocône » mais séparé du métalophe (fig. 9a);

2) Stade submolariforme : le métalophe rejoint le « pseudhypocône ». Ces deux stades ne sont bien reconnaissables que sur des dents non entamées par l'usure. En effet, presque toutes les  $P^3$  et  $P^4$  de

Ronzothère que nous avons pu examiner sont de type submolariforme quand elles sont très usées. Ceci est lié au fait que le métalophe n'est jamais complètement séparé du « pseudhypocône ». Et l'on rencontre tous les intermédiaires entre les deux cas extrêmes suivants : « pseudhypocône » et métalophe reliés seulement par leur base (stade prémolariforme fig. 9a1), « pseudhypocône » et métalophe reliés sur toute leur hauteur (stade submolariforme s.s., fig. 9b). Ce dernier stade n'est reconnaissable avec certitude que sur des dents neuves, nous l'appellerons « stade submolariforme *sensu stricto* » (fig. 9b). Une morphologie semblable (fig. 9a2-3) est réalisée par usure à partir du type prémolariforme (fig. 9a1), nous la désignerons par « stade d'usure de type submolariforme »;

3) Stade semi-molariforme : le « protocône » et le « pseudhypocône » s'éloignent l'un de l'autre mais sont toujours reliés entre eux par un pont d'émail (fig. 9c);

4) Stade molariforme : disparition du pont d'émail reliant le « protocône » au « pseudhypocône » (fig. 9d).

#### $P^2$

Du gisement de Villebramar, onze  $P^2$  sont connues. Sept font partie de nos collections, deux sont conservées au Muséum de Bâle, deux à la Faculté des Sciences de Marseille. Sept d'entre elles sont semi-molariformes (pl. XIII-c), les quatre autres sont molariformes (pl. XIII-b). L'ectolophe est formé d'un « parastyle » aigu étiré vers l'avant, d'un « paracône » étroit et saillant, d'un « métacône » large et plat. La crista est large et toujours bien développée. En raison de la plus grande obliquité vers l'avant du protolophe, les deux lophes transversaux convergent lingualement. Le protolophe se rattache à l'ectolophe au niveau de la région postérieure du « parastyle », le métalophe à l'aplomb du sillon séparant le « paracône » du « métacône ». Le protolophe est rectiligne. Le métalophe, généralement en forme de S (pl. XIII-b) est très recourbé vers l'arrière et corrélativement la post-fossette est très raccourcie. Le métalophe est plus long que le protolophe. De ce fait, le « pseudhypocône » est plus saillant lingualement que le « protocône ». Le cingulum vestibulaire est l'objet d'importantes variations individuelles : de très fort (Vil. 1970-49) à presque complètement absent (Vil. 1973-53). Cingulum mésial et distal sont toujours présents. Le cingulum lingual, toujours très développé, présente un décrochement en encoche plus ou moins important à l'aplomb du médian.

#### $P^3$

Des quatorze  $P^3$  trouvées à Villebramar, onze font partie de nos collections, deux sont conservées au Muséum de Bâle, une à la Faculté des Sciences de Marseille. Quatre sont si usées qu'il est impossible de préciser leur stade de molarisation. Neuf d'entre elles sont de type prémolariforme. Parmi ces neuf dents, deux, peu usées, présentent un



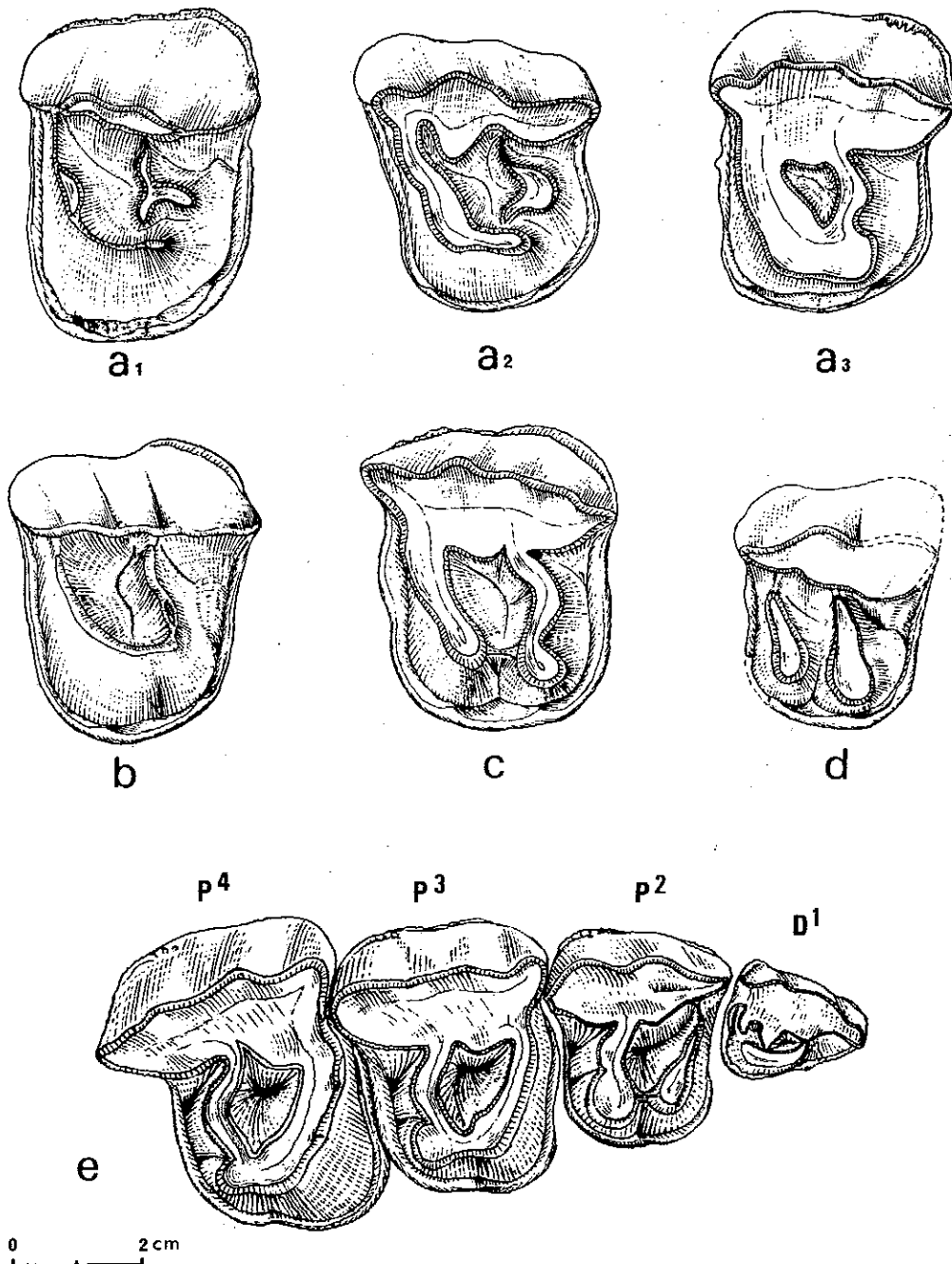


FIG. 9. — a-d : Les différents stades de molarisation des prémolaires chez le genre *Ronzotherium*.

- a. Stade prémolariforme - *Ronzotherium filholi* - Villebramar  
 1. P<sup>4</sup> g. très peu usée (Vil. 1973-37)  
 2. P<sup>4</sup> g. moyennement usée (Vil. 1973-34)  
 3. P<sup>4</sup> g. très usée (Vil. 1970-210)
- b. Stade submolariforme - *Ronzotherium romani* - Gaimersheim  
 P<sup>3</sup> dr. inversée (Coll. Munich, 1952.II.209)
- c. Stade semi-molariforme - *Ronzotherium filholi* - Villebramar  
 P<sup>3</sup> dr. inversée (Mus. Bâle, Vbr. 63)
- d. Stade molariforme - *Ronzotherium romani* - Etampes  
 P<sup>2</sup> g. (M.N.H.N. Paris)
- e. *Ronzotherium filholi* - Mx. dr. (Vil. 1968-8)  
 portant D<sup>1</sup>-P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup> - Villebramar

métalophe relié avec les 2/3 inférieurs du « pseudohypocône » (pl. XIVa), tandis que les sept autres présentent un stade d'usure de type submolariforme (pl. IXb, XIIIc, XIVb). Enfin une seule dent est de type semi-molariforme (pl. XIIIb). Le « parastyle » est fort, aigu et étiré vers l'avant. Le « paracône » en forme de côte étroite et saillante, est séparé du « parastyle » par un sillon très marqué. Le « métacône » est large et plat. Le métalophe est

courbé en S sur toutes les dents. Il se rattache à l'ectolophe nettement en arrière de la crista. Sa liaison avec le protolophe s'établit, sauf bien entendu pour les P<sup>3</sup> semi-molariformes, à la limite « proto-pseudohypocône »; sur toutes les dents, le « pseudohypocône » est plié et saillant vers l'arrière (pl. IXb, XIIIa-c). Le protolophe légèrement oblique vers l'arrière est recourbé lingualemment, sauf sur la P<sup>3</sup> semi-molariforme. La séparation

« pseudhypocône-protocône » est sujette à de nombreuses variations individuelles. Ainsi certaines dents ont une face linguale régulièrement arrondie (pl. XVa). Sur d'autres, celle-ci présente un sillon de peu à très marqué (pl. XIIIc); enfin sur une dent, la semi-molariforme (pl. XIIIb), « protocône » et « pseudhypocône », très éloignés l'un de l'autre, ne sont plus reliés que par un pont d'émail. La post-fossette est courte et peu profonde. La crista et l'antécrochet sont forts. Le crochet est toujours absent. Le cingulum vestibulaire se présente sous la forme d'une bande d'émail étroite (en moyenne 5 mm de hauteur) se relevant mésialement et distalement. Sur la majorité des dents, seule la moitié postérieure (au niveau du métacône) de cette bande cingulaire est présente. Les cingulums, mésial, lingual et distal, sont formés par une bande d'émail continue, plus forte et plus haute (en moyenne 10 mm) que la précédente. Le cingulum lingual est retenu au niveau du « pseudhypocône » et du « protocône »; corrélativement, il est encoché à

l'aplomb de la limite entre ces deux cuspidés. Cette disposition est également soumise à de nombreuses variations individuelles. Ainsi encoche et retenues vont de juste indiquées – et le bord supérieur du cingulum lingual est alors à peine ondulé – à très fortes, et alors le bord supérieur du cingulum est très ondulé. A ce sujet, il faut encore signaler que, sur l'ensemble des prémolaires supérieures recueillies à Villebramar, encoche et retenues sont :

- toujours fortes sur les P<sup>2</sup>;
- au sein des P<sup>3</sup>, d'autant plus fortes que le sillon lingual entre « proto » et « hypocône » est plus marqué;
- dans une même série dentaire, généralement un peu plus faible sur P<sup>3</sup> que sur P<sup>4</sup>.

Comme le montre le tableau 48, le contour de P<sup>3</sup> est également soumis à de très fortes variations individuelles. Nous avons trouvé tous les intermédiaires entre des dents presque carrées et des dents très rectangulaires (pl. XV c-d-e).

TABLEAU 48

C o l l e c t i o n	Pm & M sup.	D <sup>1</sup> - M <sup>2</sup>	D <sup>1</sup> - P <sup>4</sup>	P <sup>2</sup> - P <sup>4</sup>	M <sup>1</sup> - M <sup>2</sup>	D <sup>1</sup>	P <sup>2</sup>	P <sup>3</sup>	P <sup>4</sup>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>
		Longueur vestibulaire				Longueur x largeur max.						
P r é m o l a i r e s	Crâne Vil. 1967-1	236	112	88	138	24x19	20x38	30 x46	35 x53	45x53	53 x60	69x59
	Mx Vil. 1968-8	-	114	93	-	23x10	27x34	31 x42	36 x49	-	-	-
	Mx Vil. 1969-46	-	-	91	126	-	27x37	31 x42	34 x47	43x49	47 x57	46x57
	Mx Vil. 1970-49	-	-	93	-	-	28x-	31 x41	34 x46	43x47	50 x53	-
	Mx Vil. 1970-210	-	-	-	-	-	-	31 x41	37 x47	-	-	-
	Mx Vil. 1973-34	-	-	92	127	-	27x35	30 x43	36 x47	-x49	50 x56	46x55
	Mx Vil. 1973-37	-	-	-	-	-	-	32 x46	36 x50	-	-	-
	Mx Vil. 1973-53	-	-	-	-	-	27x33	32 x39	-	-	-	-
	Mx Vbr. 62	-	111	90	-	23x18	26x31	33,5x45,5	35 x48	50x57	52 x58	-
	Mx Vbr. 63	-	-	105	-	-	31x37	39 x45	41,5x50	-	-	-
M a r t e l l e	Mx	-	-	-	139	-	-	-	35 x48	41x50	47,5x56,5	46,5x61
	P <sup>2</sup> n° 174 et P <sup>4</sup> n° 120	-	-	-	-	20x37 26x34	32 x44	34 x51,5	-	-	-	-
P r é m o l a i r e s	P <sup>3</sup> Vil. 1973-214 Vil. 1974-230	-	-	-	-	-	32 x42 27 x43	-	-	-	-	-
	P <sup>4</sup> Vil. 1969-84 Vil. 1973-213	-	-	-	-	-	29 x46 30 x50	-	-	-	-	-
	P <sup>2</sup> Vil. 1969-85 Vil. 1970-211	-	-	-	-	-	-	37 x48 37 x53	-	-	-	-
	M <sup>1</sup> n° 172 (Marsaille)	-	-	-	-	-	-	-	-	43x53	-	-
P r é m o l a i r e s	M <sup>2</sup> Vil. 1970-172 Vil. 1974-231	-	-	-	-	-	-	-	-	48x55 50x49	-	-
	M <sup>2</sup> Vil. 1969-86 Vil. 1971-91	-	-	-	-	-	-	-	-	57 x63 59 x65	-	-
	M <sup>3</sup> Vil. 1968-9 Vil. 1968-10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	63x64 48x53	-
	M <sup>3</sup> Vil. 1969-87 Vil. 1971-40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-x59 43x57	-
	M <sup>3</sup> Vil. 1973-86 Vil. 1973-121	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42x57 44x56

N.B. Pour les D<sup>1</sup> voir aussi le tableau n° 37

*P<sup>4</sup>*

Quinze *P<sup>4</sup>* du Ronzothère de Villebramar sont actuellement connues. Onze figurent dans nos collections, deux sont conservées au Muséum de Bâle et les deux autres à la Faculté des Sciences de Marseille. Quatre d'entre elles sont si usées qu'il est impossible de préciser leur stade de molarisation. Toutes les autres sont au stade prémolariforme. A ce sujet, il faut remarquer que la liaison métalophe-« pseudhypocône » est identique à celle des *P<sup>3</sup>*, de telle sorte que la surface occlusale présente, au cours de la vie de l'animal, un stade d'usure de type submolariforme (pl. XIV a-b). A Villebramar, ce stade est atteint en moyenne quand le tiers supérieur du « pseudhypocône » est usé. La morphologie des *P<sup>4</sup>* est très voisine de celle des *P<sup>3</sup>*. Cependant au niveau de l'ectolophe : le « paracône » est plus saillant, le « métacône » forme une côte plus bombée, et corrélativement la région comprise entre ces deux cuspides est plus déprimée. Bien entendu, ces dispositions sont soumises à des variations individuelles importantes et nous observons tous les intermédiaires morphologiques entre une muraille externe où ces traits anatomiques sont juste indiqués (pl. XIVa) et une muraille externe où ils sont très marqués (pl. XIVg : « métacône » très bombé, séparé du « paracône » par un fort sillon en gouttière). La crista est toujours forte. L'antécrochet est plus (pl. XIIIa-c) ou moins (pl. XIVa) bien exprimé. La post-fossette, peu profonde, plus (pl. XIVb-XIIIa et c) ou moins raccourcie (pl. XIVa) est séparée (pl. XIVa-b) ou non (pl. XIIIa-c) de la région cingulaire par un seuil d'émail. Dans l'ensemble, le « métaconule » est plus étiré vers l'arrière que sur les *P<sup>3</sup>* et par suite, la courbure postérieure du métalophe est plus forte (pl. XIVa-b). Comme pour les *P<sup>3</sup>*, le « pseudhypocône » est très saillant vers l'arrière. Lingualement, l'encoche séparant le « protocône » du « pseudhypocône » est absente (pl. IXb) ou présente et dans ce dernier cas, elle est de peu (pl. XIIIc) à très marquée (pl. XIIIb et XIVf). Le cingulum varie comme sur les *P<sup>3</sup>* : le vestibulaire est complet ou non, le lingual avec encoche et retenues d'importance variable. Une remarque du même ordre s'applique au contour de la dent : présence de tous les intermédiaires (tableau 48) entre une couronne plutôt carrée (pl. XIVf) et une couronne plutôt rectangulaire (pl. XIVg).

*Molaires* (pl. IXb, XIa-b, XIIIa-c, XIVh-n, fig. 7b et 10)

Le gisement de Villebramar a livré trente-six molaires supérieures (vingt-huit font partie de nos collections, trois sont à Bâle et cinq à Marseille) qui se répartissent en treize *M<sup>1</sup>*, onze *M<sup>2</sup>* et douze *M<sup>3</sup>*.

*M<sup>1</sup>*

L'ectolophe présente : un parastyle aigu étiré vers l'avant et un paracône en forme de côte très saillante. La forme et la disposition de ces deux

cuspidés ont été utilisées par certains auteurs (Heisig, 1969) dans la systématique des Ronzothères. A ce sujet, il est important de signaler dès maintenant que l'une et l'autre varient en fonction du degré d'usure des dents. Ainsi, quant à la forme, les côtes parastylé et surtout paracône sont plus arrondies et plus larges vers la base de la dent qu'à son sommet, de telle sorte qu'au cours de l'usure, le paracône, par exemple, d'abord très saillant et très pincé, devient plus large, plus arrondi et moins saillant. Par ailleurs, l'axe vertical du paracône et celui du parastyle divergent de la base vers le sommet de la dent. De sorte que, sur une dent neuve, le paracône sera situé relativement en arrière, loin du parastyle, tandis que, sur la même dent mais à un stade d'usure très avancé, paracône et parastyle seront très près l'un de l'autre. Ces remarques s'appliquent à toutes les dents jugales supérieures des Ronzothères. De ce fait, il est clair que, pour définir la position relative de ces deux cuspidés, il faudra tenir le plus grand compte du degré d'usure des dents comparées. Ceci ne semble pas avoir été fait et nous verrons ultérieurement que, dans bien des cas, les différences de position invoquées pour les deux cuspidés correspondent à des classes d'âge et non pas à un certain degré évolutif. Selon les dents, la côte du métacône est complètement absente ou marquée faiblement sur la moitié basale de la muraille.

En ce qui concerne les lophes transversaux et les crêtes d'émail, trois bourgeons dentaires vont nous permettre de décrire des structures qui disparaissent ou deviennent peu ou pas visibles après usure.

Le protolophe se rattache à l'ectolophe au niveau du parastyle à la limite paracône-parastyle. Dans cette région sa face postérieure délimite (pl. XIb) ou non (pl. XIVh) avec l'ectolophe une petite fossette située à l'aplomb du paracône. L'antécrochet est très fort et situé très vestibulairement sur le protolophe. Le protocône est bien individualisé, quelque peu étranglé qu'il est entre un sillon antérieur et un sillon postérieur (pl. XIIIb). Généralement le sillon postérieur est plus marqué que l'antérieur.

Le métalophe se rattache à l'ectolophe selon deux modalités différentes :

- 1) à environ 5 mm au-dessous de la pointe du métacône dont il est séparé par une forte encoche (pl. XIVh). Crochet et crista sont faibles mais présents;
- 2) au même niveau que précédemment; mais l'encoche a disparu et le crochet plus fort a rejoint l'ectolophe un peu en avant du paracône. De telle sorte qu'à cet endroit, la face postérieure du métalophe délimite avec l'ectolophe une petite fossette triangulaire ouverte vers l'arrière. Une faible crista est présente (pl. XIb). Plusieurs *D<sup>4</sup>* nous ont montré une disposition semblable (pl. XIk).

Le sillon antérieur de l'hypocône est bien marqué, le postérieur est toujours faible ou absent. Le médisinus est généralement large. Le fond de la post-fossette, toujours courte, ne se place que très

légèrement en dessous du niveau du cingulum. Il n'y a pas d'hypostyle.

Le cingulum vestibulaire est toujours fort sur la moitié distale de l'ectolophe; sur la moitié proximale, il est souvent absent, parfois réduit à quelques perlés d'émail; dans un cas seulement, il est très développé et ne s'efface qu'au niveau du paracône (pl. IXb). Le cingulum mésial et le distal sont

forts. Le lingual également très marqué s'efface au niveau du protocône et de l'hypocône sauf dans un cas (Vbr. 62, Bâle) où il n'est absent qu'au niveau de l'hypocône.

$M^2$  (fig. 10a)

Cette dent présente sensiblement les mêmes caractères morphologiques que la  $M^1$  dont elle ne

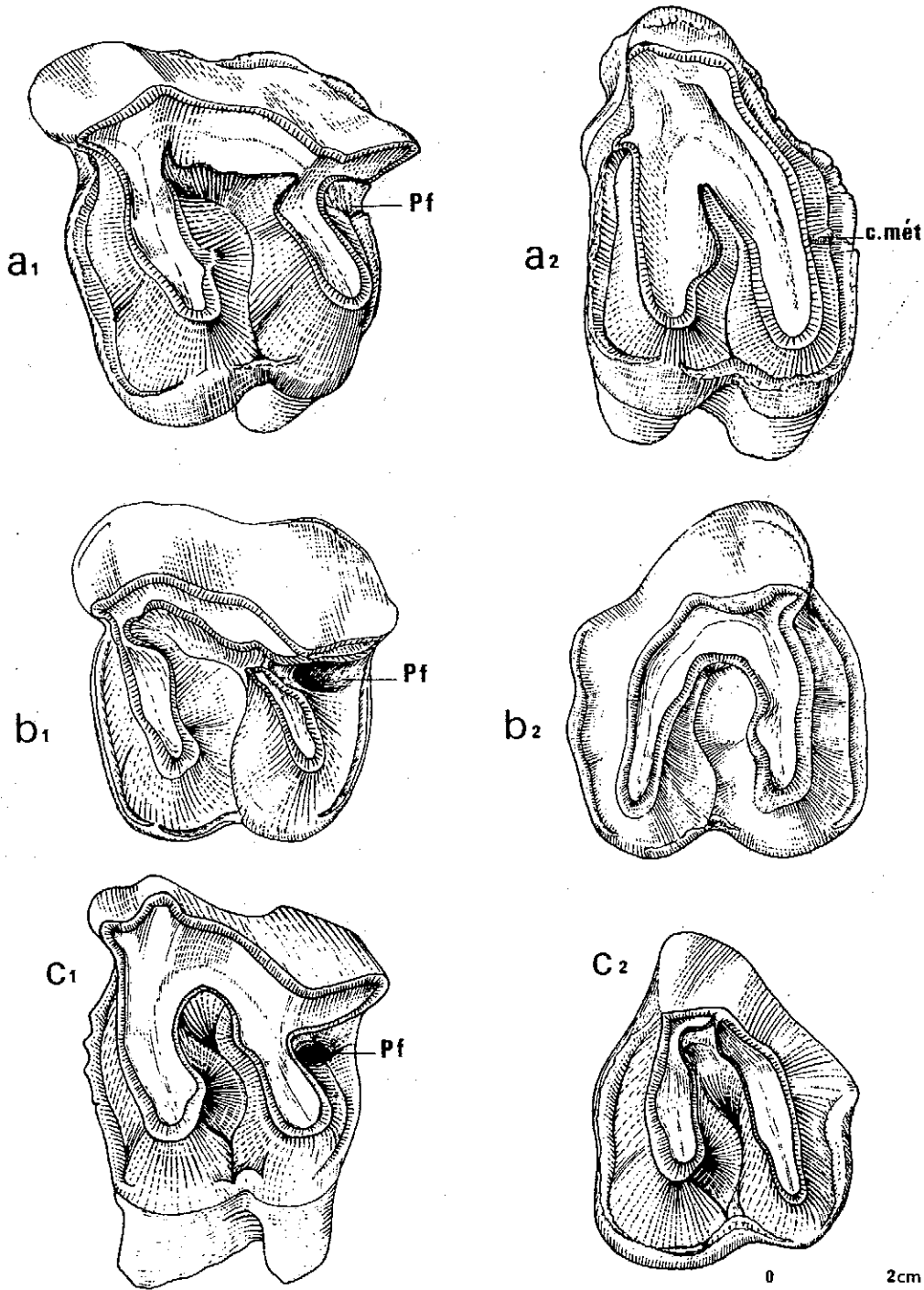


FIG. 10

a. *Ronzootherium filholi* - Villebramar

1.  $M^2$  gauche (Vil. 1969-86)

2.  $M^3$  gauche (Vil. 1968-9)

b. *Ronzootherium romani* - La Ferté-Alais

1.  $M^2$  gauche (M.N.H.N. Paris)

2.  $M^3$  droite (M.N.H.N. Paris)

c. *Brachyotherium* aff. *lemanense* - La Milloque (Lot-et-Garonne)

1.  $M^2$  gauche (L.M. Coll. Poitiers)

2.  $M^3$  gauche (L.M. Coll. Poitiers)

Légendes : c. mét. : crête métaconique; Pf : post-fossette.

diffère essentiellement que par sa plus grande taille. En conséquence, nous ne mentionnerons que les variations individuelles.

Sur l'ectolophe, la moitié basale de la côte du métacône est encore plus faiblement indiquée que sur les  $M^1$ . Sur toutes les dents, l'antécrochet est fort et situé très labialement. Comme pour  $M^1$  crochet et crista sont présents, mais faiblement développés (pl. XIVi), ils disparaissent rapidement par usure. Dans l'ensemble, le médisinus est large, mais comme pour les  $M^1$  il est plus étroit sur certaines dents que sur d'autres. Les sillons postérieur et antérieur du protocône, le sillon antérieur de l'hypocône, sont bien marqués. Le sillon postérieur de l'hypocône manque. La post-fosse est courte et descend à peine au-dessous du niveau du cingulum. L'hypostyle manque sauf sur deux dents où il est faiblement indiqué (pl. Xb-c et XIVi). Il est à remarquer que les cingulum vestibulaire et lingual sont parfois plus réduits que sur les  $M^1$ . Si généralement le cingulum vestibulaire se présente bien comme sur la première molaire (très développé mais effacé au niveau du paracône, pl. IXa, ou conservé uniquement sur la moitié distale de l'ectolophe), il est dans certains cas encore plus réduit : en effet, il tend à s'effacer au niveau du métacône quand il n'est présent que sur la moitié distale de la muraille externe. Le cingulum lingual s'efface généralement au niveau du protocône et de l'hypocône. Sur seulement deux dents (Vbr. 62, Bâle et pl. XIVi) il n'est absent qu'au niveau de l'hypocône.

### $M^3$ (fig. 10a)

Les  $M^3$  ont sensiblement la forme d'un trapèze rectangle dont la grande base correspond à la face mésiale de la dent, la petite base à la face distale et les deux côtés aux faces vestibulaire et linguale. Les quatre côtés du trapèze sont l'objet d'importantes variations individuelles qui donnent une allure très différente au contour de la couronne (pl. XIVh-n). Ainsi la face linguale est plus (pl. XVI) ou moins (pl. XIVj) longue. De même la face mésiale, formée par le protolophe, est plus (pl. XIVj) ou moins (pl. XVI) élargie. Les variations observées au niveau des faces vestibulaire et distale sont essentiellement liées à la morphologie du métacône. Sur certaines dents, le métacône très saillant vers l'arrière est situé directement dans le prolongement du métalophe et forme avec ce dernier la petite base du trapèze rectangle (pl. XIVj-n). Sur d'autres dents, au contraire, le métacône est peu ou pas saillant (pl. XVI) et alors la petite base du trapèze n'est formée que par le métalophe, tandis que l'ectolophe entier représente le côté vestibulaire. Il est à remarquer que tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes se rencontrent au sein des  $M^3$  de Villebramar. C'est le cas de la  $M^3$  Vil. 1971-40 (pl. XIVm) qui possède un métacône moyennement saillant. Corrélativement, la racine correspondant au métacône est d'autant plus oblique vers l'arrière que le métacône est plus saillant. A un métacône

peu ou pas saillant, correspond une racine perpendiculaire à la couronne. Cette racine est en voie de réduction. Dans l'ensemble des  $M^3$ , on trouve à nouveau tous les intermédiaires entre une racine « métaconique » de même longueur (pl. XIVk) que les trois autres racines de la dent et une racine « métaconique » moitié moins longue (pl. XVI). A noter que ce caractère ne semble pas lié, au moins à Villebramar, à la morphologie du métacône. En effet, à des métacônes saillants, sont associées des racines courtes ou des racines longues. Sur la face distale, le métacône est toujours séparé du métalophe par un sillon plus ou moins bien individualisé. Corrélativement, le bord postérieur du métacône forme une crête aiguë ou un bourrelet arrondi plus ou moins bien développé. Signalons dès maintenant que ce critère a été utilisé en systématique. Ainsi, *R. velaunum* aurait été caractérisé par un métacône avec crête aiguë, tandis que, chez *R. filholi*, le métacône aurait eu un bord postérieur en forme de bourrelet arrondi sans crête nette. Non seulement nous retrouvons ces deux dispositions à Villebramar, c'est-à-dire dans un même gisement, avec tous leurs intermédiaires, mais qui plus est, sur le crâne de Ronzothère de ce gisement, la  $M^3$  gauche présente une crête très forte et très aiguë, tandis que la  $M^3$  droite a un métacône avec un bourrelet arrondi. A signaler enfin que le cingulum distal est toujours retenu, relevé, au niveau du bord postérieur du métacône. Sur toutes les  $M^3$ , l'antécrochet est fort. Une faible crista n'est visible que sur les dents peu usées (pl. XIVm-n). Les sillons antérieur et postérieur du protocône sont présents mais beaucoup plus faibles que sur les  $M^2$ . Le sillon postérieur de l'hypocône est absent, l'antérieur aussi ou très faiblement indiqué. Comme pour les autres molaires supérieures, le médisinus est élargi sur certaines dents (pl. XVI), nettement plus étroit sur d'autres (pl. XIVj). Le cingulum lingual, généralement fort et complet, a tendance à s'effacer au niveau du protocône et de l'hypocône. Il l'est complètement dans 25 % des cas (pl. XIIIa et c). Les cingulum mésial et distal sont toujours très développés. Sur environ la moitié des dents, le vestibulaire est bien marqué et ne s'efface qu'au niveau du paracône, sur l'autre moitié, il est complètement absent.

### Affinités

Nous comparerons successivement les prémolaires et les molaires avec le matériel connu dans les gisements-types des diverses espèces ou sous-espèces ouest-européennes retenues par Heissig (1969) : *R. velaunum* (Ronzon); *R. filholi filholi* (Quercy); *R. filholi elongatum* (Pernes); *R. filholi romani* (La Ferté-Alais).

### Prémolaires

L'unique prémolaire ( $P^3$ ) connue à Ronzon est si usée (pl. XVe) que ses caractéristiques morphologiques essentielles sont difficiles à établir. Autant que l'on puisse en juger, elle s'intègre parfaitement

dans les limites de variations observées à Villebramar. Son contour, sa muraille externe – notamment la forme et la position du paracône (qui, d'après Heissig, 1969, serait situé très loin vers l'avant !) –, son cingulum lingual faiblement ondulé, son métalophe peu incliné vers l'arrière, son « pseudhypocône » saillant lingualemment, etc. se retrouvent à Villebramar. Enfin, similitude à nos yeux essentielle, comme à Villebramar (pl. XIVb), la post-fossette est courte et peu profonde, elle est perchée au-dessus du cingulum dont elle est séparée par un faible seuil d'émail. A Villebramar, ce seuil existe mais peut manquer (pl. XIIIc) et alors le fond de la post-fossette atteint le niveau du cingulum, mais dans aucun cas, il n'est situé plus bas. Le médisinus a une profondeur analogue à celle de la post-fossette.

Sur l'holotype de *R. filholi filholi*, nous retrouvons les mêmes particularités qu'à Villebramar. Entre autres :

- P<sup>2</sup> semi-molariforme, P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> prémolariformes;
- lophes transversaux convergents;
- métalophe rattaché à l'ectolophe en arrière de la crista, et pour P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup>, très nettement plié en S et se raccordant au protolophe à la limite « protocône-pseudhypocône »;
- protolophe recourbé lingualemment en arrière;
- « pseudhypocône » plié et saillant vers l'arrière;
- post-fossette courte, bien au-dessus du niveau du cingulum;
- faces linguales de P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> régulièrement arrondies, le sillon séparant le « protocône » du « pseudhypocône » manque;
- cingulum interne fort, sans encoche, sauf sur P<sup>2</sup> où elle est très faible.

Presque tous ces caractères se retrouvent également sur l'holotype de *R. filholi elongatum*. Seules différences dignes d'intérêt, ici :

- les prémolaires sont beaucoup plus élargies;
- la post-fossette atteint le niveau du cingulum;
- sur la face linguale de P<sup>4</sup>, un faible sillon sépare le « protocône » du « pseudhypocône »;
- cingulum lingual fort, avec encoche plus forte sur P<sup>4</sup> que sur P<sup>3</sup> et P<sup>2</sup>.

Ces caractères, nous les avons également observés chez le Ronzothère de Villebramar; de plus nous avons aussi retrouvé dans ce gisement tous les intermédiaires morphologiques entre ces deux « sous-espèces ». Par ailleurs, les caractères anatomiques que nous venons d'énumérer confèrent un degré évolutif plus archaïque au maxillaire du Quercy qu'à la pièce de Pernes. Est-il possible d'en conclure que la population de Villebramar est à un stade évolutif intermédiaire ? Dans l'état actuel de nos connaissances, la réponse est négative. En effet pour le Quercy comme pour Pernes, on ne dispose que d'un seul échantillon et de plus, dans l'un comme dans l'autre cas, la position stratigraphique exacte est inconnue.

L'étude des prémolaires montre donc qu'il est prématuré de considérer ces deux fossiles comme types de deux sous-espèces, tout au plus pourrait-on les considérer, dans l'état actuel de nos connaissances, comme des chronodèmes probables de *R. filholi*.

Par contre, la comparaison avec les deux prémolaires supérieures (P<sup>2</sup>, P<sup>4</sup>) connues à la Ferté-Alais, gisement-type de *R. filholi romani*, fait apparaître de très nettes différences :

- sur la P<sup>2</sup> de la Ferté-Alais, le métalophe est plus droit et perpendiculaire à l'ectolophe; le cingulum lingual est profondément encoché; la post-fossette mieux individualisée, plus grande, plus arrondie et très nettement plus profonde (pl. XVb), est fermée postérieurement par un fort seuil d'émail;

- sur la P<sup>4</sup>, « paracône » et « métacône » forment deux côtes larges, très saillantes, séparées par un sillon profond (pl. XVIc); par suite, le sillon parastylé est lui aussi très marqué; le métalophe est très incliné vers l'arrière, il se rattache à l'ectolophe, plus en avant, au niveau de la crista et au protolophe, plus en arrière, au niveau du « pseudhypocône ». De ce fait, ce dernier n'est plus saillant vers l'arrière et le métalophe n'est plus replié en S (« métaconule » non étiré vers l'arrière). Corrélativement, la post-fossette est beaucoup plus longue. De plus, elle est aussi plus profonde et descend légèrement au-dessous du niveau du cingulum, ce qui n'est jamais le cas à Villebramar. Le médisinus est également plus profond. Le cingulum lingual retenu au niveau du « protocône » et du « pseudhypocône » présente une profonde encoche entre les deux.

La majorité de ces caractères indique un stade évolutif nettement plus avancé qu'à Villebramar et montre dès maintenant que le Ronzothère de la Ferté-Alais doit bien être considéré comme une espèce distincte : *R. romani*. Espèce qui, nous le verrons ultérieurement, doit être considérée comme descendant de *R. filholi* par évolution sur place.

#### Molaires

L'unique molaire supérieure (M<sup>1</sup>, pl. XVI) connue dans le gisement-type de *R. velaunum* est si usée, que la plupart des caractères morphologiques ne peuvent être retrouvés. Le paracône est situé loin en avant. Pour Heissig (1969), cette disposition est spécifique de *R. velaunum*; chez *R. filholi*, le paracône serait plus éloigné du parastyle. En réalité, nous avons montré précédemment (paragraphe concernant M<sup>1</sup>) que la position de cette cuspidé est, chez les Ronzothères, non pas fonction de l'espèce, mais fonction du stade d'usure de la dent. Il est situé plus en arrière sur des dents neuves et plus en avant sur des dents très usées, ce qui est le cas pour la M<sup>1</sup> de Ronzon. La présence d'un cingulum interne, fort, ne s'effaçant qu'au niveau de l'hypocône, semble devoir être considérée comme un caractère plus significatif. En effet, nous le verrons ultérieurement, au cours de l'évolution, le cingu-

lum lingual tend à se réduire, voire même à disparaître. A Villebramar, moins de 10 % des deux premières molaires supérieures (à peine 8 % des  $M^1$  et 9 % des  $M^2$ ), ont un cingulum lingual identique à la  $M^1$  de Ronzon. Par contre, dans 90 % des cas, le cingulum, beaucoup plus réduit, est effacé au niveau de l'hypocône et du protocône. Bien entendu, compte tenu du peu de matériel connu à Ronzon, il est difficile de conclure. Le gisement de Ronzon est stratigraphiquement plus ancien que celui de Villebramar, il est alors troublant de constater que le seul caractère anatomique observable, sur l'unique molaire supérieure de Ronzothère connue dans le premier gisement, est primitif et ne se retrouve plus que dans à peine 10 % des molaires du Ronzothère du second gisement.

Comme pour les prémolaires supérieures, les caractères anatomiques des molaires supérieures de Villebramar se retrouvent également sur les holotypes de *R. filholi filholi* (Quercy) et *R. filholi elongatum* (Pernes). Pour Heissig (1969), les molaires supérieures de *R. filholi elongatum* se distinguent de celles de *R. filholi filholi* par :

- « un paracône plus large ». Cette différence, nous l'avons déjà dit, traduit essentiellement un plus (paracône large) ou moins (paracône étroit) grand degré d'usure. De fait les molaires de Pernes sont plus usées que celles du Quercy;

- « une côte métaconique absente ». A Villebramar, cette côte est bien, peu ou pas marquée;

- « des lophes transversaux plus écartés l'un de l'autre ». Nous avons vu que le médisinus est plus ou moins élargi sur les molaires de Villebramar;

- « une post-fossette encore plus courte et sur  $M^1$ , fermée en arrière par un très faible hypostyle ». A Villebramar, la post-fossette peu profonde est plus ou moins courte, ce qui, d'ailleurs, semble également être lié, au moins en partie, à un plus ou moins grand degré d'usure de la dent. Quant à l'hypostyle, nous l'avons également observé sur deux  $M^2$ ;

- « un crochet un peu plus grand ». Les différences observées, à ce sujet, à Villebramar, sont supérieures à celles qui existent entre Pernes et le Quercy;

- « des sillons antérieurs du protocône et de l'hypocône étroits et profonds ». Ils sont à peine reconnaissables chez *R. filholi filholi*. A Villebramar, on trouve tous les intermédiaires entre ces deux états;

- le cingulum lingual : dans les deux sous-espèces, il s'efface au niveau de l'hypocône de  $M^1$  et est complet sur  $M^3$ ; sur  $M^2$  il est complet dans le Quercy et s'efface au niveau proto- et hypocône à Pernes. Nous avons retrouvé toutes ces dispositions à Villebramar, soit sur l'une ou l'autre des trois molaires : complet, effacé au niveau d'une seule cuspide ou des deux cuspides;

- « un cingulum externe fort ». A Villebramar, nous avons également observé tous les intermédiaires entre un cingulum vestibulaire fort, bien exprimé et complètement absent;

- « bourrelet du métacône au-dessus de la racine postérieure de  $M^3$ , limité lingualemment par une profonde gouttière, pas de tubercule cingulaire ». Ce bourrelet est plus plat sur l'holotype de *R. filholi filholi*. Là encore, rappelons que non seulement nous avons retrouvé ces deux dispositions, mais aussi la présence d'une crête métaconique que Heissig considère à tort comme un caractère spécifique de *R. velaunum*.

En conclusion, comme les prémolaires supérieures, les molaires supérieures montrent qu'il est impossible de distinguer ces deux sous-espèces. Là encore, il est possible que les différences présentées par les caractères examinés ci-dessus, correspondent à des variations verticales dans le temps; mais le matériel du Quercy et de Pernes ne peut, à lui seul, en apporter la preuve.

Les molaires supérieures de la Ferté-Alais, gisement-type de *R. romani*, se distinguent nettement de celles de Villebramar :

- Sur  $M^1$  et  $M^2$ , le crochet est plus fort (pl. XVI d-e); l'antécrochet situé plus lingualemment; la post-fossette beaucoup plus profonde, descend nettement en dessous du niveau du cingulum;

- Sur toutes les dents de Rhinocerotidés que nous avons examinées, la portion labiale du médisinus est toujours au moins aussi profonde que la post-fossette. La profondeur de ces deux fossettes est d'un grand intérêt systématique. Non seulement, elle présente une polarité évolutive chez le genre *Ronzotherium*, mais elle permet également, nous le verrons ultérieurement, la distinction *Ronzotherium-Brachypotherium*;

- sur l'unique  $M^3$ , la crête du métacône est absente et le sillon séparant le métacône de l'ectolophe est à peine indiqué (pl. XVI f);

- le cingulum lingual très réduit n'est généralement présent qu'au niveau du médisinus. Dans un seul cas (une  $M^2$ ), il est conservé au niveau du protocône.

Tous ces caractères sont dans l'ensemble plus progressifs que ceux de Villebramar et viennent confirmer ce que nous avons déjà dit pour les prémolaires supérieures, à savoir que le Ronzothère de la Ferté-Alais doit être considéré comme une espèce distincte et plus progressive.

#### DENTURE JUGALE INFÉRIEURE

Elle est composée de trois prémolaires et trois molaires. Toutes ces dents ont une couronne brachyodonte.

#### Matériel

Il est relativement abondant. Une douzaine de mandibules, dont six font partie de nos collections, de nombreuses dents isolées, ont été récoltées à Villebramar. Le détail de ce matériel est indiqué à la fin du chapitre concernant les Rhinocerotidés.

#### Prémolaires

Elles sont toutes biradiculées. Sur les dents neu-

ves, le trigonide est toujours très nettement plus haut que la talonide (pl. Xb, XIIa). Avec l'usure, ce caractère s'estompe rapidement (pl. Xb). Sur toutes les prémolaires, le cingulum vestibulaire est toujours très fort. Il est formé de deux arcs de cercle, subégaux, qui se rejoignent au milieu de la dent (pl. XIIa3). A ce niveau, le cingulum montre une tendance à l'effacement. Cette tendance s'affirme sur la P<sub>4</sub> où, dans certains cas, la moitié postérieure de l'arc cingulaire antérieur est peu (Vil. 1969-81) ou pas indiqué (Vil. 1969-94). Une disposition analogue se retrouve sur la face linguale. Mais ici l'effacement est plus important et le cingulum lingual n'est plus généralement représenté qu'à l'avant et à l'arrière de la face interne de la couronne (pl. XIIa2). A noter que la zone sans cingulum lingual augmente sensiblement de P<sub>2</sub> vers P<sub>4</sub>. Le fait que, dans l'important matériel récolté à Villebramar, la seule prémolaire possédant un cingulum lingual complet soit une P<sub>2</sub> (Vil. 1970-214) parle bien dans le même sens. Les cingulum antérieur et postérieur sont également très forts. Formés par la jonction des arcs cingulaires, vestibulaires et linguaux, ils sont, de ce fait, situés très haut à l'avant et à l'arrière de la dent.

P<sub>2</sub>

Le trigonide est nettement plus long que le talo-

nide. Cette différence s'estompe de P<sub>2</sub> vers P<sub>4</sub> où talonide et trigonide sont d'égale importance.

A l'avant de la dent, le paralophide est représenté par une cuspide généralement forte avec une crête antérieure (branche vestibulaire) et sans crête linguale (branche linguale), sauf dans un cas (Vil. 1970-214). Cette cuspide est séparée du reste de la dent par un sillon lingual faible (fosse trigonidienne) mais toujours bien marqué et un sillon vestibulaire, encore plus faible, peu ou pas indiqué. Au milieu, une cuspide (« protoconide ») plus forte, plus haute, très convexe lingualement (pli protoconide), présente une crête antérieure (branche vestibulaire du métalophide) et une forte crête postéro-linguale (branche linguale du métalophide). L'hypolophide est recourbé lingualement à angle droit. Sa branche linguale s'abaisse, se rétrécit lingualement et n'atteint pas le bord interne de la dent. A ce niveau, elle est tout juste un peu plus haute que le cingulum postérieur dont elle est toujours séparée, sur des dents peu usées, par une petite encoche, mais jamais un conide disto-lingual n'est nettement individualisé. Avec l'usure, cette encoche disparaît et alors l'hypolophide rejoint directement, sans solution de continuité, le cingulum postéro-lingual. Sur les deux autres prémolaires, l'hypolophide présente les mêmes caractères morphologiques. En raison du fort pli du protoconide,

TABEAU 49

C o l l e c t i o n n e	Pm & M inf.	D <sub>T</sub> - M <sub>2</sub>	D <sub>T</sub> - P <sub>T</sub>	P <sub>2</sub> - P <sub>T</sub>	M <sub>T</sub> - M <sub>2</sub>	D <sub>T</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	M <sub>T</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>
		Longueur vestibulaire				Longueur x largeur max.						
P r é m o l a i r e	Vil. 1974-15	261	111	97	142	18x10	25,5x19	33 x21	37 x26,5	44x29	48x33	50 x32
	Vil. 1973-187	260	115	98	142	20x11	28 x20	33 x24	37,5x27,5	42x31	49x32,5	50 x32
	Vil. 1973-2D	-	-	91	143	-	26 x19	31 x23	35 x28	43x32	49x32	50 x31,5
	Vil. 1973-1	-	-	97	140	-	27 x18	32 x22	36 x26	44x31	50x33	52 x31
	Vil. 1969-81	-	-	-	139	-	-	30,5x23	33 x25	43x27	46x29	48 x28
	Vil. 1972-75	-	-	-	-	-	-	34 x21	37 x-	-	-	-
	Vil. 1969-94	-	-	-	137	-	-	-	36 x27	41x30	46x33	46 x29
	Vil. 1969-93	-	-	-	-	-	-	-	-	-	47x31	45 x29
	Vil. 1927-14	-	-	93	147	-	25 x18	31 x24	36 x27	45x30	49x33	50 x34
	Vbr. 72	-	-	86	141	-	22 x16,5	28,5x23,5	34 x28	40x28,5	41x33	41 x32
	M o l a i r e	Md gauche	-	-	92	137	26 x20	28 x24	34 x29	40x32	48x33	49 x32
		Md gauche	-	-	-	137	26 x20	30 x24	-	40x33	48x33	46 x33
Md gauche		-	-	-	141	-	-	34 x25	40x29	44x30	46,5x31	
Md gauche		-	-	-	143	-	-	35 x24	41x29	44x32	45 x32	
P r é m o l a i r e	Md	-	-	-	142	-	-	-	42x28	44x30	48 x30	
	P <sub>2</sub> et P <sub>3</sub> n° 175	-	-	-	-	24 x17	30 x21	-	-	-	-	
	Vil. 1970-214	-	-	-	-	24 x17,5	-	-	-	-	-	
	Vil. 1974-232	-	-	-	-	26 x17	-	-	-	-	-	
P r é m o l a i r e	Vil. 1970-69	-	-	-	-	28 x19	-	32 x22	-	-	-	
	Vil. 1970-215	-	-	-	-	-	-	32 x25	-	-	-	
P r é m o l a i r e	Vil. 1970-216	-	-	-	-	-	-	30,5x22	-	-	-	
	Vil. 1974-116	-	-	-	-	-	-	-x21	-	-	-	
M o l a i r e	Vil. 1973-217	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48 x33	

Pour les D<sub>T</sub> voir aussi le tableau n° 41



la fosse trigonidienne est toujours très faible. La fosse talonidienne, étroite et abrupte, s'étend vers le bas jusqu'au cingulum postéro-lingual. Sur la face vestibulaire, le sillon séparant le trigonide du talonide est toujours bien marqué. Incliné vers l'avant, il s'estompe un peu au-dessus du cingulum postéro-vestibulaire. Dans l'ensemble, les  $P_2$  de Villebramar sont fortes, mais certaines d'entre elles sont nettement plus petites (tableau 49).

### $P_3$

Le paralophide est nettement différent de celui de  $P_2$ . Généralement, sa branche vestibulaire (la crête antérieure présente sur  $P_2$ ) manque. Nous en avons observé un rudiment sur seulement deux  $P_3$ , l'une d'entre elles (Bâle, Vbr. 62) a été figurée par Heissig (1969, fig. 19c), l'autre fait partie de nos collections (Vil. 1969-81). Sa branche linguale, toujours présente, est très étirée lingualement. Cette différence modifie le contour de la couronne qui, de subtriangulaire pour  $P_2$ , devient subtrapézoïdale pour  $P_3$ , et même subrectangulaire pour  $P_4$ , où cette branche linguale est encore plus allongée lingualement. A signaler que, sur quelques  $P_3$ , l'extrémité de la branche linguale du paralophide se replie vers l'arrière et va rejoindre la branche linguale du métalophide (pl. XIIa1). Cette dernière, nettement plus longue et plus forte que sur  $P_2$ , est encore très oblique vers l'arrière, bien que cette obliquité varie quelque peu. Sur son flanc antéro-lingual, un sillon plus ou moins bien marqué délimite le « métaconide » du « protoconide ». A signaler la présence d'une crête antérieure du « métaconide ». Bien marquée sur certaines  $P_3$  (pl. XIIa1), elle peut manquer sur d'autres. Plus constante et plus forte sur  $P_4$ , cette crête fait toujours défaut sur  $P_2$  et d'ailleurs aussi sur les molaires. Le pli protoconidien

(convexité linguale du « protoconide ») toujours présent, est d'importance variable; faible sur certaines  $P_3$  (pl. XIIa1), il est fort sur d'autres (Vil. 1974-15). Les variations sont de même ordre sur les  $P_4$ . Comme sur  $P_2$ , l'hypolophide est recourbé à angle droit, sa branche linguale est basse et très inclinée lingualement. La fosse talonidienne, plus ou moins encochée lingualement, est fermée par le cingulum lingual; en général, le fond de sa vallée est faiblement incliné du côté lingual. La fosse trigonidienne petite et abrupte est située très haut, au-dessus du cingulum. Rappelons que, sur certaines dents, elle est complètement fermée du côté interne par la branche linguale du paralophide. Sur la face vestibulaire, le sillon séparant le trigonide du talonide est plus large et plus profond que sur  $P_4$ .

### $P_4$

Construite sur le même plan que  $P_3$ , elle en diffère notamment par :

- une branche linguale du paralophide plus étirée lingualement, ce qui donne à la couronne un contour subrectangulaire;
- une branche linguale du métalophide plus longue et dirigée plus transversalement;
- un hypolophide, ici encore, recourbé lingualement à angle droit. A noter que, comme sur  $P_3$ , la branche postérieure est très amincie et très abaissée lingualement (pl. XIIa2) : à ce niveau, elle dépasse à peine en hauteur le cingulum postéro-interne;
- une fosse trigonidienne plus grande, plus profonde, en forme d'auge, plus ou moins inclinée lingualement, se terminant plus bas, juste au-dessus du cingulum lingual;
- une fosse talonidienne plus longue, plus encochée du côté lingual (sur certaines  $P_4$ , elle descend même jusqu'au niveau du cingulum) et plus

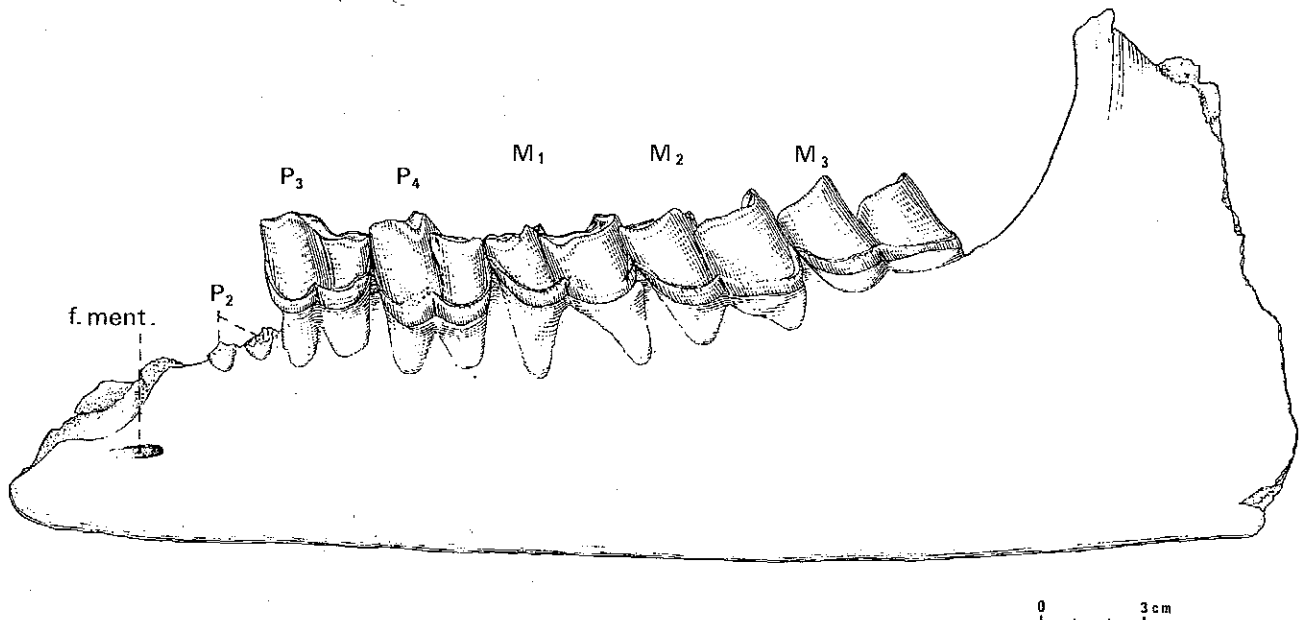


FIG. 11. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN)  
Mandibule gauche provenant de Villebramar et portant  $P_3$ - $M_3$  (Vil. 1969-81) - Face vestibulaire.

Légende. - f. ment. : Foramen mentale.

ou moins faiblement inclinée lingualem. Ceci revient à dire que, sur  $P_3$ , le bord lingual de la fosse talonidienne est toujours plus haut que le cingulum. Sur  $P_4$ , il est toujours plus bas (c'est-à-dire plus encoché) que sur  $P_3$  et peut même, dans certains cas, atteindre le niveau du cingulum. Nous décrivons une disposition analogue sur les molaires où, selon les individus, le bord lingual de la fosse talonidienne est situé au-dessus ou au niveau du cingulum postéro-lingual;

- un pli protoconidien toujours faible;
- un sillon vestibulaire séparant le talonide du trigonide encore plus profond et tout à fait semblable à celui des molaires.

### Molaires

Les trois molaires sont biradiculées. La différence de hauteur entre trigonide et talonide, beaucoup plus faible que sur les prémolaires, n'est plus reconnaissable que sur des  $M_3$  neuves (pl. XIIa3). Sur  $M_1$  et  $M_2$ , trigonide et talonide sont sensiblement au même niveau. Le talonide est toujours plus long que le trigonide. Ce dernier s'allonge de  $M_1$  vers  $M_3$  et corrélativement trigonide et talonide ne prennent une égale importance que sur la troisième molaire (pl. XIIa). Le cingulum vestibulaire est généralement fort et complet sur les trois molaires (pl. XIIa3), dans environ 70 % des cas pour un échantillonnage de treize mandibules. Dans tous les autres cas, il est plus faible et effacé au niveau :

- des parties médianes des lobes antérieur et postérieur de chacune des molaires de la mandibule portant  $M_1$ - $M_3$ , des collections de la Faculté des Sciences de Marseille;
- des bords mésial et distal du lobe postérieur de  $M_1$ - $M_2$  (sur la  $M_3$ , il est incomplet) pour la mandibule Vbr. 72 du Musée de Bâle;
- du bord mésial du lobe postérieur de  $M_1$ - $M_2$  (complet mais très faible sur  $M_3$ ) pour la mandibule Vil. 1969-94, collections de Poitiers;
- du lobe postérieur de  $M_1$  et du bord mésial du lobe postérieur de  $M_2$  (complet mais très faible sur  $M_3$ ) pour la mandibule Vil. 1969-81, collections de Poitiers (fig. 11).

Le cingulum lingual se présente sous la forme de deux forts bourrelets (pl. XIIa2) situés l'un sur la moitié mésiale du lobe antérieur, l'autre au niveau de la vallée postérieure. Le premier est plus ou moins allongé (sa longueur augmente de  $M_1$  vers  $M_3$ ), parfois très réduit mais toujours présent. Le second plus ou moins exprimé est présent sur les trois molaires dans 70 % des cas. Dans deux cas, il n'est effacé que sur  $M_2$  (Vil. 1969-81 et 1973-20), dans un cas, il manque à la fois sur  $M_2$  et  $M_3$  (Vil. 1969-94) et enfin, sur la mandibule (Vbr. 72) du Musée de Bâle, il est absent sur les trois molaires.

Les cingulums mésial et distal sont toujours présents.

En conclusion, les cingulums vestibulaire et lingual révèlent une tendance à la réduction dans environ 30 % des cas. A ce sujet, il faut remarquer que cette tendance semble les affecter simultanément;

et généralement, à un cingulum lingual réduit ou absent, correspond un cingulum vestibulaire faible et en voie de réduction. Il semble bien que lorsque les cingulums des molaires sont très effacés, ils se réduisent aussi au niveau des prémolaires (Vil. 1969-94). La réduction des cingulums débiterait donc par les molaires puis gagnerait les prémolaires. Les cingulums sont donc toujours plus forts sur les prémolaires que sur les molaires, ce que nous avons également observé sur les dents jugales supérieures.

Le paralophide (branche linguale) est long. Il est droit (pl. XIIa1) ou légèrement recourbé vers l'arrière (pl. XIIb et fig. 8). Les deux branches du métalophide forment un angle droit. La vestibulaire, légèrement oblique lingualem, est courte. La linguale, beaucoup plus longue, oblique vers l'arrière, se termine par un fort métaconide. L'hypolophide est régulièrement courbé vers l'arrière. Sur quelques molaires, généralement des  $M_1$ , il est très légèrement plié ( $M_1$  de la fig. 12). L'entoconide est fort; de même hauteur que le métaconide sur  $M_1$  et  $M_2$ , il est très nettement plus bas sur  $M_3$ . Le sillon vestibulaire séparant le trigonide du talonide est toujours fort mais plus profond dans certains cas (Vil. 1973-187, pl. XIIa3), plus plat dans d'autres (Vil. 1969-94). Sa hauteur (environ 17 mm), est la même pour les deux premières molaires; il est bien moins haut (environ 13 mm) sur  $M_3$ . La fosse trigonidienne en forme d'auge s'ouvre lingualem, un peu au-dessus du cingulum mésio-lingual. Le fond de l'auge est, selon les spécimens, peu ou pas incliné lingualem. La fosse talonidienne est grande. Sa ligne de fond est habituellement divisée en deux parties : une labiale, longue, concave, relevée en pente douce vers l'avant et l'extérieur; une linguale, courte, convexe, se terminant rapidement au niveau du cingulum (pl. XIIa 1 et 2). Dans quelques cas, la fosse talonidienne est plus encochée lingualem et alors, la partie linguale de sa ligne de fond est aplatée, effacée et se trouve en continuité avec la partie labiale.

### Affinités

Comme pour les dents jugales supérieures, nous comparerons les prémolaires et les molaires inférieures avec le matériel récolté dans les gisements-types des diverses espèces ou sous-espèces ouest-européennes retenues par Heissig (1969). Dans l'ensemble, la morphologie des dents jugales inférieures des Rhinocéros est très monotone. A ce sujet, l'éminent paléontologiste bâlois Stehlin (1925, p. 106-107) écrivait : « A en juger d'après l'assurance avec laquelle certains auteurs ont attribué des noms spécifiques aux restes les plus insignifiants de Rhinocéros fossiles, on pourrait croire que la détermination des animaux de ce groupe est chose aisée. Ceux qui se sont sérieusement occupés de ce sujet savent que le contraire est vrai... Les molaires et les prémolaires inférieures, qui abondent dans les gisements et dans les collections, sont - à quelques exceptions près - d'une monotonie désolante. Les

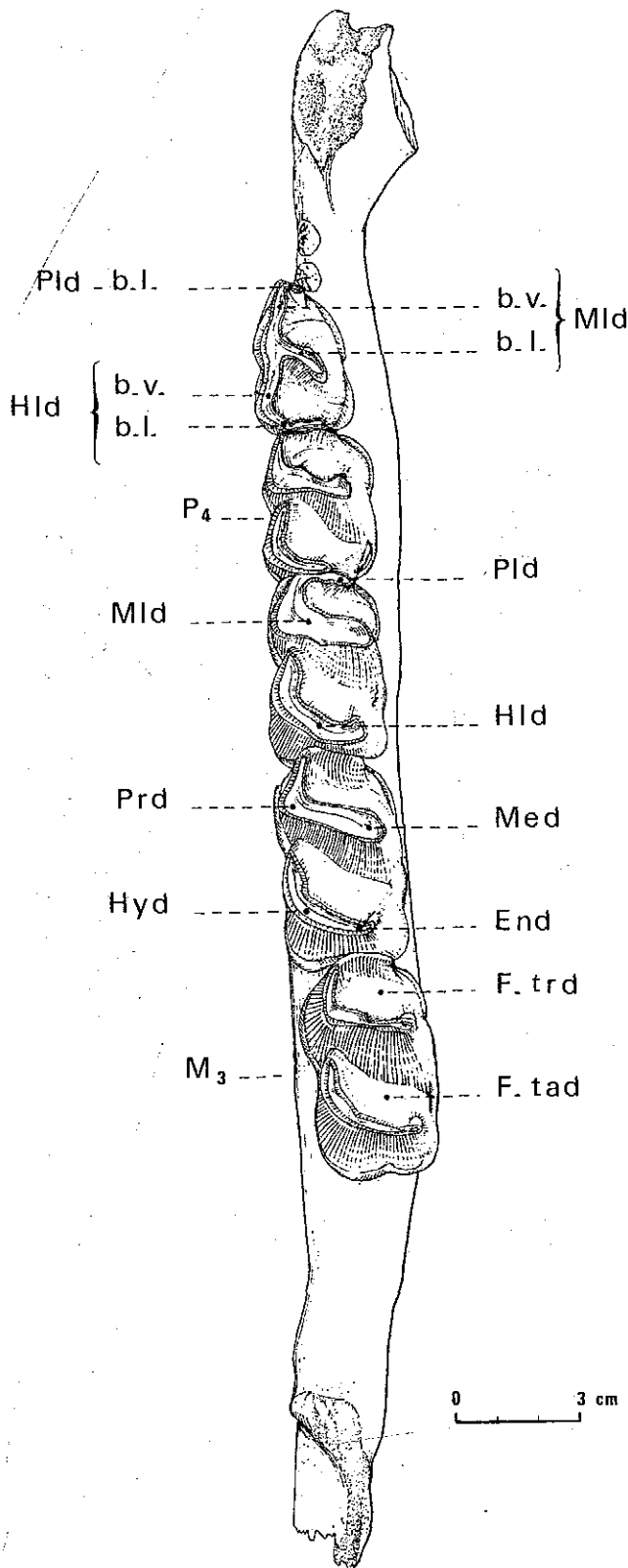


FIG. 12. — *Ronzotherium filholi* (OSBORN)  
Mandibule gauche provenant de Villebramar et portant  $P_3$ - $M_3$ .  
(Vil. 1969-81) - Face occlusale.

Légendes. — b.l. : Branche linguale; b.v. : Branche vestibulaire; End : Entoconide; F. tad : Fosse talonidienne; F. trd : Fosse trigonidienne; Hld : Hypolophide; Hyd : hypoconide; Med : Métaconide; Mld : Métalophide; Pld : Paralophide; Prd : Protoconide.

particularités dont on peut se servir pour classer les molaires et les prémolaires supérieures (contours, développement de la vallée transversale, bourrelets, crista, crochet, antécrochet) ont une valeur incontestable mais limitée par une tendance prononcée à la variation individuelle ». Cette remarque pertinente laisse entrevoir les difficultés que nous allons rencontrer pour distinguer les divers taxons du genre *Ronzotherium*.

Pour Heissig (1969), la denture jugale inférieure est caractérisée chez :

1) *R. velaunum* par : « Des molaires inférieures larges avec cingulum externe faible; prémolaires inférieures avec talonide long, fosse du talonide en forme de rigole, sillon externe étroit, aigu et profond. L'entoconide est situé loin en arrière, le cingulum est faible.  $P_1$  monoradiculée ou absente ». Rappelons que Ronzon, gisement-type de cette espèce, n'a livré qu'un maigre matériel en assez mauvais état (pl. XV). Ainsi, les dents du lectotype (pl. XVa1) ont été endommagées au niveau du collet et le cingulum vestibulaire a été brisé sur presque toutes, sauf  $P_3$  et  $P_4$  où ce qui en reste à l'avant et à l'arrière indique qu'il était fort. Par contre, une autre mandibule, mieux conservée dans cette région (pl. XVc), possède un cingulum vestibulaire qui s'intègre parfaitement dans les limites de variations observées à Villebramar. Il est fort sur les deux lobes de  $P_2$ ; en réduction sur le lobe antérieur et fort sur le lobe postérieur de  $P_3$  et  $P_4$ ; presque complètement effacé sur le lobe postérieur de  $M_1$  (le lobe antérieur est brisé au collet); en réduction sur la partie postérieure du lobe antérieur de  $M_2$ , présent sur son lobe postérieur; fort sur le lobe antérieur de  $M_3$  (lobe postérieur brisé à ce niveau). Une remarque de même ordre peut être faite pour la largeur des dents. Et à ce sujet, il faut même souligner que les dents de cette deuxième mandibule, notamment les prémolaires, sont plus larges que celles du lectotype et que par conséquent, ce caractère est lui aussi soumis à de nombreuses variations individuelles.

Au sujet de la première prémolaire ( $D_1$ ), nous avons déjà dit (paragraphe concernant les dents de lait) que ce qui en reste (la couronne manque, pl. XVc) indique qu'elle devait être biradiculée. Rappelons qu'à Villebramar, elle est mono- ou biradiculée.

Sur les prémolaires, l'« entoconide » est généralement absent. Il manque sur  $P_2$ ; ce qui pourrait à la rigueur être interprété comme tel sur  $P_3$  et  $P_4$  est d'après Heissig lui-même (1969, p. 34) situé loin en avant. Chez le genre *Ronzotherium*, l'« entoconide » des prémolaires, toujours faible ou absent, est lui aussi soumis à de nombreuses variations individuelles. Ici, sa présence se manifeste par un épaississement situé au niveau du cingulum postéro-lingual, épaississement dont l'existence et la position semblent extrêmement variables. Ainsi, sur le lectotype, il est faible et situé plus en avant sur  $P_3$  que sur  $P_4$  (pl. XVa2); sur l'autre mandibule de Ronzon, il n'est reconnaissable que sur la  $P_4$

(pl. XVb-f) où il apparaît isolé de l'hypolophide à gauche et relié à droite car la dent est usée dans cette région, ce qui met l'hypolophide en continuité avec le cingulum postéro-lingual.

Le sillon médian vestibulaire est fort; à Villebramar nous en avons observé d'aussi marqués, mais également de plus faibles.

Le trigonide des prémolaires est fort, avec un paralophide long et, contrairement à ce que nous avons observé à Villebramar, il n'y a pas de pli protoconide. Sur  $P_2$ , le sillon vestibulaire antérieur est plus fort qu'à Villebramar et la fosse trigonidienne moins verticale. Sur  $P_3$  et  $P_4$ , les fosses trigonidienne et talonidienne sont plus plates, plus horizontales qu'à Villebramar. Pour la fosse talonidienne, cette disposition est bien différente de celle de Villebramar et due au fait qu'elle est très encochée du côté vestibulaire dans l'hypolophide. Cette morphologie des fosses du talonide et du trigonide se retrouve aussi sur les molaires. A noter, néanmoins, qu'à Ronzon, elle est moins nette sur le lectotype que sur la deuxième mandibule.

En résumé, les caractères distinctifs les plus nets sont la présence d'un fort sillon vestibulaire antérieur sur  $P_2$ , l'absence de pli du protoconide, un paralophide des prémolaires long, des fosses trigonidienne et talonidienne plates, horizontales, débouchant lingualemment haut au-dessus du niveau du cingulum. Ces traits indiquent un degré évolutif un peu plus primitif qu'à Villebramar. Mais ceci, compte tenu de l'importance des variations horizontales observées, demanderait à être confirmé par de nouvelles découvertes, soit à Ronzon, soit dans des niveaux stratigraphiquement équivalents.

2) *R. filholi* par : « Des molaires et prémolaires inférieures avec fort cingulum externe, pli protoconide des prémolaires inférieures généralement fort ».

– *R. filholi filholi* par : « Des molaires inférieures étroites avec paralophide long et branche linguale du métalophide à peine oblique, sillon externe moyennement profond, courbé, fosse talonidienne courbe, encochée d'une manière peu nette, cingulum vestibulaire long, fort, verrou cingulaire lingual au niveau de la fosse talonidienne;  $P_3$  et  $P_4$  avec paralophide courbé vers l'arrière et branche linguale du métalophide à peine dirigée vers l'arrière; les crêtes longitudinales du métaconide sont fortes, hypolophide simple ou plié deux fois, entoconide faible, libre ou attaché, fosse talonidienne large, plate, cingulum fort, long, parallèle à la base;  $P_2$  à peine réduite avec un paralophide à une ou deux branches,  $P_1$  forte, biradiculée, atteignant encore la surface de mastication » (Heissig, 1969, p. 39-40).

– *R. filholi elongatum* par : « Des molaires inférieures, relativement longues, étroites et étonnamment basses, avec fort cingulum externe et cingulum antéro-interne relativement long, fosse talonidienne imprécise ou bien non encochée; prémolaires inférieures, surtout  $P_3$ , souvent allongées

vers l'avant, pli protoconidien fort, branche interne du métalophide fortement dirigée vers l'arrière, cingulum externe fort,  $P_2$  très diminuée,  $P_1$  uniradiculée » (Heissig, 1969, p. 46).

Pour Heissig (1969), le Ronzothère de Villebramar est à rapporter à cette dernière sous-espèce. Comme le montre le tableau 49, les molaires inférieures de Villebramar sont plus ou moins allongées et plus ou moins étroites et, à ce point de vue, elles ne semblent pas devoir se distinguer de celles de la sous-espèce *filholi*. Par ailleurs, leurs couronnes ne sont pas spécialement plus basses (pl. XIIIa2-3) et leurs fosses talonidiennes avec ou sans verrou cingulaire lingual sont plus ou moins encochées lingualemment. En ce qui concerne le cingulum et le sillon médian vestibulaire, les variations individuelles que nous avons signalées recouvrent largement les différences retenues par Heissig entre ces deux sous-espèces. Il en est de même des caractéristiques que cet auteur prête aux prémolaires. Par exemple, nous avons observé des paralophides recourbés vers l'arrière (pl. XIIa1) ou non (fig. 12), des branches linguales du métalophide plus (fig. 12) ou moins (pl. XIIa1) dirigées vers l'arrière, des crêtes du « métaconide » plus ou moins marquées, des  $P_2$  plus ou moins réduites avec un paralophide à une ou deux branches (Vil. 1970-214 et Vil. 1974-232), des  $D_1$  plus ou moins fortes, mono- (Vil. 1974-15) ou biradiculées (pl. XIIa3). Quant à l'« entoconide », nous avons déjà dit qu'il s'agit d'un épaississement du cingulum postéro-lingual se reliant par usure avec l'hypolophide. Un tel épaississement est très marqué sur la  $P_4$  du « cotype » de *R. filholi filholi* et non relié à l'hypolophide car la dent est peu usée. A Villebramar, cet épaississement est plus faible et ne se retrouve que chez quelques individus.

Il est clair que les dents jugales inférieures, tout comme les supérieures, ne permettent pas de distinguer les deux sous-espèces.

3) *R. filholi romani* par : « Molaires inférieures larges, avec fosse talonidienne à peine « genouillée » mais fortement encochée, sans cingulum postéro-interne, avec sillon externe faible et cingulum vestibulaire en rapide réduction. Prémolaires inférieures raccourcies avec couronnes plus hautes, fortement rétrécies vers l'avant;  $P_1$  monoradiculée, n'atteignant plus la surface occlusale des autres dents;  $P_2$  fortement réduite;  $P_3$  avec lente réduction du paralophide; talonide primitif, sillon externe moyennement profond, réduction retardée du cingulum externe par rapport aux molaires » (Heissig, 1969, p. 55-56).

Nous avons pu examiner une quinzaine de dents jugales inférieures de la Ferté-Alais, gisement-type de cette espèce (pl. XVIb-h). Un certain nombre de caractères les distinguent nettement de celles de Villebramar :

–  $D_1$  monoradiculée et très réduite (pl. XVIh et voir paragraphe concernant les dents de lait inférieures);

-  $P_2$  également très réduite, avec une cuspidé antérieure plus faible qu'à Villebramar et séparée du reste de la dent par un sillon lingual à peine indiqué. La fosse trigonidienne est absente, la fosse talonidienne est petite et abrupte (pl. XVIIi);

-  $P_3$  à trigonide plus réduit avec une fosse trigonidienne plus petite (surtout moins large). La crête postérieure du « métaconide » est forte et se relie au cours de l'usure à l'hypolophide par l'intermédiaire d'un petit tubercule cingulaire (« entocouide », pl. XVIj1-2). La fosse talonidienne, très encochée lingualement, se termine au niveau du cingulum postéro-interne. A Villebramar, au contraire, nous avons vu qu'elle était moins profonde lingualement et se terminait toujours au-dessus du niveau du cingulum;

-  $P_4$  avec un pli protoconide bien marqué, une fosse talonidienne grande, très encochée lingualement et atteignant le niveau du cingulum. Comme sur  $P_3$ , une forte crête postérieure du « métaconide » se relie à l'hypolophide par l'intermédiaire du cingulum postéro-interne (pl. XVIk). A noter, là encore, des variations individuelles : par exemple sur une  $P_4$  de la Ferté-Alais, la crête postérieure du « métaconide » manque et la fosse talonidienne, moins encochée lingualement, se termine nettement au-dessus du cingulum postéro-interne;

- molaires avec une fosse talonidienne très encochée lingualement et se terminant beaucoup plus bas par rapport au collet de la dent, qu'à Villebramar;

- cingulums beaucoup plus réduits; sur les molaires, le cingulum postéro-interne manque sauf sur une dent; l'antéro-interne est généralement plus court (il s'arrête au niveau de la vallée antérieure tandis qu'à Villebramar, il s'étend sur la moitié mésiale du lobe antérieur); le vestibulaire, toujours absent au niveau du protoconide, peut même s'effacer à peu près complètement; sur les prémolaires, l'antéro-lingual est plus court qu'à Villebramar et le vestibulaire, réduit à de petites perlures, est complet sur certaines dents, très largement effacé sur d'autres.

La largeur des molaires (tableaux 49 et 50) se place dans les limites de variations observées à Villebramar. D'autre part, on y rencontre également tous les intermédiaires entre des sillons vestibulaires peu ou bien marqués.

TABLEAU 50

La Ferté-Alais (mesures en mm)	Dents isolées M.N.H.N. Paris						
	$D_1$	$P_2$	$P_3$	$P_4$	$M_1$	$M_2$	$M_3$
Longueur x largeur maximum	15x8	25x16	33x24 32x24	34x25 ~ x26	45x28	48x32 48x32 47x32	45x30 45x31 49x31 52x33

Les caractères morphologiques des dents jugales inférieures (réduction des prémolaires, des cingulums, fosse talonidienne très encochée lingualement, etc.) parlent dans le même sens que ceux que nous avons observés sur les supérieures et confirment que le Ronzothère de la Ferté-Alais doit être considéré comme une espèce distincte (*R. romani*) plus progressive que celles des Phosphorites du Quercy (*R. filholi*).

## MANDIBULE

Le gisement de Villebramar n'a livré que des hémimandibules.

Dans l'ensemble, la branche horizontale est moyennement haute. Mais au sein de la population, sa hauteur est soumise à d'importantes variations individuelles. Ainsi, elle est comprise (tableau 51) entre 58 et 72 mm sous  $P_3$  et entre 68 et 91 mm sous  $M_3$ . On peut envisager, - mais rien, dans l'état actuel de nos connaissances, ne permet de l'affirmer -, que ces variations correspondent, au moins en partie, à un dimorphisme sexuel. Par ailleurs, il semble bien aussi qu'elles puissent, pour une autre part, être dues au fait que la mandibule n'atteint sa taille définitive que bien longtemps après l'éruption des  $M_3$ . Preuve, nous possédons tous les intermédiaires entre un sujet subadulte ( $M_3$  vient de percer, pl. Xb) avec une branche verticale située juste en arrière de  $M_3$  et un adulte âgé ( $M_3$  très usée, pl. Xc) avec une branche verticale située très loin en arrière de  $M_3$ . Compte tenu des déformations (aplatissement vestibulo-lingual) subies au cours de la fossilisation, il est difficile de se faire une idée très exacte de l'épaisseur de la branche horizontale. Tout au plus, peut-on signaler que les mesures que nous donnons, sont, dans l'ensemble, inférieures à la réalité.

Le *foramen mentale*, petit, est unique. Il est toujours situé à l'aplomb de  $D_1$  et à mi-hauteur du corps mandibulaire. Dans un cas seulement, il est double (Vil. 1974-15) : un antérieur très petit et situé en avant de  $D_1$ , un postérieur nettement plus grand et situé à l'aplomb de la racine antérieure de  $P_2$ .

La symphyse mandibulaire a sa face inférieure relativement redressée vers le haut, sa face supérieure est en forme d'auge bordée par deux crêtes aiguës entre  $D_1$  et  $I_2$  (4). Sur toutes les mandibules qu'elles appartiennent à des jeunes avec denture de lait ou à des adultes, la face postérieure de la symphyse est toujours située au niveau de  $D_1$ .

La branche verticale est haute et longue. La région goniale est arrondie et présente un fort *tuber mandibulae* (insertion du masseter). Elle est très légèrement étirée vers le bas, en arrière de l'*incisura vasorum* (empreinte correspondant à l'artère

(4) Il est évident que l'on fait appel à une hémimandibule complétée virtuellement par son symétrique.

TABLEAU 51

Mandibule (Mesures en mm)		Hauteur sous		Épaisseur	
		P <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	P <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>
R. v e l a u n u m	Lectotype (n° A.26 Musée Le Puy)	-	65	-	-
	Ronzon Md n° A.25 (Musée Le Puy)	-	-	-	40(1)
Bournoncle	Md g (M.N.H.N. Paris)	69	70	30	43
	Md dr (M.N.H.N. Paris)	69	69	28	42
Phosphorites du Quercy	"Cotype" (M.N.H.N. Paris)	-	86	-	43
	Md (M.N.H.N. Paris)	71	-	42	-
R. f i l h o l i	Md g (M.N.H.N. Paris)	-	79	-	33
	Md g (Bâle)	60	78	22	37
	Md avec P <sub>4</sub> -M <sub>3</sub> dr et g (Marseille)	-	85-84	-	40-40
	Md avec P <sub>2</sub> -M <sub>3</sub> dr et g (Marseille)	-	86-88	-	40-39
	Md avec M <sub>1</sub> -M <sub>3</sub> g (Marseille)	-	84	-	38
	Md Vil. 1969-81 (Fac. Poitiers)	58	84	22	28
	Md Vil. 1969-94 (Fac. Poitiers)	-	68	-	37
	Md Vil. 1973-1 (Fac. Poitiers)	69	81	24	38
	Md Vil. 1973-20 (Fac. Poitiers)	-	91	-	30
	Md Vil. 1973-187 (Fac. Poitiers)	68	81	26	39
	Md Vil. 1974-15 (Fac. Poitiers)	72	83	23	36
Vendéeze	Md n° 1909-25-3 (M.N.H.N. Paris)	70	95	37	48
	Md n° 1909-25-4 (M.N.H.N. Paris)	-	84	-	47
St Henri	Md n° 8547 (Lyon)	75	98	43	52
	Md n° 8545 (Lyon)	66	90	39	46
Gaimersheim	Md 1952 II 227 dr et g (Munich)	81-86	99-99	46-44	54- -
	Md 1952 II 228 dr et g (Munich)	72-72	87-84	46-41	53-53
	Md 1952 II 229 dr (Munich)	-	85	-	49

(1) Épaisseur au niveau de M<sub>2</sub>.

(2) Les mesures concernant l'épaisseur des md de Villebramar sont inférieures à la réalité en raison des déformations *post-mortem* (aplatissement vestibulo-lingual).

faciale et au *ductus parotideus*) (pl. Xc). La morphologie de la *fossa masseterica* est elle aussi fonction de l'âge de l'individu. Relativement plate et étendue vers le bas jusqu'au niveau de la couronne des dents jugales chez les jeunes adultes, elle est au contraire très profonde et située nettement plus haut chez les sujets très âgés (pl. Xb). L'apophyse coronoïde est haute. Le condyle, large, est incliné lingualement; sur son bord postéro-interne, la facette articulaire pour le processus post-glénoïde du squamosal est haute, étroite et concave.

Le *foramen mandibulae* est grand. Sa position par rapport au niveau du collet des dents jugales semble extrêmement variable. Ainsi, sur des mandibules d'adultes, il est situé au-dessus, au niveau ou en dessous du collet.

Pour la denture antérieure, rappelons que, malheureusement, le matériel récolté à Villebramar ne

nous permet pas de savoir si I<sub>1</sub> était présente ou absente.

#### Affinités

Pour Heissig (1969), les caractères morphologiques de la mandibule des diverses espèces et sous-espèces du genre *Ronzotherium* seraient les suivants :

1) chez *R. velaunum* : « I<sub>2</sub> dirigées vers l'avant et presque parallèles, ..., branches de la mandibule formant un angle aigu ».

2) chez *R. filholi* : « I<sub>2</sub> divergentes ».

- *R. filholi filholi* : « Corps mandibulaire haut, moyennement fort, et angle symphysaire aigu. Foramen mandibulaire sous le plan de la base des dents, avec une forte côte sous la face inférieure de

la symphyse même chez l'adulte,  $I_2$  relativement faible,  $I_1$  présente, occlusion entre  $I^1$  et  $I_2$  ».

— *R. filholi elongatum* : « Corps mandibulaire bas et très svelte, fosse massétérienne profondément concave, foramen mandibulaire environ à la hauteur de la base des dents, symphyse longue, « platement » dirigée vers l'avant,  $I_2$  encore en occlusion avec  $I^1$ , angle symphysaire très pointu ».

— *R. filholi romani* : « Mandibule haute et massive, angle symphysaire moins aigu, symphyse sans quille, foramen mandibulaire au-dessus de la base des dents,  $I_2$  grande n'entrant pas en occlusion ou à peine avec les  $I^1$ ,  $I_1$  absente ».

Remarquons qu'une partie de ces caractères n'a été reconnue que sur un matériel peu abondant et très fragmentaire; certains d'entre eux se retrouvent chez le Ronzothère de Villebramar et correspondent là à des variations individuelles, par exemple :

1) En ce qui concerne la disposition,  $I_2$  parallèles ou  $I_2$  divergentes : les mandibules possédant des  $I_2$  en bon état de conservation sont rares. Par exemple à Ronzon, la seule mandibule avec  $I_2$  a été replâtrée dans cette région et il est bien difficile de préciser ce caractère. D'autre part, sur un abondant matériel de Palaeotheriidae (*Plagiolophus fraasi*) provenant de Villebramar, nous avons pu mettre en évidence, au niveau de la symphyse mandibulaire, un important dimorphisme sexuel. Les femelles ont une symphyse étroite et profonde, tandis que, chez les mâles, elle est beaucoup plus large et plus plate. Une disposition analogue a été signalée par Thenius (1955, fig. 16 à 21) chez le Rhinocéro-tidé *Dicerorhinus megarhinus*. Tout semble indiquer qu'un tel dimorphisme existait aussi chez les Ronzothères. En effet, les mandibules de Bournoncle St-Pierre et du Quercy (fig. 25c et d, p. 79 in Heissig, 1969) en témoignent. La première appartient probablement à une femelle, la seconde à un mâle. Il est évident qu'il y a une corrélation entre la plus ou moins grande largeur de la symphyse et la plus ou moins grande divergence des  $I_2$ . Mais nous conviendrons que seule la découverte de nouveaux documents permettra de montrer si, comme nous serions enclins à le penser, il s'agit uniquement d'un caractère sexuel secondaire ou si à cette disposition il faut attribuer une valeur taxonomique.

2) De même, la position du *foramen mandibulae* ne semble pas non plus devoir être retenue comme critère systématique, car nous avons observé qu'à Villebramar, sa position varie non seulement avec l'âge, mais également sur des individus de même âge.

3) Compte tenu du peu de matériel à notre disposition, l'utilisation de l'angle mandibulaire nous semble également très délicate. Pour Heissig (1969), à un corps mandibulaire étroit correspond un angle mandibulaire aigu et réciproquement. Mais là encore, de nombreuses variations individuelles existent. Les mesures données par Heissig lui-même en sont d'ailleurs un témoignage incontestable. Ainsi,

la mandibule de Bumbach, peu épaisse (30 mm sous  $P_2$  et 37 mm sous  $M_3$ ) a un angle mandibulaire de  $10^\circ$ , tandis que celle de Vendèze, beaucoup plus épaisse (37 mm sous  $P_2$  et 48 mm sous  $M_3$ ) a un angle mandibulaire plutôt plus faible ( $7$  à  $10^\circ$ ); par contre, à Gaimersheim, une mandibule encore plus épaisse a effectivement un angle mandibulaire plus grand ( $15^\circ$ ).

4) De même la présence ou l'absence de  $I_1$  demeure dans bien des cas conjecturale. La  $I_1$  n'est connue que sur une seule mandibule, celle de Bournoncle St-Pierre (M.N.H.N. Paris). À Ronzon, comme à Gaimersheim, l'existence de la  $I_1$  de lait est certaine. Sur tous les autres restes des Ronzothères, rien ne témoigne de la présence de ces dents. Tout au plus peut-on remarquer que, sur la belle mandibule de Vendèze (M.N.H.N., Paris, 1909-25-3, pl. XVIII d), les  $I_2$  sont si proches l'une de l'autre au niveau du bord alvéolaire que l'on peut estimer que  $I_1$  était absente. Pour Heissig (1969), le Ronzothère de Vendèze appartient à l'espèce *R. velaunum* qui aurait donc été caractérisée entre autres par l'absence de  $I_1$ . Nous montrerons ultérieurement que la pièce de Vendèze doit être rapportée à *R. romani*, espèce également privée de la  $I_1$  selon Heissig. Par ailleurs, notre étude des dents jugales nous amène à penser que les trois espèces *R. velaunum*, *R. filholi* et *R. romani* dérivent les unes des autres par anagenèse, celle-ci se traduirait notamment par la perte de la  $I_1$  chez la dernière espèce. Mais rappelons que, si la présence de  $I_1$  est bien attestée chez *R. filholi* par la mandibule de Bournoncle, elle demeure à l'heure actuelle hypothétique chez *R. velaunum*.

5) Nous avons observé la présence d'une faible carène sous la face inférieure de la symphyse d'une mandibule de Ronzon (Musée Le Puy, n° A.25). Cette carène est bien marquée sur la mandibule de Bournoncle. Elle fait défaut à Vendèze et à Gaimersheim. Le matériel de Villebramar ne permet pas d'observer cette disposition morphologique. Si les observations ci-dessus devaient se confirmer par de nouvelles découvertes, alors *R. velaunum* et *R. filholi* auraient une symphyse carénée tandis que chez *R. romani*, la carène ferait toujours défaut.

En conclusion, il apparaît que, compte tenu du matériel actuellement à notre disposition dans les diverses collections, les quelques caractères que nous venons d'énumérer sont peu ou pas significatifs. Ceux que nous allons examiner maintenant nous semblent, au contraire, avoir une valeur beaucoup plus générale. Ainsi nous retiendrons :

1) *La position du bord postérieur de la symphyse*. Nous avons pu constater sur les nombreuses mandibules de Villebramar que cette position n'est soumise à aucune variation individuelle. Qu'il s'agisse d'individus jeunes ou âgés, le bord postérieur de la symphyse est toujours situé à l'aplomb de  $D_1$  (pl. Xb et pl. XIIb-d). Il est situé juste en avant de  $D_1$  sur les mandibules de Ronzon (pl. XVb-c). Sur la mandibule de Bournoncle (M.N.H.N. Paris, fig. 25c in Heissig, 1969), il est



situé au niveau  $D_1$ - $P_2$  (5); sur une mandibule du Quercy (M.N.H.N. Paris, fig. 25c-d in Heissig, 1969), il est au niveau du bord antérieur de  $P_2$ . Sur la mandibule de Vendéze, il est par contre plus postérieur (à la limite  $P_2$ - $P_3$ ) et encore plus postérieur sur les mandibules de Gaimersheim où il est franchement au niveau de  $P_3$ . Au cours de l'évolution, le bord postérieur de la symphyse se déplace donc vers l'arrière : situé en avant de  $D_1$  chez *R. velaunum*, de  $D_1$  jusqu'au bord antérieur de  $P_2$  chez *R. filholi*, puis au niveau de  $P_3$  chez *R. romani*.

2) L'occlusion  $I_2$ - $I^1$  et l'angle symphysien, c'est-à-dire l'angle aigu formé par le plan horizontal (bords inférieurs du corps mandibulaire) et celui du bord inférieur de la symphyse. Il semble bien qu'au cours de l'évolution, le bord inférieur de la symphyse s'abaisse graduellement, c'est-à-dire que l'angle symphysien diminue dans le temps et que, corrélativement, on assiste à la perte de l'occlusion  $I_2$ - $I^1$ . Ainsi la mandibule du Quercy (fig. 25d, Heissig, 1969) a un angle symphysien de  $40^\circ$  (toutes ces mesures d'angle sont données par Heissig, 1969), celle de Bournoncle de  $35^\circ$ , celle de Vendéze de  $25^\circ$  à  $30^\circ$  et celle de Gaimersheim (fig. 24a, Heissig, 1969) de  $28^\circ$ . Ces angles ne sont malheureusement pas mesurables sur le matériel de Ronzon et de Villebramar. Mais il est naturellement possible de pallier à cette difficulté en regardant les surfaces d'usure présentées ou non par la  $I_2$ . En effet, répétons-le, il est évident qu'à un angle symphysien grand, correspondront, sur les individus âgés, des  $I_2$  à très fortes surfaces d'usure. Ainsi, par exemple, ces dernières sont très fortes à Ronzon (pl. XVc), fortes à Bournoncle (Heissig, 1969, fig. 25c), plus faibles à Villebramar (pl. XIII f); elles manquent à Vendéze, St-Henri, la Ferté-Alais et Gaimersheim. Compte tenu de la position stratigraphique de ces gisements, les exemples choisis montrent bien l'évolution dans le temps de ces deux caractères. La perte de l'occlusion  $I_2$ - $I^1$  n'est réalisée que dans les quatre niveaux les plus récents et caractérise l'espèce *R. romani*. Les Ronzothères des niveaux intermédiaires (Bournoncle, Villebramar) avec occlusion de forte à faible, sont à rapporter à *R. filholi* et celui de Ronzon, le niveau le plus ancien, à très forte occlusion à *R. velaunum*.

3) Les dimensions de la branche horizontale, bien que soumises à d'importantes variations individuelles, semblent également pouvoir être utilisées dans la systématique des Ronzothères. Il est clair que ces dimensions augmentent dans le temps. A remarquer que, parmi les mesures consignées dans le tableau 51, c'est la hauteur sous  $M_3$  qui est la plus caractéristique.

En conclusion, l'étude de la mandibule corrobore les résultats déjà dégagés de l'étude de la

denture. Ainsi, l'absence de discontinuités majeures entre les divers stades des caractères que nous venons d'examiner confirme, et nous en reparlerons ultérieurement, que les trois espèces *R. velaunum*, *R. filholi* et *R. romani* résultent d'une évolution de type anagénétique.

## CRÂNE

Le gisement de Villebramar nous a livré un magnifique crâne (Vil. 1967-1) de Ronzothère. C'est, à l'heure actuelle, le plus ancien crâne de Rhinocerotidae connu en Europe. Déjà décrit dans un travail précédent (Brunet et Guth, 1968), nous n'en rappellerons que les traits anatomiques essentiels. Nous nous attacherons par contre plus particulièrement à relever les rapports et les différences qu'il présente avec les autres restes crâniens connus du genre qui proviennent de Vendéze (Auvergne) et de Pernes (Vaucluse).

Le crâne de Villebramar est à peu près complet, seuls les prémaxillaires et les nasaux manquent (pl. IXa). La très forte usure des dents jugales et l'effacement des sutures indiquent qu'il appartenait à un adulte âgé (pl. IXb).

### FACE SUPÉRIEURE (pl. IXa)

Le crâne est caractérisé par le très grand élargissement des frontaux au niveau des apophyses post-orbitaires. De là, il se rétrécit fortement vers l'avant et vers l'arrière. Au niveau du bord antérieur des racines postérieures des arcades zygomatiques, il présente une très forte constriction post-orbitaire. Les arcades zygomatiques très écartées latéralement délimitent de larges fosses temporales.

L'arrière-crâne est allongé et relativement étroit. Il s'étale postérieurement vers le haut et latéralement vers le bas, de telle sorte que la crête occipitale, puis les crêtes lambdoïdes, se continuent vers l'avant par le bord supérieur des racines postérieures des arcades zygomatiques. Le crâne cérébral est petit et, malgré l'absence de toute pneumatisation dans cette région, la capacité cérébrale est très faible.

### FACE LATÉRALE (pl. Xa et fig. 13)

La forte ensellure pariéto-occipitale du profil supérieur du crâne est très caractéristique. L'occiput surplombe fortement la région occipitale. L'échancre nasale est située à l'aplomb de la limite  $D^1$ - $P^2$  et ceci aussi bien sur le crâne que sur le maxillaire Vil. 1968-8 où elle est également visible. Le bord antérieur de l'orbite se situe sur le crâne à l'aplomb de la racine antérieure de  $M^2$ , sur les autres maxillaires de Villebramar, au niveau de la limite  $M^1$ - $M^2$ . La région temporo-occipitale est allongée et les processus post-glénoïde et post-tympanique sont très largement séparés (d'environ 15 mm). L'apophyse post-tympanique, relativement faible, est

(5) A signaler que les deux branches mandibulaires ont été remontées au plâtre dans cette région. Sur une autre mandibule fragmentaire de Bournoncle portant  $P_3$ - $M_3$  droites (M.N.H.N. Paris), le bord postérieur de la symphyse est situé à l'aplomb de l'emplacement de  $D_1$ .



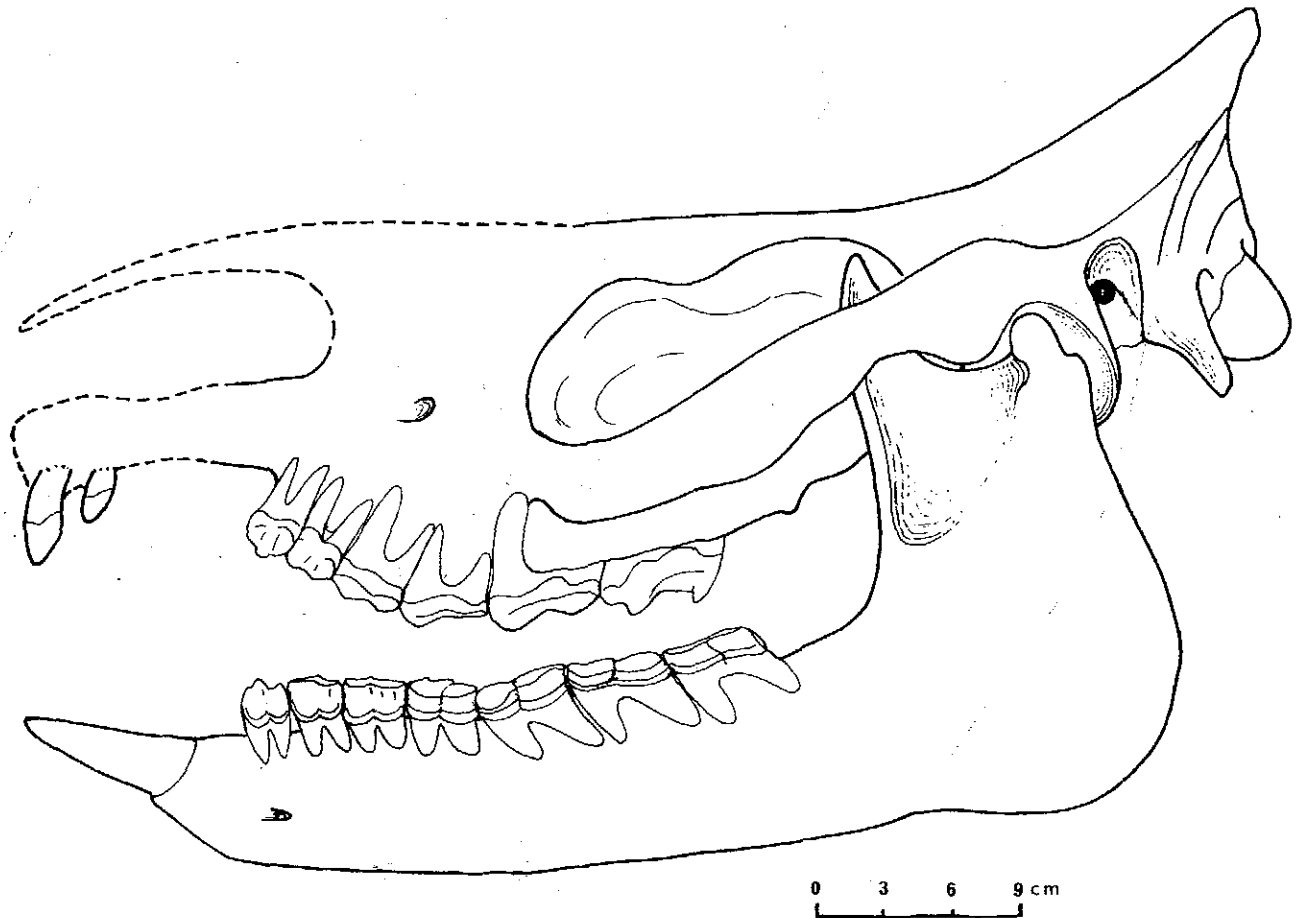


FIG. 13. — *Ronzotherium filholi* (OSBORN)  
Reconstitution de la tête osseuse de Villebramar

Observer l'allongement de la région temporo-occipitale, la position du foramen infra-orbitaire et du bord antérieur de l'orbite.

soudée par son bord postérieur à l'apophyse paroccipitale. Cette dernière, bien développée, est aussi longue que l'apophyse post-glénoïde.

#### FACE INFÉRIEURE (pl. IXb et fig. 14)

La voûte palatine s'élargit d'avant en arrière. Le bord antérieur des choanes est situé au niveau de la racine antéro-linguale des  $M^3$ . Les ptérygoïdes se rejoignent sur la ligne médiane, enserrant fortement l'extrémité postérieure du vomer, en dessous du sphénoïde; le long duquel ils s'étalent latéralement en arrière et vers le haut, jusqu'au foramen ovale. Le basisphénoïde et le basioccipital présentent une forte crête ventrale qui s'estompe vers l'arrière. La région tympanique est bien conservée et a, dans son ensemble, une allure très moderne. Le tympano-hyal est très développé. Devant celui-ci et l'entourant quelque peu en dedans, est placé l'ectotympanique. L'entotympanique, plus ou moins libre chez les Rhinocerotidés, a disparu.

#### FACE POSTÉRIEURE (pl. IXc)

La région occipitale est à peu près aussi haute que large. Il n'y a pas d'apophyse mastoïde distincte. La *fossa squamae occipitalis* est relativement

profonde; elle est bordée latéralement par deux fortes crêtes occipitales latérales qui convergent juste au-dessus du bord supérieur du *foramen magnum*. Chacun des deux exoccipitaux présente une fosse occipitale latérale très profonde.

#### PRINCIPAUX FORAMENS CRÂNIENS (pl. IX et Xa et fig. 14)

Le *foramen infra-orbitaire* est grand. Sur toutes les pièces de Villebramar, il s'ouvre à l'aplomb du bord mésial de  $P^4$ . Les foramens palatins postérieurs (*foramen palatinum orale*) sont au nombre de trois (un grand et deux petits) à droite, et quatre (un grand et trois petits) à gauche. Les deux grands sont situés à l'aplomb du bord distal de  $M^2$ , les petits sont alignés au niveau de la moitié mésiale de  $M^3$ . Dans la fosse constituée par l'orbite et la fosse temporale, on reconnaît d'avant en arrière: l'orifice postérieur du canal infra-orbitaire, un grand *foramen sphenopalatinum*, un petit *foramen palatinum aborale*, plus en arrière un petit *foramen ethmoidale*, un *foramen opticum* à peine plus grand, puis une large fente où confluent le *foramen rotundum*, la *fissura orbitalis* et enfin le canal de l'alisphénoïde (*foramen alare orale* et *aborale*). Le *foramen ovale* n'est séparé du trou déchiré antérieur que par une

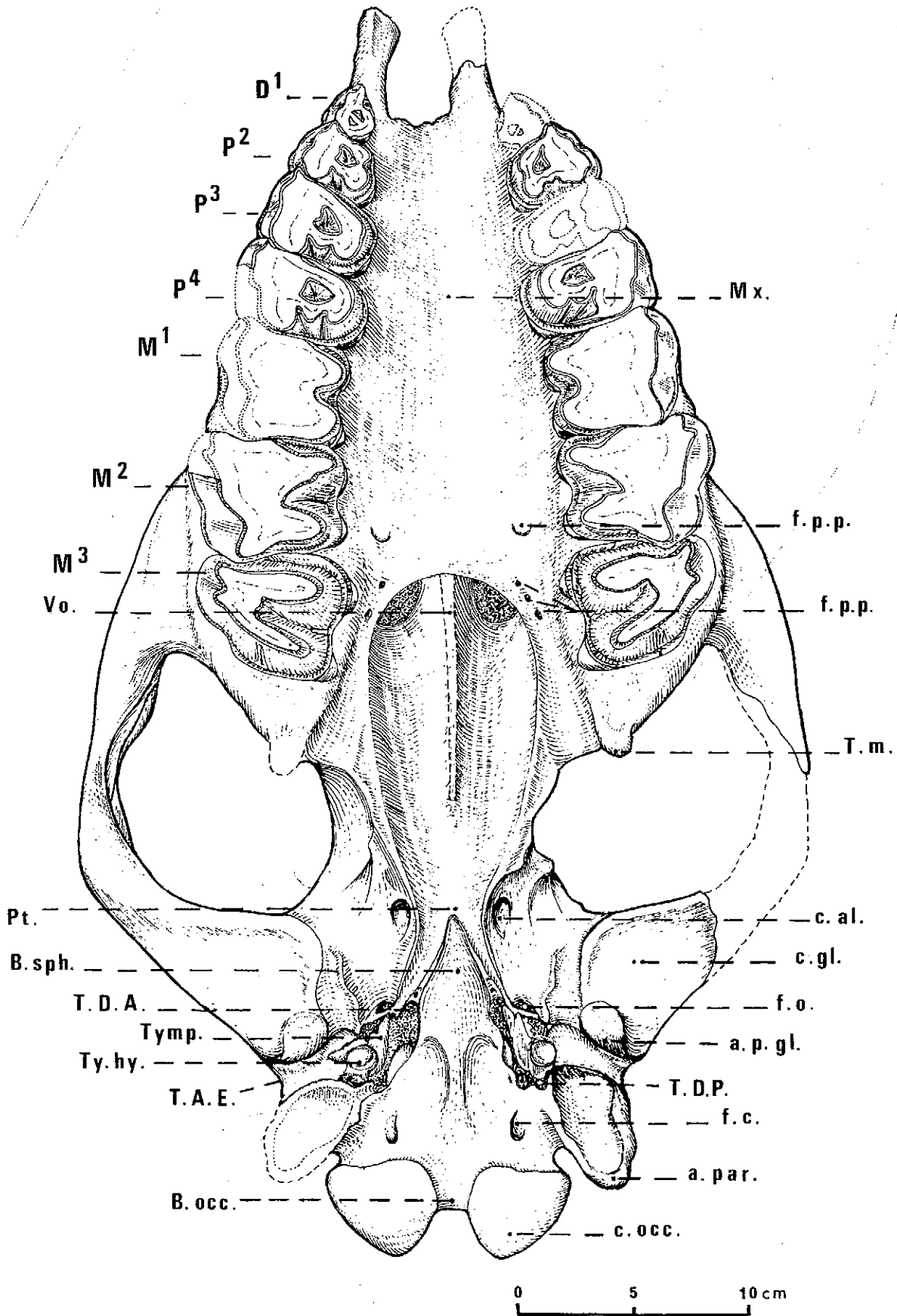


FIG. 14. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN)  
Crâne (Vil. 1967-1) provenant de Villebramar - Face inférieure

Légendes : a. par. : Apophyse paroccipitale; a.p.gl. : Apophyse post-glénoïde; B. occ. : Basi-occipital; B. sph. : Basisphénoïde; c. al. : Canal de l'alisphénoïde; c. gl. : Cavité glénoïde; c. occ. : Condyle occipital; f.c. : Foramen condylii; f.o. : *foramen ovale*; f.p.p. : Foramens palatins postérieurs; Mx. : Maxillaire; Pt. : Ptérygoïde; T.A.E. : Trou auditif externe; T.D.A. : Trou déchiré antérieur; T.D.P. : Trou déchiré postérieur; T.m. : *Tuber maxillare*; Ty. hy. : Tympano-hyal; Tymp. : Tympanal; Vo. : Vomer.

mince lamelle osseuse. Trous déchirés antérieur et postérieur sont réunis en une large fente. Il n'y a pas de foramen carotidien distinct. Le *foramen hypoglossi* est grand. En vue occipitale, les deux grands foramens supra-condyliens (*foramen mastoideum*) pour les veines émissaires occipitales, sont bien visibles.

#### AFFINITÉS

##### *Comparaison avec le crâne de Pernes (Vaucluse)*

Le crâne, incomplet, de Pernes (Coll. Fac. Sciences Lyon, n° 9601) a été étudié et figuré (pl. V<sub>1,2</sub> et fig. 14) par Roman en 1912. Récemment, cette pièce a été désignée par Heissig (1969) comme holotype d'une nouvelle sous-espèce *R. filholi elongatum*. Rappelons que l'étude comparée de la denture supérieure nous a permis de montrer que cette sous-espèce ne pouvait être retenue.

Ce crâne est composé de deux parties (la région antérieure avec les dents et la région occipitale) mises en contact artificiellement avec du plâtre. Il en résulte que la forme générale et plus particulièrement le profil supérieur du crâne, ne correspondent pas à la réalité. Ainsi, il est indéniable que la partie occipitale est beaucoup trop relevée vers l'arrière. A noter également que, pour la reconstitu-

tion, la distance séparant l'avant-crâne de l'arrière-crâne ne peut être qu'arbitraire. Compte tenu de l'étendue des parties restaurées, la plupart des foramens crâniens ne sont pas conservés. Sur l'avant-crâne, comme à Villebramar :

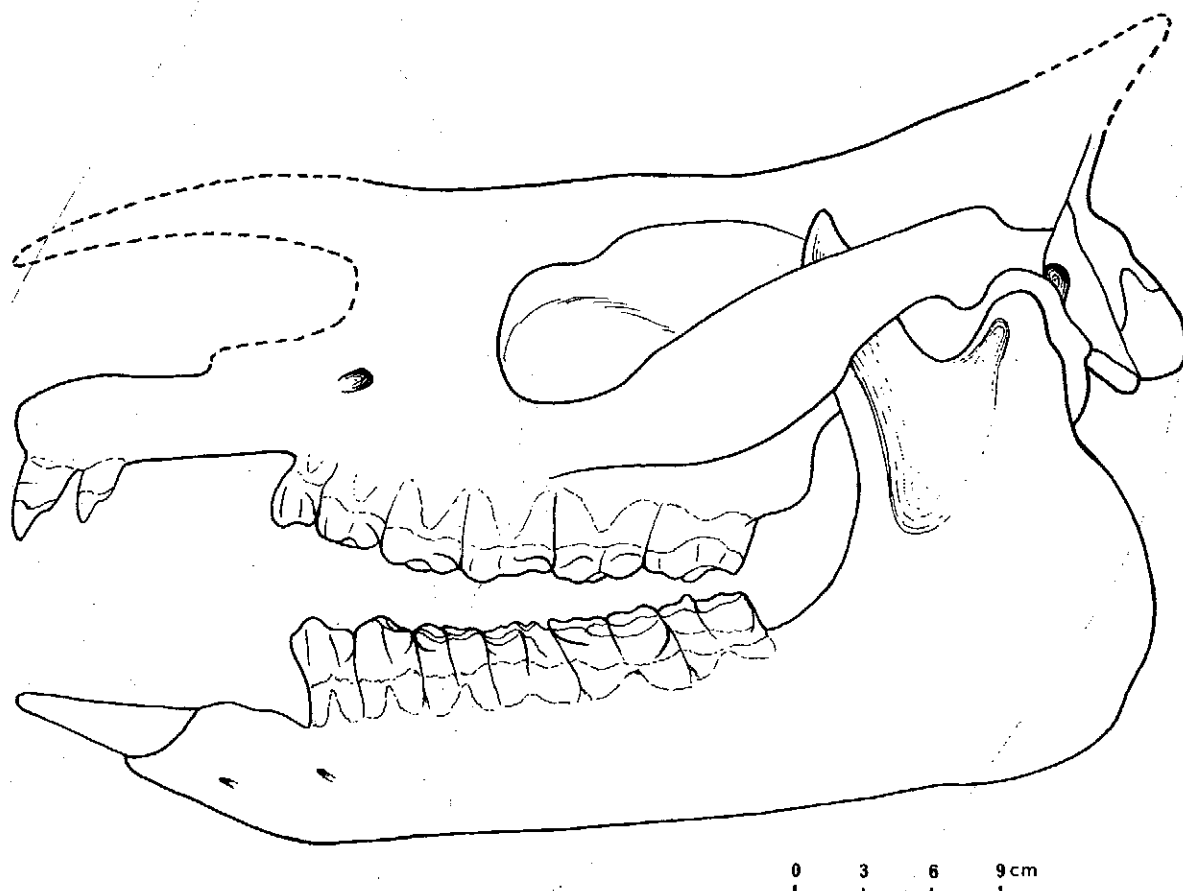
- l'échancrure nasale est située au niveau du bord antérieur de P<sup>2</sup>;
- le foramen infra-orbitaire est placé à l'aplomb de la limite P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup>;
- le bord antérieur de l'orbite est situé au niveau du bord distal de M<sup>1</sup>.

Comme à Villebramar, les processus post-tympanique et post-glénoïde sont très largement séparés (d'environ 10 mm), ce qui indique que la région temporo-occipitale était allongée. La région tympanique est analogue à celle de Villebramar. Là aussi, le foramen condylien est grand. Enfin, par sa forme et ses proportions, la face occipitale (fig. 14 in Roman, 1912) est également tout à fait comparable.

En conclusion, par son crâne et aussi, nous l'avons déjà dit, par sa denture, le Ronzothère de Pernes s'intègre parfaitement dans les limites de variations de celui de Villebramar et tout, dans l'état actuel de nos connaissances, montre qu'il doit être considéré comme un représentant de l'espèce *R. filholi*.

TABLEAU 52

CRANE (mesures en mm)	Villebramar Vil. 1967-1	Pernes Fac.Sc.Lyon n° 9601	Vendée M.N.H.N. Paris n° 1909-25-3
Long. Pmx. - Condyles occipital	-	-	600
Long. P <sup>2</sup> - Bord post. condyle occipital	480	-	470
Long. P <sup>2</sup> - Bord ant. orbite	158	-	125
Long. bord ant. orbite - Trou auditif ext.	245	-	290
Long. bord ant. orbite - Condyle occipital	342	-	358
Long. bord post. M <sup>3</sup> - Bord ant. condyle occipital	247	-	200
Long. bord ant. ap. post-tympaniques - bord post. ap. paroccipitales	71	-	55
Larg. max. bi-zygomatique	316	-	310
Larg. max. au niveau ap. post-orbitaires	230	-	182
Larg. max. bi-post-tympanique	153	-	151
Larg. max. bi-paroccipitale	141	160	-
Larg. max. bi-condylienne	102	115	-
Long. P <sup>2</sup> - M <sup>3</sup>	222	233	237
Long. P <sup>2</sup> - P <sup>4</sup>	88	96	96
Long. M <sup>1</sup> - M <sup>3</sup>	138	147	140

FIG. 15. — *Ronzotherium romani* KRETZOI

Reconstitution de la tête osseuse de Vendèze (Cantal).

— Observer le raccourcissement de la région temporo-occipitale, la position du foramen infra-orbitaire et du bord antérieur de l'orbite.

*Comparaison avec le crâne de Vendèze (Cantal)*  
pl. XIII-f-g, XIII et fig. 15

La magnifique tête osseuse de Vendèze (M.N.H.N. Paris, n° 1909-25-3) a été décrite et rapportée à *R. filholi* par Lavocat en 1951. En 1969, Heissig en a réétudié la denture et a cru devoir l'attribuer à *R. velaunum*. Nous allons montrer qu'en réalité, le crâne de Vendèze appartient à *R. romani*.

Le crâne, légèrement déformé, est à peu près complet, ne manquent que les nasaux. La région de la base du crâne a été également endommagée et la plupart des foramens crâniens ne sont plus visibles. La très forte usure des dents jugales et l'effacement de toutes les sutures osseuses indiquent que nous sommes en présence d'un vieil adulte. Ce crâne diffère essentiellement de celui de Villebramar par :

- son échancrure nasale légèrement plus reculée; elle est située au niveau du milieu de P<sup>2</sup>;
- son foramen infra-orbitaire plus avancé; il est placé à l'aplomb de la limite P<sup>2</sup>-P<sup>3</sup>;
- le bord antérieur de son orbite situé nettement plus en avant, au niveau du bord mérial de M<sup>1</sup>;
- ses apophyses post-glénoïde et post-tympanique qui, ici, se rejoignent ventralement

pour former un pseudo-conduit auditif externe;

- sa région temporo-occipitale beaucoup plus courte qu'à Villebramar.

Ces différences entre les deux crânes se traduisent dans les proportions des diverses régions : voir tableau 52 et les reconstitutions des têtes osseuses (Villebramar, fig. 14, Vendèze, fig. 15).

L'examen de ces traits morphologiques indique clairement que le crâne de Vendèze est à un stade évolutif plus avancé que celui de Villebramar. Mais rappelons que nous avons déjà relevé sur la mandibule de Vendèze des traits également plus progressifs (absence de I<sub>1</sub>, absence d'occlusion I<sup>1</sup>-I<sub>2</sub>, bord postérieur de la symphyse très reculé, grande hauteur de la branche horizontale), traits que l'on connaît chez *R. romani*. Aucun crâne n'a, jusqu'à présent, été rapporté à cette espèce. Les caractères de la denture jugale vont nous permettre de lui attribuer celui de Vendèze.

Cette denture se distingue de celle de *R. filholi* de Villebramar par :

- a) des prémolaires supérieures à : post-fossettes plus longues, plus profondes et fermées en arrière par un fort seuil d'émail; cingulum lingual fort,

retenu au niveau du « protocône » et du « pseudhy-pocône », présentant une plus forte encoche au niveau du médisinus; métalophe droit non recourbé en S; « pseudhy-pocône » non saillant vers l'arrière. Par contre, l'ectolophe avec un « para-cône » étroit et un « métacône » large, légèrement bombé, est comparable à celui des prémolaires de Villebramar.  $D^1$  n'est pas conservée;  $P^2$  est molari-forme;  $P^3$  et  $P^4$ , très usées, présentent un stade d'usure de type submolariforme, leur fort sillon lingual séparant le « protocône » du « pseudhy-pocône » est plus marqué sur  $P^4$  que sur  $P^3$ ;

b) *des molaires supérieures* à cingulum interne plus réduit, uniquement représenté par un petit bouton d'émail à l'entrée du médisinus.  $M^1$  est trop usée pour fournir d'autres caractères.  $M^2$  a un médisinus étroit et une post-fossette relativement plus profonde. Sur la face distale de  $M^3$ , le sillon séparant le métacône de l'ectolophe est bien marqué. En raison de l'usure, rien ne peut être dit au sujet du crochet et de la crista. Enfin, comme à Villebramar, le fort antécrochet est situé très labialement sur le protolophe;

c) *des prémolaires inférieures* à cingulum beaucoup plus réduits, le vestibulaire manque, l'antéro-lingual, très court, n'est présent que sur  $P_4$ . La  $D_1$  est inconnue.  $P_2$  est à peine plus réduite. Fosse trigonidienne de  $P_3$  réduite. Sur  $P_3$  et  $P_4$ , la fosse talonidienne, plus encochée, présente encore un faible ressaut lingual et l'hypolophide est relié à la crête postérieure du « métaconide » par l'intermédiaire d'un court cingulum postéro-lingual;

d) *des molaires inférieures* à cingulum nettement plus réduits; le lingual et le vestibulaire n'existent plus qu'aux angles antéro-interne et antéro-externe de la couronne. La fosse talonidienne est plus encochée lingualement, de telle sorte que sa ligne de fond ne présente pas de ressaut lingual et est concave dans son ensemble.

En conclusion, il apparaît que la denture du Ronzothère de Vendée présente d'une part quelques traits communs avec celle de *R. filholi* de Villebramar; d'autre part, un bon nombre de caractères plus progressifs qui, les uns, annoncent *R. romani* de la Ferté-Alais, alors que d'autres sont déjà présents chez cette espèce. Ceci montre à nouveau que *R. romani* dérive bien de *R. filholi*. Doit-on alors considérer le Ronzothère de Vendée comme un *R. filholi* évolué ou comme un *R. romani* primitif? Compte tenu du grand nombre de traits évolués, présentés par la denture, le crâne et la mandibule, nous retiendrons la seconde hypothèse et attribuerons la tête osseuse de Vendée à *R. romani*. Sur le plan stratigraphique, le niveau de Vendée doit donc être considéré comme plus récent que celui de Villebramar, mais probablement un peu plus ancien que celui de la Ferté-Alais.

#### ANATOMIE DES MEMBRES

Le gisement de Villebramar nous a livré presque

tous les éléments du squelette appendiculaire, seuls ne sont pas connus les phalanges, le MC V, l'os crochu, le trapèze, le pisiforme, l'entocunéiforme et mésocunéiforme. Ces nombreux restes (voir tableaux 53 et 54) ont malheureusement été, pour la plupart d'entre eux, très déformés, surtout par les pressions verticales qu'ils ont subies au cours de la fossilisation. Généralement tous les os se sont fossilisés en position horizontale; et selon la face anatomique sur laquelle ils reposent, les déformations

TABLEAU 53

Os du Membre antérieur	Complet	Gauche	Droit	Total
Omoïplacé	0	7	1	8
Humérus	8	9	11	20
Radius	9	14	7	21
Cubitus	7	8	3	11
Scaphoïde	1	1	1	2
Semi-lunaire	2	1	1	2
Pyramidal	1	0	1	1
Trapézoïde	1	0	1	1
Grand os	0	1	0	1
MC II	3	3	1	4
MC III	3	2	3	5
MC IV	4	4	2	6

TABLEAU 54

Os du Membre postérieur	Complet	Gauche	Droit	Total
Coxal	1	5	2	7
Fémur	6	6	4	10
Rotule	0	1	0	1
Tibia	11	8	9	17
Péroné	2	2	2	4
Astragale	2	2	0	2
Calcaneum	7	6	2	8
Cuboïde	1	1	0	1
Naviculaire	1	1	0	1
Ectocunéiforme	1	1	0	1
MT II	0	1	0	1
MT III	5	0	7	7
MT IV	1	1	1	2

subies sont essentiellement de deux types : aplatissement et élargissement de l'os par pression dorso-plantaire (ou palmaire); épaissement et rétrécissement par pression latéro-médiale. Bien entendu, ces déformations se surimposent aux variations individuelles; pour certains os, il est même parfois difficile de reconnaître ce qui doit être attribué aux unes ou aux autres. Les humérus recueillis illustrent bien cet état de chose. Ainsi, à peu près tous de même longueur, ils présentent des différences importantes au niveau de la largeur des épiphyses et tous les intermédiaires entre des humérus plus ou moins graciles existent. Leur examen montre que l'amplitude des variations individuelles a été augmentée par les déformations, mais il est bien difficile de savoir exactement dans quelles proportions. Compte tenu de ces déformations, la plupart de nos descriptions des os des membres correspondent à des types synthétiques, chacun des traits anatomiques signalés étant choisi sur le ou les exemplaires où il est le mieux conservé.

Malgré ces imperfections, le matériel récolté à Villebramar est d'un intérêt exceptionnel. En effet, jusqu'à ce jour, mis à part les quelques éléments de l'autopode de *R. velaunum* figurés par Filhol (1882, fig. 71 à 90 - pour la plupart non retrouvés en collections), le squelette appendiculaire des Ronzothères était complètement inconnu. Pour la première fois, une description des os des membres du genre *Ronzotherium* va donc être possible. Signalons que chez *Epiaceratherium*, *Eggysodon* et *Aceratherium*, trois genres contemporains de *Ronzotherium*, le squelette appendiculaire est bien différent. Chez les deux premiers, il est de bien plus petite taille, chez le troisième, il n'est jamais aussi grand et toujours nettement plus gracile. Chez *Brachytherium*, le remplaçant de *Ronzotherium* à la fin du Stampien, les membres sont beaucoup plus trapus.

*Remarque* : Dans toutes nos descriptions, les caractères anatomiques signalés pour les genres *Aceratherium* et *Brachytherium* ne concernent que les espèces stampiennes et aquitaniennes de ces deux taxons.

#### CEINTURE ET MEMBRE THORACIQUES

##### Matériel

- Voir tableau 53.

- La liste du matériel se trouve à la fin du chapitre concernant le genre *Ronzotherium*. Tous les os des membres récoltés à Villebramar font partie de nos collections.

##### Scapula - pl. XXa

Aucune des omoplates exhumées à Villebramar n'est complète. L'épine prend naissance assez loin du bord externe de la cavité glénoïde (entre 80 et 90 mm) et plus près du bord postérieur que du bord antérieur de l'os. De là, elle s'élève rapidement jusqu'à un faible métacromion, puis redescend

jusqu'au bord supérieur de la scapula. Le col est long et large. L'apophyse coracoïde est relativement forte. Vers le bas, elle est nettement séparée, par une encoche, du bord antérieur de la cavité glénoïde; vers le haut, il n'y a pas d'encoche coracoïdienne et le bord antérieur de la scapula est rectiligne dans la région juxtacoracoïdienne. Le bord postérieur de l'omoplate est fortement concave; il en résulte que la fosse sous-épineuse, un peu moins large que la sus-épineuse au niveau de la naissance de l'épine (pl. XXa), est au contraire très évasée au sommet de l'os. La cavité glénoïde est très concave et son grand axe est dirigé d'avant en arrière.

En ce qui concerne les mensurations (voir tableau 55), la longueur semble relativement constante alors que les autres dimensions sont l'objet de variations individuelles plus importantes, de l'ordre de 20 %.

TABLEAU 55

SCAPULA (Mesures en mm)	Long. max.	largeur du col	Cavité glénoïde	
			Diamètre antéro-postérieur (= D.A.P.)	Diamètre transverse (= D.T.)
Vil. 1969-11	-	96	75	-
Vil. 1970-37	-	86	77	47
Vil. 1970-71	-	92	82	53
Vil. 1970-148 (pl. XXXVIIa)	360	90	79	(45)
Vil. 1972-125 (pl. XXXVIIb)	358	100	88	56
Vil. 1973-13	-	97	79	53
Vil. 1973-177	-	96	92	-
Vil. 1974-4D	-	93	88	51

*Remarque* : Dans tous nos tableaux concernant les os des membres du Ronzothère de Villebramar, les mesures indiquées entre parenthèses sont inférieures à la réalité en raison des déformations subies au cours de la fossilisation.

##### Humérus - pl. XXb-c et XXIa

L'humérus est relativement long. La tête humérale, très convexe postérieurement (pl. XXc2), se projette nettement en arrière de la diaphyse. Le Trochiter (*Tuberculum majus*), grand, présente deux tubérosités séparées entre elles par une gorge profonde et étroite. L'une crâniale (*pars cranialis*), très haute, est recourbée médialement vers le bas (pl. XXb et XXIa1); l'autre, caudale (*pars caudalis*), plus basse, est courbée latéralement vers le haut (pl. XXc2 et XXIa2). A remarquer que cette morphologie du trochiter se retrouve également chez les Caenopinae d'Amérique du Nord. Elle est tout à fait comparable chez *Trigonias osborni* LUCAS, 1900 (Formation de Chadron - Oligocène inférieur - Scott 1941, pl. LXXXIII, fig. 4); chez *Caenopus* (= *Subhyracodon*) *occidentalis* (LEIDY), 1851 (Lower Brulé - Oligocène moyen) au contraire, la tubérosité caudale n'est que très faiblement individualisée (Scott, 1941, pl. LXXXVI, fig. 7a).

Le trochin (*Tuberculum minus*), très développé, est à peine aussi haut que le sommet du trochiter (pl. XLa). La coulisse bicipitale (*Sulcus intertubercularis*) est étroite et profonde.

L'empreinte delto-pectorale est forte; elle s'étend sur les deux tiers supérieurs de la diaphyse. La tubérosité deltoïdienne, forte et déjetée vers l'extérieur, est située un peu au-dessus du milieu de la diaphyse (pl. XXb-c et XXIa). Un peu plus bas et sur la face mésiale, l'empreinte d'insertion des muscles grand rond et grand pectoral est toujours faiblement indiquée. Le trou nourricier s'ouvre à environ 15 mm en dessous de cette empreinte.

TABLEAU 56

HUMERUS (mesures en mm)	Long. max.	Long. Trochitèr- Tub. deltoïdica	larg. min. diaphyse	D.T. Surf. artic. distale	D.T. Epiphyse distale
Vil. 1969-1	395	182	52	75	107
Vil. 1969-35	-	-	57	-	110
Vil. 1970-25 pl. XI a	394	174	(43)	66	98
Vil. 1970-225 pl. XXXIX	416	187	53	78	119
Vil. 1970-226	-	-	52	83	121
Vil. 1971-97	383	171	(38)	(52)	(85)
Vil. 1973-28	-	-	-	85	119
Vil. 1973-105	-	-	50	73	103
Vil. 1973-115 pl. XI b	390	161	52	77	102
Vil. 1973-144	-	-	62*	82*	117
Vil. 1974-23	374	180	(39)	(54)	(84)
Vil. 1974-52	417	196	48	74	93
Vil. 1974-87	-	-	62*	82	127*
Amplitude de variation en %	9 %	21 %	20 %	29 %	29 %

Remarque : A cause des déformations dues à la fossilisation, les mesures entre parenthèses sont nettement inférieures, celles avec astérisque par contre sont nettement supérieures à la réalité. Ces mesures n'ont pas été utilisées pour le calcul de l'amplitude de variation.

L'épiphyse inférieure est très élargie (pl. XXb-c et XXIa). Le condyle n'est pas distinct et la trochlée humérale a la forme en sablier, caractéristique de la famille. La fosse coronoidienne grande, moyennement profonde, présente de nombreux trous nourriciers. L'épicondyle est très développé latéralement. Son extrémité distale, légèrement renflée, est séparée de la région condylienne par une gouttière bien marquée. La crête épicondylienne est forte et quelque peu étirée dorsalement (pl. XXIa1). L'épitrochlée, latéralement très réduite, n'est développée que postérieurement. Elle est bien séparée de la région postéro-interne de la trochlée par un sillon

en gouttière. La fosse olécrânienne est grande et très étendue vers l'extérieur.

En ce qui concerne les mensurations, compte tenu des déformations dues à la fossilisation, le tableau 56 montre que les humérus ont une longueur étonnamment constante (9 %), les dimensions de l'épiphyse distale (en raison des déformations, celles de l'épiphyse supérieure n'ont pas été données), sont beaucoup plus variables (de l'ordre de 30 %). Ces variations qui se traduisent par des humérus moins graciles que d'autres ne correspondraient-elles pas à un dimorphisme sexuel ?

Radius - pl. XXIb-c-d

Le radius est long. Ses épiphyses sont élargies et sa diaphyse est régulièrement courbée et concave vers l'extérieur (pl. XXIb2).

Sa surface articulaire proximale s'étend à toute la largeur de la surface articulaire distale de l'humérus. Elle est composée de deux cavités glénoïdes (une interne large, longue, peu concave; une externe plus petite, plus étroite et plus concave, pl. XXIc) séparées entre elles par une crête très arrondie présentant deux apophyses: une antérieure (apophyse coronoidé) basse et une postérieure beaucoup plus haute. Sur la face palmaire de l'épiphyse supérieure, les deux facettes diarthroïdiales pour l'ulna (une latérale grande concave, et une médiane petite à peu près plane), sont séparées par la tubérosité correspondant à l'insertion du ligament interosseux proximal. La tubérosité latérale du radius est moyennement développée. La tubérosité bicipitale, en revanche, est très forte.

TABLEAU 57

RADIUS (mesures en mm)	Long. max.	Surf. artic. proximale		Epiphyse distale	
		D.T.	D.A.P.	D.T.	D.A.P.
Vil. 1969-3	377	-	-	-	-
Vil. 1969-17 pl. XLI c	398	-	50	75	55
Vil. 1969-23	382	-	-	-	-
Vil. 1970-27	-	88	(42)	-	-
Vil. 1970-56	386	89	(42)	-	-
Vil. 1970-200 pl. XLI a	389	86	46	86	-
Vil. 1970-228	375	70	48	-	-
Vil. 1971-8	396	-	-	-	-
Vil. 1971-38 pl. XLI b	-	83	48	-	-
Vil. 1972-34	-	85	46	-	-
Vil. 1972-94	413	-	-	-	-
Vil. 1973-134	383	-	-	-	-
Vil. 1974-37	380	-	-	-	-
Amplitude de variation en %	10 %	27 %	8 %	15 %	?

Le trou nourricier, quand il est visible, est situé vers le tiers supérieur, à proximité du bord externe de l'os.

Sur la face latérale de l'extrémité distale, la surface articulaire pour le cubitus est grande (pl. XX1b2); plus haute que large, elle est très légèrement concave. L'épiphyse inférieure s'articule avec le scaphoïde et le semi-lunaire. Des deux surfaces articulaires, seule celle pour le scaphoïde se prolonge du côté palmaire par un condyle très convexe (pl. XX1d). L'apophyse styloïde du radius est forte (pl. XX1b). Sur la face antérieure, la coulisse tendineuse des extenseurs du carpe est forte et large (pl. XX1b et d).

Comme pour les humérus, la longueur des radius est très constante; son amplitude de variation est de 10 %. Les variations du diamètre transverse de la surface articulaire proximale sont comparables à celles de la trochlée humérale : 27 % pour le radius, 29 % pour l'humérus. Pour l'épiphyse inférieure, l'échantillonnage mesurable, beaucoup trop faible, ne peut donner de résultats significatifs.

#### Cubitus - pl. XX1e

Le cubitus est, lui aussi, très allongé. Il ne présente aucune trace de synostose avec le radius. Son épiphyse proximale s'articule dorsalement avec ce dernier, en dessous de la grande échancrure sigmoïde, par l'intermédiaire de deux facettes diarthrodiales (une latérale, grande et subverticale, une médiale plus petite et subhorizontale) qui bordent latéralement et vers le haut une dépression profonde et rugueuse correspondant à l'insertion du ligament interosseux proximal. Son épiphyse distale s'articule médialement avec le radius, au-dessus de la facette articulaire pour le pyramidal, par l'intermédiaire d'une surface diarthroïdale, planiforme, surmontée d'une profonde dépression pour l'insertion du ligament interosseux distal (pl. XX1e2).

L'olécrâne est puissant et convexe latéralement. Le *tuber olecrani*, très renflé, présente dans sa partie supéro-externe une large dépression (pl. XX1e1) pour l'insertion du long anconé (portion longue du triceps brachial). Le bec de l'olécrâne est long et surplombe vers l'avant la grande échancrure sigmoïde (pl. XX1e2). Cette dernière présente deux surfaces articulaires pour la trochlée humérale : une grande qui s'étend du bec de l'olécrâne au bord médian de l'os, une petite isolée, située sur le bord externe du cubitus au-dessus de la facette articulaire latérale pour le radius.

La diaphyse est prismatique, à section triangulaire. Elle présente une face antérieure, une latérale et une médiale. Son bord postérieur est régulièrement concave (pl. XX1e2).

L'apophyse styloïde du cubitus est bien marquée (pl. XX1e1). Sa face médiale porte la facette articulaire pour le pisiforme. Cette facette se prolonge vers l'avant et l'intérieur par la surface articulaire pour le pyramidal. Comme chez les *Caenopinae* (*Trigonias-Caenopus*) d'Amérique du Nord, le cubitus ne s'articule pas avec le semi-lunaire.

En ce qui concerne les mensurations (tableau 58), les variations individuelles sont tout à fait comparables à celles que nous avons déjà signalées pour l'humérus et le radius.

TABLEAU 58

CUBITUS (Mesures en mm)	Long. max.	D.T. Surf. artic. prox.	D.A.P. proximal	Surf. artic. dist.	
				D.T.	D.A.P.
Vil. 1969-2D	436	-	106	-	39
Vil. 1969-73	468	65	124	-	-
Vil. 1970-110	-	72	102	-	-
Vil. 1971-63 pl. XX1 d	467	69	121	-	49
Vil. 1974-38	472	-	106	-	41
Vil. 1974-109	476	78	118	-	-
Vil. 1974-22D	-	71	-	29	-
Vil. 1974-234	443	-	123	-	-
Amplitude de variation en %	9 %	20 %	21 %	?	25 %?

#### Carpe - pl. XXIIa-e

Le pisiforme, le trapèze et l'unciforme sont inconnus.

#### Scaphoïde - pl. XXIIa

Il est très élargi transversalement. Sa face dorsale a un contour trapézoïdal et présente une apophyse disto-latérale très allongée (pl. XXIIa1).

La facette articulaire pour le radius est faiblement concave dans le sens transversal.

Sa face distale présente trois surfaces articulaires : une interne, petite, convexe antéro-postérieurement pour le trapèze; une médiane grande, très étendue dorsalement et très convexe dorso-plantairement pour le trapézoïde; une externe, grande, très concave transversalement pour le grand os. Ces trois facettes sont séparées entre elles par deux crêtes bien marquées (pl. XXIIa2).

La face latéro-plantaire présente deux surfaces articulaires pour le semi-lunaire : une proximale basse, très allongée antéro-postérieurement; une distale, petite, située sur la face plantaire de l'apophyse externe.

TABLEAU 59

SCAPHOÏDE (mesures en mm)	Vil. 1973-224 pl. XXII A	Vil. 1971-12
Long. max.	69	69
larg. max.	49	(35)
Hauteur max.	45	53
D.T. artic. prox.	36	33
D.A.P. artic. prox.	40	(32)
D.T. artic. dist.	57	-
D.A.P. artic. dist.	27	-



**Remarque :** Le scaphoïde Vil. 1971-12, très endommagé, a été de plus aplati antéro-postérieurement au cours de la fossilisation. Il en résulte que ses dimensions dorso-plantaires sont très nettement inférieures à la réalité, tandis que sa hauteur a été, au contraire, probablement augmentée. Sa facette articulaire pour le radius apparaît un peu plus concave transversalement et sa tubérosité disto-latérale un peu moins allongée que celles du scaphoïde Vil. 1973-224.

**Affinités :** Du genre *Ronzotherium* n'était connu qu'un scaphoïde gauche provenant du gisement de Ronzon. Cette pièce figurée (fig. 87 à 90) et attribuée par Filhol (1881) à *R. velaunum* n'a pas été retrouvée en collection. Autant que l'on puisse en juger, d'après les dessins de cet auteur, elle est tout à fait comparable au scaphoïde de Villebramar. Sa face dorsale s'assimile parfaitement à celle du scaphoïde Vil. 1971-12.

Chez *Aceratherium*, le scaphoïde est bien différent. Il est notamment plus haut, moins long et plus gracile (fig. 36-1 in de Bonis, 1973).

Le scaphoïde du genre *Brachypotherium* est au contraire plus trapu. De plus, chez celui-ci, la surface articulaire pour le radius est beaucoup plus concave transversalement; celle pour le trapézoïde, également très concave transversalement, encoche la face dorsale de l'os. Chez *Ronzotherium*, au contraire, cette dernière facette a la forme d'un condyle à grand axe transversal. Enfin le scaphoïde du genre *Brachypotherium* présente sur sa face dorsale une forte tubérosité disto-médiale (fig. 27-2 in de Bonis, 1973). Cette tubérosité manque chez les Ronzothères.

#### Semi-lunaire - pl. XXIIb

Sa face dorsale est très élargie vers le haut. La surface articulaire pour le radius est large et convexe (pl. XXIIb<sub>1</sub>).

La face interne présente trois facettes articulaires pour le scaphoïde : deux antérieures, grandes, allongées antéro-postérieurement et séparées par une profonde dépression; une postérieure petite, à grand axe subvertical (pl. XXIIb<sub>2</sub>). La face externe s'articule avec le pyramidal par deux facettes antérieures (une supérieure et une inférieure) séparées entre elles par un sillon en gouttière (pl. XXIIb<sub>3</sub>).

La face inférieure possède deux surfaces articulaires : l'une, sur sa moitié antéro-externe, pour l'os crochu, est relativement plane et séparée de la facette inférieure pour le pyramidal par une crête bien marquée (pl. XXIIb<sub>3</sub>); l'autre, sur ses deux tiers postéro-externes, pour le grand os, est très concave (pl. XXIIb<sub>2</sub>).

**Affinités :** On ne connaît pas d'autres semi-lunaires de Ronzothères.

Chez *Aceratherium*, le semi-lunaire a une face dorsale moins élargie transversalement, la facette articulaire postérieure pour le scaphoïde manque (fig. 36-2 in de Bonis, 1973).

TABLEAU 60

SEMI-LUNAIRE (Mesures en mm)	Vil. 1970-33 pl. XXII b	Vil. 1970-117
Long. dorso-palmaire	59	57
larg. latéro-médiale	38	39
Hauteur max.	49	48

Chez *Brachypotherium*, cette facette manque également; de plus, la facette supérieure pour le pyramidal est beaucoup plus réduite. Enfin, les proportions de l'os sont légèrement différentes : la face dorsale est encore plus élargie vers le haut (fig. 27-1 in de Bonis, 1973).

#### Pyramidal - pl. XXII d

Le pyramidal, à face dorsale aussi large que haute, est un os massif.

Sur sa face proximale, la surface articulaire pour l'ulna est selliforme et peu inclinée latéralement (pl. XXII d<sub>1</sub>). Sur la face latéro-externe, la facette pour le pisiforme, élargie vers le bas, en forme de goutte, est perpendiculaire à la facette ulnaire, et en est séparée par un crête aiguë (pl. XXII d<sub>3</sub>).

La face interne porte deux facettes articulaires pour le semi-lunaire : une supérieure elliptique et une inférieure crescentiforme plus allongée antéro-postérieurement (pl. XXII d<sub>2</sub>). Ces deux facettes sont séparées par une large et profonde gouttière.

La face distale est entièrement occupée par une grande facette triangulaire et concave, pour l'unciforme (pl. XXII d<sub>2</sub>).

TABLEAU 61

PYRAMIDAL (mesures en mm)	Long. latéro-médiale	larg. dorso-palmaire	Hauteur max.
Vil. 1974-40 pl. XXII d	52	34	50

**Affinités :** Le pyramidal du gisement de Ronzon (non retrouvé en collection) rapporté par Filhol (1881, fig. 83-84) à *R. velaunum* se distingue de celui de *R. filholi* de Villebramar par une facette inférieure pour le semi-lunaire beaucoup plus haute et plus grande, et par une facette ulnaire plus élargie latéralement.

Chez *Aceratherium*, le pyramidal est proportionnellement plus haut et plus étroit avec une facette ulnaire plus inclinée latéralement (fig. 36-3 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, cette facette est également très inclinée latéralement, mais l'os est massif et les deux facettes pour le semi-lunaire sont crescentiformes (fig. 26-2 in de Bonis, 1973).

#### Trapézoïde - pl. XXII c

La face dorsale, légèrement déjetée latéralement,

est un peu plus haute que large. Son bord supérieur est faiblement encoché (pl. XXIIc<sub>1</sub>).

La face proximale s'articule avec le scaphoïde par une facette très concave antéro-postérieurement (pl. XXIIc<sub>3,4</sub>) et convexe transversalement sauf sur son bord antérieur où elle est faiblement concave (pl. XXIIc<sub>2</sub>).

Sur la face interne, la surface articulaire pour le trapèze est plane et subtriangulaire (pl. XXIIc<sub>4</sub>).

La face externe est presque entièrement occupée par une grande facette subparallélogrammique pour le grand os (pl. XXIIc<sub>3</sub>).

Sur la face distale, la facette articulaire pour le MC II est très faiblement concave antéro-postérieurement et convexe transversalement (pl. XXIIc<sub>3</sub>).

Enfin, la face palmaire présente dans sa moitié externe une dépression profonde et rugueuse correspondant à une attache ligamentaire du muscle interosseux médian.

TABLEAU 62

TRAPEZOÏDE (mesures en mm)	Long. dorso-palmaire	larg. latéro-médiale	Hauteur max.
Vil. 1971-130 pl. XXII c	33	28	31

*Affinités* : On ne connaît pas d'autres trapézoïdes de Ronzothères.

Chez *Aceratherium*, le trapézoïde a une face dorsale plus haute et plus étroite (fig. 37-3 in de Bonis, 1973) et une facette pour MC II très concave antéro-postérieurement.

Chez *Brachypotherium*, le trapézoïde est plus allongé antéro-postérieurement, la surface articulaire pour MC II est très convexe dans le sens dorso-palmaire, enfin la facette pour le scaphoïde est convexe transversalement, y compris sur son bord antérieur (fig. 27-3 in de Bonis, 1973).

#### Grand os - pl. XXIIe

Le seul *magnum* que nous possédons est malheureusement endommagé. L'os a été aplati transversalement dans son ensemble (pl. XXIIe<sub>1,3</sub>); son apophyse articulaire proximale pour le semi-lunaire est brisée.

Sa face dorsale est un peu plus haute que large.

Sa face proximale porte une facette articulaire (celle pour le semi-lunaire manque) antéro-externe pour le scaphoïde (pl. XXIIe<sub>1</sub>). Cette dernière se prolonge, vers l'arrière et le bas sur la face interne, par la facette pour le trapézoïde, laquelle est séparée par une crête bien marquée de la facette pour le MC II (pl. XXIIe<sub>1</sub>).

Sur la face interne, une seule facette articulaire, plane, haute, étroite, correspond à l'unciforme (pl. XXIIe<sub>2</sub>) et borde, par sa moitié antéro-supérieure, celle pour le scaphoïde. L'apophyse posté-

rieure, très étendue vers l'arrière, se recourbe vers le bas et l'intérieur (pl. XXIIe<sub>3</sub>).

Distalement, la facette pour le MC III, grande, réniforme, est très concave antéro-postérieurement (pl. XXIIe<sub>3</sub>).

TABLEAU 63

MAGNUM (mesures en mm)	Long. ant-post.	larg. lat-méd.	Hauteur
Vil. 1970-142 pl. XXII E	89	33	-

*Affinités* : De *R. velaunum*, nous avons examiné un *magnum* gauche provenant du gisement de Ronzon (Musée du Puy, PA.R3.30). Ses dimensions sont sensiblement les mêmes (Long. = 82 mm, larg. = 36 mm) que celles de celui de Villebramar. L'apophyse articulaire proximale pour le semi-lunaire est conservée. Elle est à peine détachée du reste de l'os et son contour supérieur est en forme de dôme surbaissé. La région portant la facette pour l'os crochu est brisée. Ce *Magnum* se distingue nettement de celui de Villebramar par la présence, sur le bord antéro-externe de sa face dorsale, d'une petite facette articulaire réniforme pour le semi-lunaire. Ce caractère se rencontre chez les Rhinocéros à doigt V complet. Ce qui est le cas, parmi les Caenopinae, de *R. velaunum* et du genre *Trigonias* (pl. LXXXIII, fig. 7 in Scott, 1941) (6).

A Villebramar, au contraire, le scaphoïde recouvre tout le bord antéro-supérieur du *magnum* qui n'a donc pas, à ce niveau, de contact avec le semi-lunaire. Cette disposition est commune à tous les Rhinocerotidés à doigt V très réduit ou absent. De plus, sur le *magnum* de Ronzon, la facette pour le MC II est plus haute et surtout beaucoup plus longue (un tiers en plus) qu'à Villebramar.

Chez *Aceratherium*, le grand os est plus petit, avec une face dorsale haute et étroite (fig. 37-4 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, la face dorsale est au contraire plus large que haute. De plus, l'apophyse articulaire pour le semi-lunaire est plus saillante et très nettement détachée du reste de l'os (fig. 28-2 in de Bonis, 1973).

En conclusion, les carpiens du genre *Ronzotherium* se distinguent aisément, déjà, par leurs proportions, de ceux des deux autres grands Rhinocéros de l'Oligocène. Ils sont plus graciles que ceux des Brachypothères et plus trapus que ceux des Acerathères. Leur taille est voisine de celle des premiers, mais plus grande que celle des seconds. Rappelons, et nous le reverrons ultérieurement, que les deux autres Rhinocéros oligocènes, les gen-

(6) Chez *Epiaceratherium bôlcense* (= *Trigonias ombonii*), autre Caenopinae à doigt V complet, cette facette articulaire manquerait (Dal Piaz, p. 25, 1930). Nous n'avons pas observé le matériel et les figures de Dal Piaz (pl. XIX, fig. 8 et 11) ne permettent pas de vérifier s'il en était bien ainsi.

res *Eggysodon* et *Epiceratherium* sont nettement plus petits.

### Métacarpe - pl. XXIII

Le premier métacarpien a disparu. Des autres, nous ne décrivons que les épiphyses supérieures, les inférieures ne présentant généralement aucun caractère particulier.

#### Deuxième métacarpien (MC II) - pl. XXIIIa

Sa face proximale s'articule entièrement avec le trapézoïde par une surface articulaire concave transversalement (pl. XXIIIa<sub>1</sub>).

Sur la face interne, il n'y a pas de facette pour le trapéze qui s'articulait donc uniquement avec le trapézoïde.

La face externe porte deux facettes articulaires : une supérieure allongée subrectangulaire pour le grand os, une inférieure plus petite, subcirculaire, faisant un angle marqué avec la précédente et destinée au MC III (pl. XXIIIa<sub>2</sub>).

Comme pour les os longs, la longueur du MC II varie peu. Son amplitude de variation est de l'ordre

de 12 %. Dans son ensemble, le MC II est long et relativement gracile.

TABLEAU 64

MC II (mesures en mm)	Vil. 1970-70	Vil. 1972-126	Vil. 1974-142 pl. XXIII A	Vil. 1974-207
Longueur (A)	157	156	171	176
D.T. proximal (B)	-	35	43	40
D.T. milieu diaphyse	-	31	36	-
D.T. distal	-	36	40	-
Indice: $\frac{B \times 100}{A}$	-	22,4	25,1	22,7

*Remarque* : La plupart des métapodes récoltés à Villebramar ayant été aplatis dans le sens dorso-palmaire (ou plantaire), nous ne donnons pas les mesures de leurs diamètres antéro-postérieurs.

*Affinités* : On ne connaît pas d'autres MC II de Ronzothères.

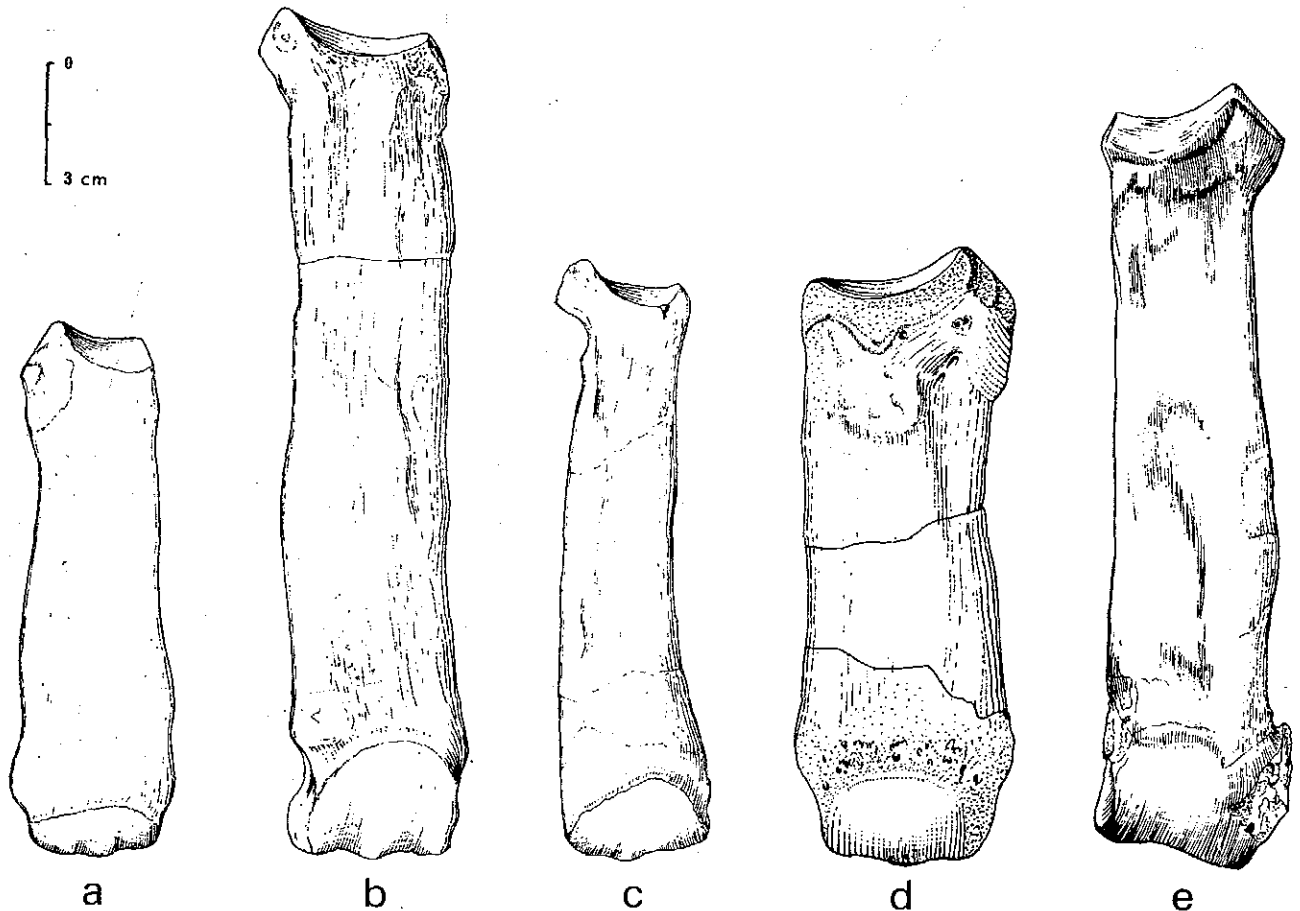


FIG. 16. — Le troisième métacarpien (MC III) chez les cinq genres de Rhinocéros Oligocène

- Epiceratherium bolcense* ABEL - Monteviale - (d'après Dal Piaz, 1930)
  - Ronzotherium filholi* (OSBORN) - Villebramar
  - Eggysodon* sp. - Villebramar
  - Brachypotherium* aff. *lemanense* POMEL - La Milloque
  - Aceratherium paulhiacense* (RICHARD) - Paulhiac - (d'après de Bonis, 1973).
- Tous ces métapodes sont figurés à la même échelle.

Chez *Aceratherium* comme chez *Brachypotherium*, le MC II porte sur sa face interne une petite facette articulaire pour le trapèze.

Chez *Aceratherium*, MC II est un peu plus gracile, avec une facette pour le *magnum* proportionnellement plus petite, située dans le prolongement et pratiquement dans le même plan que celle pour MC III (fig. 39-2 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium* au contraire, MC II est nettement plus trapu. La facette pour le grand os est également plus réduite mais, comme chez *Ronzotherium*, son plan, oblique vers l'intérieur, fait un angle marqué avec celui de la facette pour MC III (fig. 29-1 in de Bonis, 1973).

*Troisième métacarpien (MC III) - pl. XXIIIc-e et fig. 16*

Sur la face proximale, la facette articulaire pour le grand os est concave transversalement et très convexe antéro-postérieurement (pl. XXIIIc).

La face interne présente une petite facette réniforme, pour MC II (pl. XXIIIc<sub>2</sub>).

La face externe porte trois facettes articulaires : une palmaire, elliptique, plus haute que large, pour le MC IV et deux dorsales, situées l'une au-dessous de l'autre dans deux plans obliques faisant entre eux un angle saillant latéralement : la supérieure, sub-circulaire, pour l'unciforme, l'inférieure, plus haute que large, pour le MC IV. Les deux facettes dorsales sont séparées de la palmaire par une profonde et large gouttière (pl. XXIIIc<sub>3</sub>).

TABLEAU 65

MC III (Mesures en mm)	Vil. 1970-5 pl. XXIII E	Vil. 1973-42	Vil. 1974-43 pl. XXIII c	Vil. 1974-210	Vil. 1974-212 pl. XXIII d
Longueur (A)	185	-	200	-	197
D.T. proximal (B)	47	45	45	51	48
D.T. milieu diaphyse	-	-	40	-	43
D.T. distal	51*	-	43	-	51*
Indice: $\frac{B \times 100}{A}$	25,4	-	22,5	-	24,3

Là encore, l'amplitude de variation de la longueur est relativement faible, de l'ordre de 7,5 %. Dans l'ensemble, les MC III sont longs, certains sont plus graciles (pl. XXIIIc) que d'autres (pl. XXIII d-e).

*Affinités* : Chez *Aceratherium*, le MC III est quelquefois à peine plus gracile. Cependant, il se distingue aisément de celui des *Ronzothères* par sa facette antérieure pour le MC IV très réduite (fig. 38-1 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, le MC III, beaucoup plus court, plus massif, se reconnaît toujours très facilement (fig. 30-1 in de Bonis, 1973).

#### Quatrième métacarpien (MC IV) - pl. XXIIIb

La facette proximale pour l'os crochu est concave dans sa région dorsale et très convexe dans sa partie palmaire (pl. XXIIIb<sub>1,3</sub>).

La face interne présente deux grandes facettes articulaires pour MC III : une dorsale, elliptique, allongée antéro-postérieurement; une palmaire plus arrondie. Ces deux facettes sont séparées par une forte gouttière oblique (pl. XXIIIb<sub>3,4</sub>).

Sur la face latérale, la facette pour MC V est grande, sub-horizontale et très allongée antéro-postérieurement (pl. XXIIIb<sub>2</sub>). Le MC V nous est inconnu, mais l'importance de cette facette témoigne de son existence.

La diaphyse du MC IV est courbée vers le haut et l'extérieur (pl. XXIIIb<sub>1</sub>).

TABLEAU 66

MC IV (mesures en mm)	Vil. 1970-34	Vil. 1972-12	Vil. 1973-162 pl. XXIII b	Vil. 1974-169	Vil. 1974-198
Longueur (A)	170	153	169	163	156
D.T. proximal (B)	-	38	39	38	-
D.T. milieu diaphyse	36	35	32	31	-
D.T. distal	40	39	39	38	-
Indice: $\frac{B \times 100}{A}$	-	24,8	23,0	23,3	-

L'amplitude de variation de la longueur est très faible, de l'ordre de 11 %. Là encore, certains MC IV sont un peu plus graciles que d'autres (tableau 66).

*Affinités* : On ne connaît pas d'autres MC IV de *Ronzothères*.

Par contre, du *R. velaunum* de Ronzon, Filhol figure (1881, fig. 75) un MC V très gracile, réduit, mais anatomiquement complet.

Chez *Aceratherium*, le MC IV est plus gracile avec une facette dorsale pour MC III beaucoup plus réduite. La diaphyse présente une courbure plus forte vers le haut et l'extérieur. L'épiphyse inférieure est plus élargie transversalement (fig. 39-1 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, le MC IV est nettement plus court et plus trapu (fig. 31 in de Bonis, 1973). La facette dorsale pour MC III est plus grande que celle des *Acerathères* mais un peu plus réduite que celle des *Ronzothères*.

#### CEINTURE ET MEMBRES PELVIENS

##### Matériel

- Voir tableau 54.

- La liste du matériel est donnée à la fin du chapitre concernant le genre *Ronzotherium*.

*Coxal*

L'*ilion*, de forme subtriangulaire, très étalé dorso-ventralement (Long. max. dorso-crâniale = 330 mm sur Vil. 1974-34), est plutôt court. Son col est bref et large (larg. min. = 63 mm sur Vil. 1974-34). Sa région sacrée se relève nettement vers le haut. Comme chez tous les Rhinocéros, la crête iliaque supérieure est convexe, contrairement à ce qui existe chez les Tapirs où elle est concave. Son épine iliaque antéro-inférieure est forte. Son bord ventral est long et régulièrement concave; le bord dorsal plus court est aussi beaucoup plus concave.

Le corps du *pubis* est long et gracile.

Le corps de l'*ischion*, à peine plus court, est également très fin. Son bord crânial (petite échancrure sciatique) est très faiblement concave. La tubérosité ischiatique est forte.

Le *foramen obturatum*, subcirculaire, est très vaste. Son diamètre est de 87 mm sur le coxal Vil. 1974-34.

La cavité cotyloïde est ovoïde (Long. moy. crâniocaudale = 78 mm, larg. moy. dorso-ventrale = 65 mm) et profonde. Sa surface articulaire (*facies lunata*) est composée de deux cornes subégales: une caudale et une crâniale. Cette dernière présente une portion ventrale étranglée et élargie. Ces deux cornes sont séparées ventralement par une échancrure acétabulaire étroite. Celle-ci se prolonge vers l'avant dans une fosse acétabulaire, excavée, rugueuse, et située au centre de l'*acetabulum*.

*Affinités*: D'autres coxaux de Ronzothères sont actuellement inconnus. Comparés à ceux des *Caenopinae* d'Amérique du Nord, les coxaux de Villebramar sont beaucoup plus proches de ceux du genre *Trigonias* que de ceux du genre *Caenopus* (= *Subhyracodon*) - pl. LXXXIII, fig. 8, et pl. LXXXVII, fig. 2 in Scott, 1941.

Il n'existe pas de description de coxaux des genres *Brachypotherium* et *Aceratherium*.

*Fémur* - pl. XXIV

Il est long et gracile.

La tête articulaire, subhémisphérique (sur nos planches, elle est plus ovoïde du fait d'un aplatissement dorso-plantaire) est portée par un col très bref. Le grand trochanter est massif. Sa portion crâniale basse, subtriangulaire, très robuste, se détache nettement du corps de l'os par sa pointe inférieure (pl. XXIVa<sub>1</sub>). Sa portion caudale, beaucoup plus faible, est aussi plus élevée; son sommet atteint le niveau de celui de la tête articulaire (pl. XXIVa<sub>2</sub>). Le petit trochanter, bien développé, s'étire en forme de crête épaisse, élargie médialement et allongé de la base de la tête articulaire jusqu'au niveau du sommet du troisième trochanter (pl. XXIVa<sub>1</sub>). Ce dernier, situé sur le bord latéral, un peu au-dessus du milieu de l'os, est relative-

ment fort. Son sommet se recourbe dorsalement (pl. XXIVa<sub>1</sub>).

Sur la face postérieure, la fosse digitale est large, profonde dans sa région latérale où elle est quelque peu surplombée par le grand trochanter. De là, elle s'estompe rapidement vers le bas et l'intérieur (pl. XXIVa<sub>2</sub>).

La diaphyse est longue et relativement gracile. Sur sa face postérieure, le trou nourricier est situé relativement bas, en général à l'aplomb de la partie la plus distale de la crête sous-trochantérienne. Sur son bord latérodorsal, il n'y a pas de fosse sus-condylienne, mais simplement une zone rugueuse pour l'insertion du jumeau latéral de la jambe et du fléchisseur superficiel des phalanges.

L'épiphyse distale est massive. Les condyles se projettent loin en arrière du plan postérieur de la diaphyse. L'interne est plus large et plus fort que l'externe. La fosse intercondylienne est large et profonde (pl. XXIVa<sub>2</sub>). L'épicondyle médian est très étalé vers l'intérieur (pl. XXIVa<sub>2</sub>). La trochlée fémorale est large, avec une gorge assez profonde. Sa lèvre externe est basse et relativement aiguë. Sa lèvre interne, très épaisse, bien plus haute et très proéminente, se prolonge, beaucoup plus loin vers le haut, sur la diaphyse où elle borde médialement une fosse sus-trochléaire relativement profonde et allongée (pl. XXIVa<sub>1</sub>). Distalement, les deux lèvres sont séparées de chacun des condyles par une faible encoche.

En ce qui concerne les dimensions et les proportions, le tableau 67 montre que :

- la longueur est relativement constante, son amplitude de variation est inférieure à 6 %;
- le troisième trochanter est plus ou moins étiré latéralement et situé plus ou moins haut, au-dessus du milieu de l'os;
- les épiphyses sont plus ou moins larges transversalement;
- la diaphyse a des diamètres minima relativement constants et, à ce niveau, sa section est subcirculaire.

*Affinités*: A la taille près, les fémurs du Ronzothère de Villebramar sont proches de ceux des *Caenopinae* d'Amérique du Nord. A noter, cependant, que chez *Trigonias osborni*, la portion crâniale du grand trochanter est moins massive (pl. LXXXIII, fig. 9 in Scott, 1941). Chez *Caenopus occidentalis*, le troisième trochanter est plus fort (pl. LXXXVII, fig. 3 in Scott, 1941).

*Tibia* - pl. XXIV et XXVa-c

Le tibia est robuste et allongé. Sa longueur (min. = 363 mm, max. = 398 mm, moy. = 383 mm) est du même ordre de grandeur que celle du radius (min. = 375 mm, max. = 413 mm, moy. = 388 mm).

L'extrémité proximale est massive. La tubérosité antérieure, très forte, est extroversée (pl. XXIVc<sub>1</sub>). Elle présente médialement une forte fosse digitale

TABLEAU 67

FEMUR (mesures en mm)	Vil. 1970-100	Vil. 1970-151	Vil. 1972-23	Vil. 1972-49	Vil. 1973-17	Vil. 1973-112 pl. XXIV	Vil. 1974-66	Vil. 1974-179
Longueur	-	462	445	450	453	440	460	470
D.T. proximal	-	-	155	-	165	174	-	162
D.T. au niveau 3ème trochanter	84	89	88	-	77	89	70	74
D.T. minimum diaphyse	55	52	-	-	48	51	47	50
D.A.P. diaphyse au même niveau	-	-	-	-	-	50	50	50
D.T. distal	125	-	117	-	-	122	119	127
D.A.P. distal	119	-	-	-	-	122	139	131
Long. 3ème tro- chanter-épiphyse distale	232	234	242	247	240	252	245	249

destinée à l'attache du ligament rotulien moyen (pl. XXVa). La tubérosité latérale, encore plus forte que la précédente, porte sur son flanc postéro-latéral une facette articulaire, faiblement concave proximo-distalement et environ deux fois plus haute que large, pour le péroné (pl. XXIVc<sub>3</sub> et XXVb). Ces deux tubérosités sont séparées par une profonde coulisse tibiale (pl. XXIVb et XXIVc<sub>4</sub>). Sur le plateau tibial, la glène interne est plus longue, plus étroite et plus concave transversalement que la glène externe. Cette dernière a son bord postéro-interne subrectiligne (pl. XXIVb et XXIVc<sub>4</sub>). Les deux épines tibiales sont hautes, l'externe un peu plus que l'interne. L'échancrure interépinoïde, de forme losangique, est grande et profonde (pl. XXIVb).

La diaphyse, triédrique dans sa partie proximale, cylindroïde et rétrécie dans sa partie moyenne, s'élargit notablement dans sa région distale (pl. XXIVc<sub>1</sub>). La crête tibiale est forte mais peu étendue (pl. XXIVc<sub>1</sub>). Le trou nourricier est situé sur le bord postéro-externe de la diaphyse, à mi-chemin entre le tiers et la moitié supérieure de l'os.

L'extrémité distale présente sur sa face postéroexterne une surface articulaire, grande et triangulaire, pour le péroné. La partie latérale du bord antérieur de l'épiphyse, faiblement convexe, est séparée par une encoche bien marquée de la malléole interne. Cette dernière est moyennement développée (pl. XXVa). Sur la face postérieure, le tenon entre les deux gorges articulaires s'étire médialement et vers le bas en une forte apophyse (pl. XXVb). La gorge articulaire interne est plus étroite et plus profonde que l'externe.

En ce qui concerne les mensurations, le tableau 68 montre que, comme pour les autres os des

membres, la longueur est relativement constante, tandis que les épiphyses, à dimensions beaucoup plus variables, sont plus ou moins robustes selon les individus.

TABLEAU 68

TIBIA (mesures en mm)	Longueur	Epiphyse proximale		Epiphyse distale	
		D.T.	D.A.P.	D.T.	D.A.P.
Vil. 1969-49	393	114	89	81	-
Vil. 1969-56	381	106	-	89	-
Vil. 1969-77	395	111	-	83	-
Vil. 1970-8	376	-	-	-	-
Vil. 1970-15B pl. XXIV	386	100	88	82	63
Vil. 1971-36 pl. XXV A-C	390	103	(87)	79	-
Vil. 1971-46	383	-	-	-	-
Vil. 1971-59	371	-	-	-	58
Vil. 1972-22	363	116	110	92	67
Vil. 1973-44	377	-	-	-	-
Vil. 1973-158	377	-	-	-	-
Vil. 1973-163 pl. XXIV A-B	-	110	96	-	-
Vil. 1973-221	395	121	-	90	57
Vil. 1974-9	388	-	-	-	-
Amplitude de variation en %	H 10 %	21 %	25 %	16 %	17 %

*Affinités* : A la taille près, les tibias de Villebramar sont voisins de ceux des *Caenopininae* américains : *Trigonias osborni* et *Caenopus occidentalis*.

Chez ce dernier, la fosse digitale antérieure est plus profonde et la diaphyse est courbée médialement.

*Péroné* - pl. XXVa-c

Il est presque aussi long que le tibia, mais très grêle (pl. XXVc).

Son épiphyse supérieure, spatuliforme, s'articule par sa face médiale avec le tibia (pl. XXVb).

La diaphyse, en lame étroite, est légèrement courbée vers l'avant (pl. XXVc<sub>2</sub>). Sa face latérale est à peu près plane, tandis que sa face médiale présente deux fortes crêtes : une proximale et une distale (pl. XXVc).

L'épiphyse inférieure, également élargie antéro-postérieurement, présente deux facettes articulaires sur sa face médiale : une supérieure, grande, pour le tibia; une inférieure, petite, elliptique, pour l'astragale (pl. XXVc<sub>1</sub>). Sur sa face latérale, le sillon livrant passage aux tendons des péroniers latéraux, est très faiblement marqué.

TABEAU 69

PERONE (mesures en mm)	Longueur	D.T. proximal	D.T. distal
Vil. 1973-6 pl. XXV b-c	352	41	42
Vil. 1970-26	345	37	-

D'autres péronés de Ronzothères sont actuellement inconnus.

*Tarse* - pl. XXIII-f

L'ent- et le mésocunéiforme sont inconnus.

*Astragale* - pl. XXIII

Les deux astragales que nous avons recueillies à Villebramar ont été aplaties dorso-plantairement au cours de la fossilisation.

Sur la face dorsale, la trochlée articulaire, très évasée vers l'extérieur, est large. Ses deux lèvres sont asymétriques : l'interne, étroite, à flanc externe relativement abrupt; l'externe, très large, avec un flanc interne en pente douce. Son bord antérieur est séparé du col par une crête qui s'estompe quelque peu au niveau de la gorge. Le col astragalien est relativement long (pl. XXIII<sub>1</sub>).

La face plantaire présente trois facettes articulaires pour le calcaneum : une postéro-externe, grande, subquadrangulaire, très concave antéro-postérieurement, émettant vers l'avant et l'extérieur un petit diverticule planiforme; une antéro-interne aussi haute mais moins large, réniforme et faiblement convexe; une antéro-externe très petite, étirée transversalement. Les deux premières sont séparées par une gouttière large et profonde; les deux dernières sont, au contraire, reliées par un isthme très étroit (pl. XXIII<sub>2</sub>).

La face inférieure s'articule par sa plus grande partie avec le naviculaire. La facette cuboïdienne n'atteint le bord dorsal de la face inférieure que sur une très faible largeur (à peine 9 mm) et, contrairement à la facette pour le naviculaire, n'est pas visible en face dorsale (pl. XXIII<sub>1</sub>).

TABEAU 70

ASTRAGALE (Mesures en mm)	Vil. 1972-81 pl. XXII i	Vil. 1974-109
Hauteur max.	75	74
Largeur max.	85	82
D.T. artic. distale	67	65
Larg. entre les sommets des deux lèvres	53	55

*Affinités* : Du *R. velaunum* de Ronzon, nous avons examiné, au Musée du Puy, l'astragale droit (n° A.28) figuré par Filhol (1881, pl. 8, fig. 79). Cette pièce a sensiblement les mêmes dimensions (hauteur = 74 mm; larg. max. = 85 mm; D.T. surface articulaire distale = 65 mm; largeur entre les sommets des deux lèvres = 52 mm) que celles de Villebramar. Autre similitude, le col est relativement long. Par contre la facette cuboïdienne s'étend un peu plus sur le bord dorsal de la face distale (12 mm). La crête séparant la poulie articulaire du col est ici, complètement effacée au niveau de la gorge astragalienne. La trochlée articulaire, également très éversée vers l'extérieur, présente une gorge sensiblement plus profonde. Mais rappelons qu'à Villebramar, ce caractère est difficile à apprécier en raison de l'aplatissement dorso-plantaire. La face plantaire de l'astragale du Musée du Puy n'a pu être observée car encore engagée dans sa gaine.

Chez *Aceratherium*, l'astragale est proportionnellement plus épais. Sa trochlée est beaucoup moins saillante vers l'extérieur. La lèvre interne se prolonge plus en avant, jusqu'au bord supérieur de la face distale. La facette pour le naviculaire est sensiblement plus haute. Enfin, les deux facettes antérieures pour le calcaneum ne sont pas reliées, mais séparées par une gouttière (fig. 40-1 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, l'astragale est plus aplati. Le col est plus court. La facette pour le naviculaire est plus basse. Celle pour le cuboïde s'étend sur une plus grande partie du bord supérieur de la face distale (fig. 32 in de Bonis), traits bien en rapport avec la brachypodie.

*Calcaneum* - pl. XXIIj

Le calcaneum est relativement allongé. Il possède un *manubrium* long, à bords dorsal et plantaire subparallèles. Son sommet est subdivisé en deux lobes : un inférieur, fort, pour l'insertion du

tendon d'Achille; un supérieur, plus faible, lisse, sur lequel glisse ce tendon (pl. XXIIj).

Le *sustentaculum tali*, peu épais, mais très étiré médialement, porte sur sa face dorsale une facette articulaire, réniforme, pour l'astragale. La facette astragaliennne antérieure est étroite et très allongée transversalement. La postérieure, très convexe, se prolonge vers l'avant par une petite facette articulaire, correspondant à celle que nous avons décrite sur l'astragale (pl. XXIIj1). Il n'y a pas de facette articulaire pour le péroné.

Sur la face distale, la facette pour le cuboïde, subrectangulaire, très oblique vers le bas et l'intérieur, est environ deux fois plus longue que large.

En ce qui concerne les mensurations, le tableau 71 montre notamment que : la longueur est relativement constante; le *sustentaculum tali* est plus ou moins étiré latéralement.

TABLEAU 71

CALCANEUM (mesures en mm)	Long. prox.-dist.	D.T. max.	D.A.P. au sommet	D.A.P. au bec
Vil. 1969-52	124	70	-	-
Vil. 1970-132 pl. XXII j1	132	75	57	50
Vil. 1970-196	126	-	-	-
Vil. 1971-41 pl. XXII j2	132	64	54	50
Vil. 1973-137	123	69	57	55
Vil. 1974-191	127	64	58	57
Vil. 1974-222	123	-	58	57
Amplitude de variation en %	7 %	17 %	7 %	14 %

*Affinités* : De *R. velaunum*, n'est connu que le calcanéum figuré par Filhol (1881, pl. 8, fig. 78) (non retrouvé en collection). Comme à Villebramar, le *manubrium* est long et le *sustentaculum tali* très étalé latéralement. Le dessin de Filhol ne permet pas de reconnaître d'autres caractères.

Chez *Aceratherium*, le calcanéum, plus petit, possède un *manubrium* moins allongé, et une facette astragaliennne postérieure se prolongeant vers l'avant par une plage triangulaire et concave (fig. 40-2 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, le *manubrium* est beaucoup plus court et la facette astragaliennne postérieure ne se prolonge pas vers l'avant. De plus, il présente une petite facette articulaire pour le péroné (fig. 33-1 in de Bonis, 1973).

#### Cuboïde - pl. XXIIg

Le gisement de Villebramar nous a livré un seul cuboïde (Vil. 1970-129). De cet os très endommagé, n'est bien conservée que la face latérale. Celle-ci, très allongée, présente une forte tubérosité postérieure. Cette dernière est séparée du corps de

l'os par une forte coulisse livrant passage aux tendons des muscles longs péroniers.

#### Dimensions :

Longueur dorso-plantaire : 53 mm  
Hauteur de la face dorsale : 40 mm  
Hauteur de la face plantaire : 46 mm

#### Naviculaire - pl. XXII f

Le naviculaire est en forme de demi-croissant.

Sa face proximale est entièrement occupée par une grande facette articulaire, concave, pour l'astragale (pl. XXII f2).

Sa face externe présente, dans sa moitié inférieure une facette articulaire, elliptique, pour le cuboïde (pl. XXII f1).

La face distale porte trois facettes articulaires pour les cunéiformes : une supéro-externe, grande, se prolongeant en pointe jusqu'à l'angle inféro-externe, pour l'ectocunéiforme; une interne, bien plus petite, ovale, pour le mésocunéiforme. Cette dernière se prolonge dans l'angle inféro-interne par une très petite facette pour l'entocunéiforme (pl. XXII f1). A signaler que la facette pour l'entocunéiforme est ici située sensiblement dans le même plan que les deux autres.

Dimensions du naviculaire gauche (Vil. 1972-127) :

Longueur dorso-plantaire : 52 mm  
largeur latéro-médiale : 38 mm

*Affinités* : D'autres naviculaires de Ronzonthères sont inconnus.

Chez *Brachypotherium*, le naviculaire est beaucoup plus fort et trapu. La facette pour l'ectocunéiforme est nettement moins allongée vers le bas et celle pour l'entocunéiforme est située dans un plan très oblique par rapport à celui de la facette pour le mésocunéiforme (fig. 33-2 in de Bonis, 1973).

Chez *Aceratherium*, le naviculaire est plus petit. De plus, il se reconnaît aisément par la morphologie de la facette pour l'ectocunéiforme, aussi allongée mais beaucoup plus élargie vers le bas que chez les Ronzonthères (fig. 40-3 in de Bonis, 1973).

#### Ectocunéiforme - pl. XXII h

Sur sa face proximale, la facette articulaire pour le naviculaire, plus longue que large, est triangulaire, encochée dans sa région médio-latérale et faiblement concave dans son ensemble (pl. XXII h1).

La face distale s'articule avec le MT III par une facette également très encochée et triangulaire (pl. XXII h2).

La face antérieure a la forme d'un trapèze rectangle dont la petite base correspond au bord supérieur et le côté oblique au bord externe.

La face externe, très échancrée en son centre, présente deux facettes articulaires pour le cuboïde :



une antéro-inférieure triangulaire et une postéro-supérieure lancéolée (pl. XXIIh3).

La face interne subrectangulaire est déprimée dans sa région moyenne. Elle porte trois facettes articulaires : une supérieure très étroite et allongée pour le mésocunéiforme ; deux inférieures, l'une dorsale et l'autre plantaire, arrondies, pour le MT II (pl. XXIIh4).

Dimensions de l'ectocunéiforme gauche (Vil. 1970-139) :

Longueur maximum dorso-plantaire : 49 mm  
 largeur maximum latéro-médiale : 48 mm  
 Hauteur maximum proximo-distale : 21 mm

*Affinités* : D'autres ectocunéiformes de Ronzothères sont inconnus.

Chez *Brachytherium*, l'ectocunéiforme est proportionnellement plus petit. Comme pour les Ronzothères, il est aussi long que large. Par contre, sa facette pour le naviculaire est plus large que longue (fig. 33-4 in de Bonis, 1973).

Chez *Aceratherium*, l'ectocunéiforme et sa facette pour le naviculaire sont beaucoup plus allongés dorso-plantairement (fig. 41-3 in de Bonis) que chez les Ronzothères.

*Métatarse* - pl. XXVd-g

Le pied est tridactyle ; MC I et MC V ont disparu. Comme pour les métacarpiens, nous ne décrivons généralement que les extrémités proximales, les diaphyses et les épiphyses inférieures ne présentant pas de caractères très particuliers. Les métatarsiens sont moins allongés que les métacarpiens.

*Deuxième métatarsien* (MT II) - pl. XXVh

A Villebramar, nous n'avons trouvé qu'une moitié supérieure de MT II (Vil. 1970-178).

Sa face proximale s'articule avec le mésocunéiforme par une facette étroite, allongée selon un axe dorso-plantaire.

Sur le bord médio-plantaire, une petite facette ovale, en relief, recevait l'entocunéiforme (pl. XXVh1).

La face externe présente deux facettes articulaires ovalaires séparées par une dépression marquée. Chacune d'elles est double. Leurs moitiés supérieures, correspondant à l'ectocunéiforme, sont séparées par une crête mousse de leurs moitiés inférieures s'articulant avec le MT III (pl. XXVh2). Ce qui reste de la diaphyse indique qu'elle était relativement gracile.

Dimensions :

Diamètre dorso-plantaire : 39 mm  
 Diamètre transverse : 29 mm

*Affinités* : On ne connaît pas d'autres MT II de Ronzothères.

Chez *Aceratherium*, le MT II est bien plus gracile (fig. 41-2 in de Bonis, 1973), tandis que chez

*Brachytherium* il est plus court et beaucoup plus trapu (fig. 34-2 in de Bonis, 1973).

*Troisième métatarsien* (MT III) - pl. XXVd-e-f

Il est moyennement allongé (le métapode figuré pl. XXVd-g présente une région distale aplatie au cours de la fossilisation).

Sa face proximale s'articule par une grande facette triangulaire, à peine concave et aussi large que longue, avec l'ectocunéiforme.

Sa face interne porte deux facettes pour le MT II : une dorsale petite et une plantaire beaucoup plus grande (pl. XXVf).

Sur la face externe, deux facettes ovalaires, séparées par une profonde gouttière, correspondent au MT IV. La dorsale est très légèrement oblique par rapport à la face supérieure de l'os, tandis que la plantaire est presque perpendiculaire à cette face (pl. XXVd2-e).

TABEAU 72

MT III (mesures en mm)	Vil. 1969-8	Vil. 1970-10 pl. XXV F	Vil. 1971-94 pl. XXV E	Vil. 1974-128 pl. XXV d
Longueur (A)	155	159	156	162
D.T. proximal (B)	42	44	40	42
O.A.P. proximal	-	43	40	-
D.T. distal	47	48	46	-
D.A.P. distal	-	36	-	-
Indice: $\frac{B \times 100}{A}$	27,0	27,6	25,6	26,0

Comme pour les autres métapodes, la longueur est relativement constante (amplitude de variation inférieure à 5 %).

*Affinités* : Du *R. velaunum* de Ronzon, Filhol a figuré (1881, fig. 76) comme MC III un métapode qui est en réalité un MT III. Nous avons retrouvé cette pièce, encore engagée dans sa gangue, dans les collections du Musée du Puy (PA.R6.24). De son épiphyse supérieure, il ne subsiste qu'un fragment insignifiant, et l'inférieure est séparée du reste de l'os par une lacune importante. Ce MT III, de même longueur (Long. = 159 mm) que ceux de Villebramar, est un peu plus trapu (indice D.T. prox.  $\times 100/L = 28,3$ ). Des traits anatomiques plus précis ne peuvent être reconnus.

Les MT III de *Brachytherium* sont beaucoup plus courts et plus trapus. Leur facette articulaire pour l'ectocunéiforme est plus large que longue (fig. 35 in de Bonis, 1973).

Chez *Aceratherium*, les MT III sont, au contraire, plus graciles que ceux des Ronzothères et la facette pour l'ectocunéiforme est plus longue que large (fig. 42 in de Bonis, 1973).

*Quatrième métatarsien* - pl. XXVg

Des deux MT IV récoltés à Villebramar, un seul (Vil. 1974-165) est bien conservé.

Il est relativement long et gracile (pl. XXVg1).

Sa face proximale s'articule avec le cuboïde par une grande facette en forme de triangle à sommets arrondis et faiblement concave antéro-postérieurement.

La face interne présente deux facettes ovalaires, une dorsale et une plantaire, pour le MT III. Ces deux facettes sont séparées par une large dépression (pl. XXVg2). Il n'y a pas de contact articulaire avec l'ectocunéiforme.

La diaphyse est aplatie transversalement et très recourbée vers l'arrière.

Dimensions du MT IV (Vil. 1974-165) :

Longueur (A) = 140 mm

D.T. proximal (B) = 35 mm

D.A.P. proximal = 41 mm

D.T. distal = 31 mm

D.A.P. distal = 33 mm

Indice :  $B \times 100/A = 25,0$

*Affinités* : Du *R. velaunum* de Ronzon, Filhol a figuré (1881, fig. 77) comme MC IV, un métapode qui, en réalité, doit être un MT IV. Cette pièce n'a pas été retrouvée en collection. Autant que l'on puisse en juger d'après le dessin de cet auteur, sa diaphyse est très recourbée en arrière, et il est un peu plus long et un peu moins gracile que celui de Villebramar.

Chez *Aceratherium*, il est nettement plus grêle (fig. 41 in de Bonis, 1973).

Chez *Brachypotherium*, il est plus court, plus trapu et présente de plus une petite facette articulaire pour l'ectocunéiforme (fig. 34-1 in de Bonis, 1973).

## CONCLUSIONS

Bien que les déformations dues à la fossilisation nous aient masqué d'intéressants détails anatomiques, pour la première fois, une description relativement complète du squelette appendiculaire du genre *Ronzotherium* a pu être réalisée.

Le Ronzothère de Villebramar est caractérisé par des membres allongés, plutôt graciles. La main est tétradactyle avec un cinquième métacarpien présent mais certainement très réduit. Le pied est tridactyle.

Jusqu'à ce jour, les membres des Caenopinae n'étaient complètement connus que chez les formes américaines. Ils présentent de nombreuses similitudes avec ceux du Ronzothère de Villebramar mais s'en distinguent toujours aisément par leur plus petite taille (tableaux 73 et 75). A remarquer que, parmi ces formes du Nouveau Monde, c'est le squelette appendiculaire du genre *Trigonias* qui, par ses traits anatomiques et ses proportions, semble pouvoir donner la meilleure image de l'ancêtre, à ce jour inconnu, des Ronzothères de l'Ancien

Monde. En effet, seul le genre *Trigonias* a une main tétradactyle avec un cinquième doigt complet, mais réduit et un MC II ne présentant pas de facette articulaire pour le trapèze. Chez *Caenopus* (= *Subhyracodon*) au contraire, la main est tridactyle et le trapèze s'articule aussi avec le MC II. Par leurs proportions (voir tableaux 74, 76 et fig. 17), les membres du genre *Trigonias*, avec un zeugopode et un métapode plus courts et plus trapus que chez *Ronzotherium* et *Caenopus*, sont également plus primitifs. A noter chez ce dernier, une spécialisation du métapode plus poussée que chez *Ronzotherium* et *Trigonias*, spécialisation qui se traduit par un rétrécissement de la main et du pied, une « gracilisation » des doigts latéraux et une plus forte prépondérance du doigt médian (voir tableaux 74 et 76).

D'autre part, il apparaît que le squelette appendiculaire du genre *Ronzotherium* se distingue aisément de ceux de *Epiaceratherium*, *Eggsodon* et *Aceratherium*, ses contemporains, et de celui du Brachypothère son remplaçant à la fin du Stampien, ce que laisse déjà entrevoir une analyse biométrique, encore incomplète et imparfaite en raison de l'échantillonnage beaucoup trop réduit (voir tableaux 73 à 76 et fig. 16, 17).

Ainsi, le petit Caenopinae, *Epiaceratherium bolcense* ABEL, 1910 (= *Trigonias ombonii* DAL PIAZ, 1930) de l'Oligocène inférieur de Monteviale (Vénétie) s'isole facilement des Ronzothères par sa très petite taille (Longueur en mm : Humérus = 270 ; Radius = 250 - in Dal Piaz, 1930). Wood (1932) qui en a vu les restes au Musée de Padoue précise que : *E. bolcense* est plus petit que toutes les formes connues du genre *Trigonias*. ...Le MC V est plus réduit chez *E. bolcense* que chez *Trigonias* et les métacarpiens sont plus courts et plus trapus, indiquant une forme à démarche plus lente ». Autre différence, chez *E. bolcense*, le trapèze s'articule avec le scaphoïde, le trapézoïde et le MC II.

Ce que nous connaissons en Asie (un squelette de *E. turgaicus* décrit par Borissiak en 1918) et en Europe (*Eggsodon* sp. : quelques os provenant de Villebramar) du squelette appendiculaire des *Eggsodon* indique des formes plus grandes que l'*Epiacerathère* mais nettement plus petites et un peu plus graciles que les Ronzothères (voir tableaux 73 et 75). Les proportions des divers segments des membres sont sensiblement les mêmes que chez le Ronzothère de Villebramar (fig. 16 et 17). Par contre, leur main semble être précocement tridactyle. Ainsi, chez *E. turgaicus*, Borissiak décrit un MC V réduit à un simple nodule (pl. II, fig. 17, 1918).

La littérature concernant les Acérathères du Stampien est muette en ce qui concerne leurs os des membres. Seuls ceux de *A. paulhiacense* de l'Aquitainien inférieur de Paulhiac (Aquitaine) ont été décrits par de Bonis en 1973. Cette forme, à peine aussi grande que le Ronzothère de Villebramar, s'en distingue aisément par sa plus grande gracilité. Sa main est tétradactyle avec un carpe plus haut, plus étroit et des métapodes plus grêles

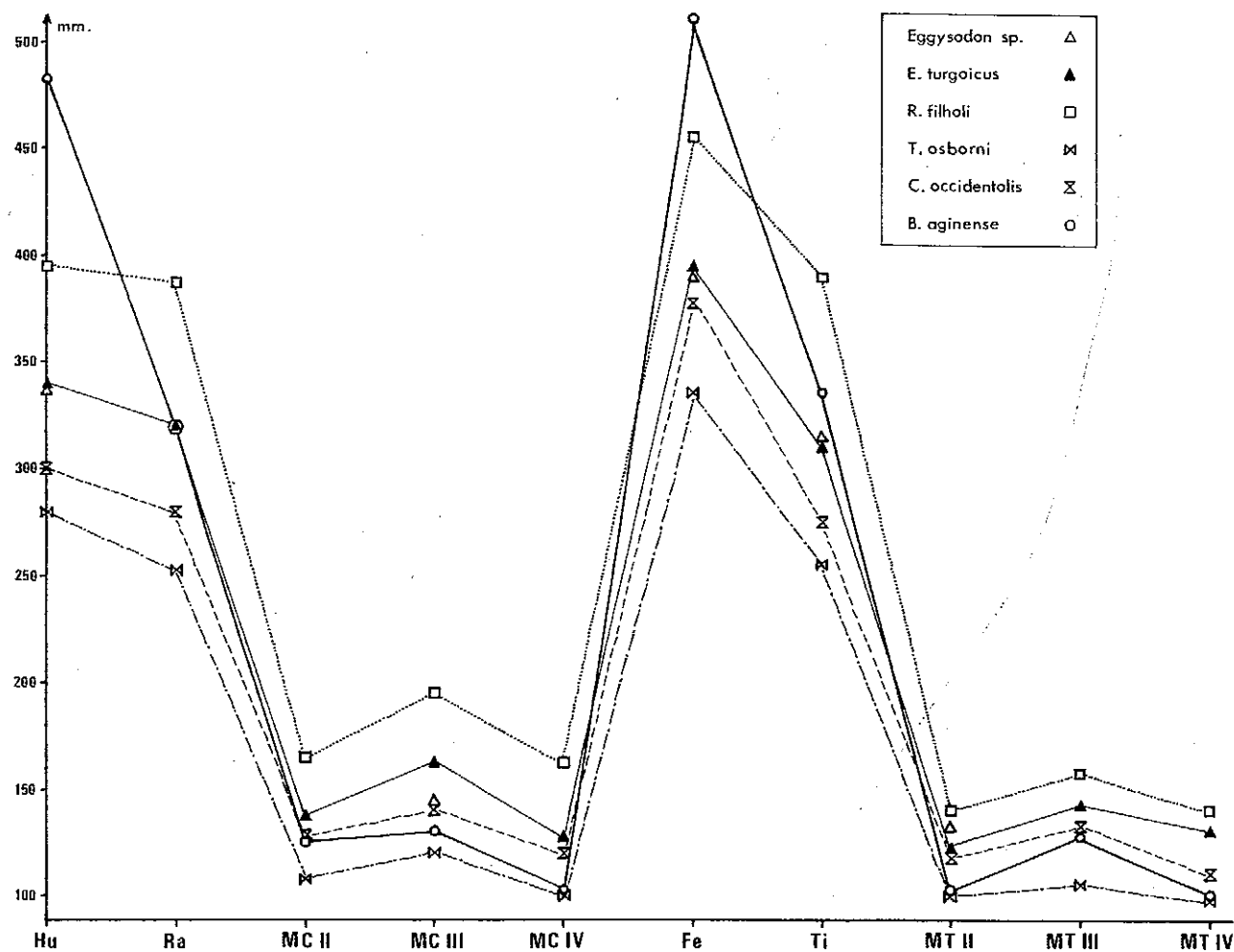


FIG. 17. — Longueurs comparées des différents segments des membres chez :  
 — *Eggysodon* sp. de Villebramar ;  
 — *Eggysodon turgoicus* de Turgai (Kazakstan) ;  
 — *Ronzotherium filholi* de Villebramar ;  
 — *Trigonias osborni* et *Caenopus occidentalis* du Colorado et du South Dakota (U.S.A.) ;  
 — *Brachypotherium aginense* de Laugnac (Aquitaine).

Légendes : Hu : Humérus ; Ra : Radius ; Fé : Fémur ; Ti : Tibia.

TABLEAU 73

Taxons	Provenance	Longueur en mm						
		Scapula	Humérus	Radius	Cubitus	MC II	MC III	MC IV
<i>R. filholi</i>	Villebramar	364	395	388	460	165	194	162
<i>T. osborni</i> (1)	Chadron (U.S.A.)	321	280	253	335	108	119	100
<i>C. occidentalis</i> (1)	Lower Brulé (U.S.A.)	321	300	279	350	128	139	119
<i>E. turgoicus</i> (2)	Turgai Kazakstan	>300	340	320	390	138	169	120
<i>Eggysodon</i> sp.	Villebramar	334	337	-	-	-	142	-
<i>A. paulhiacense</i> (4)	Paulhiac	-	-	-	-	-	190	151
<i>B. aginense</i> (3)	Laugnac	430	482	320	430	124	130	102

Mesures : dues à (1) Scott, 1941 ; (2) Borissiak, 1918 ; (3) Répelin, 1917 ; (4) calculées sur les figures de de Bonis, 1973.  
 Pour *R. filholi* et *B. aginense*, il s'agit de valeurs moyennes, toutes les autres mesures ne correspondent chacune qu'à un seul individu.

TABLEAU 74

Taxons Indices	R. <i>filholi</i>	T. <i>osborni</i>	C. <i>occidentalis</i>	E. <i>turgaicus</i>	Eggsodon sp.	A. <i>paulhiacense</i>	B. <i>aginense</i>
$\frac{L. \text{ Radius } \times 100}{L. \text{ humérus}}$	98,2	90,3	93,0	94,1	-	-	66,3
$\frac{L. \text{ MC III } \times 100}{L. \text{ humérus}}$	49,1	42,5	46,3	47,6	42,1	-	26,9
$\frac{L. \text{ MC III } \times 100}{L. \text{ radius}}$	50,0	47,0	49,8	50,6	-	-	40,6
MC II $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	23,4	25,0	21,8	24,8	-	-	39,0 (1)
MC III $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	24,0	26,8	26,6	23,7	22,8	19,3 (1)	38,0 (1)
MC IV $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	23,7	25,0	21,8	-	-	20,3 (1)	33,7 (1)

Remarque : Ces indices ont été calculés à partir des données du tableau 73, sauf (1) calculés à partir des figures *in* de Bonis, 1973.

TABLEAU 75

Taxons	Provenance	Longueur en mm					
		Fémur	Tibia	Péroné	MT II	MT III	MT IV
<i>R. filholi</i>	Villebramar	454	390	348	-	158	140
<i>T. osborni</i> (1)	Chadron (U.S.A.)	335	254	235	99	106	98
<i>C. occidentalis</i> (1)	Lower Brulé (U.S.A.)	378	275	265	118	133	110
<i>E. turgaicus</i> (2)	Turgaï Kazakstan	395	309	270	123	142	131
Eggsodon sp.	Villebramar	390	315	-	132	-	-
<i>A. paulhiacense</i> (4)	Paulhiac	-	-	-	135	157	145
<i>B. aginense</i> (3)	Laugnac	510	338	290	103	127	101

(1), (2), (3), (4) : même légendes que pour le tableau 73.

(voir tableaux 73-74 et fig. 16). Un Acérathère coexiste avec *R. romani* dans le gisement de Gaimersheim. Des formes plus anciennes, comme *A. albigense* de St-André près de Marseille, sont plus petites mais de proportions très voisines.

Dès que nous les connaissons (Stampien supérieur, niveau de La Milloque, Aquitaine), les Brachypochères ont un squelette appendiculaire beaucoup plus massif, bien différent de celui des Ronzo-

thères. Le stylopode est plus long, tandis que zeugopode et métapode sont plus courts (voir tableaux 73 à 76 et fig. 16-17). Ces caractères liés à la brachypodie s'accroissent au cours de l'évolution. C'est ainsi que le MC III du Brachypochère de La Milloque est un peu moins trapu (indice largeur prox.  $\times 100$ /Longueur = 33,5) que celui du *B. aginense* de l'Aquitainien supérieur de Laugnac (indice = 38,0). La main reste tétradactyle.

TABLEAU 76

Indices \ Taxons	R. <i>filholi</i>	T. <i>osborni</i>	C. <i>occidentalis</i>	E. <i>turgaicus</i>	Eggysodon sp.	A. <i>paulhiacense</i>	B. <i>aginense</i>
$\frac{L. \text{ tibia } \times 100}{L. \text{ fémur}}$	85,9	75,8	72,7	78,2	80,7	-	66,2
$\frac{L. \text{ MT III } \times 100}{L. \text{ fémur}}$	34,8	31,6	35,1	35,9	-	-	25,0
$\frac{L. \text{ MT III } \times 100}{L. \text{ tibia}}$	40,5	41,7	48,4	45,9	-	-	37,8
MT II $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	-	24,2	18,6	15,0	-	14,9 (1)	33,8 (1)
MT III $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	26,5	33,9	27,0	23,9	-	20,3 (1)	38,1 (1)
MT IV $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	25,0	31,6	20,0	24,4	-	23,7 (1)	36,1 (1)

Remarque : Ces indices ont été calculés à partir des données du tableau-75, sauf (1) calculés à partir des figures *in de Bonis*, 1973.

c. - *Ronzotherium velaunum* (AYMARD),  
1853

- V \*1853 - *Acerotherium velaunum* AYMARD  
*in Pictet*; p. 296.  
1854 - *Ronzotherium nom. nov.*; Aymard,  
p. 676.  
1856a - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Aymard, p. 233.  
1856a - *Ronzotherium cuvieri* ? AYMARD;  
Aymard, p. 233.  
V 1881 - *Acerotherium velaunum* AYMARD;  
Filhol, p. 75-78, fig. 69 à 90.  
V 1900 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Osborn, p. 234-236, fig. 3.  
1903 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Deninger, p. 94.  
1909 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Stehlin, p. 509.  
V 1910 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Abel, p. 9.  
1910 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Roman, p. 1558-1559.  
V 1912 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Roman, p. 42-45, fig. 13,  
pl. II- fig. 2.  
1951 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Lavocat, p. 115-116.  
part 1969 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Heissig, p. 21-36.  
V 1969 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Heissig, fig. 6a, 8c, 9a,  
10a, 11 et 25a.

V non 1969 - *Ronzotherium velaunum* (AY-  
MARD); Heissig, fig. 5, 6b-c-d, 7,  
8a-b-d-e-f, 9b-c, 10b-c-d et 25b.

c1. Généralités.

LECTOTYPE : Md droite portant P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (Musée Cro-  
zatie, Le Puy, n° A.26), fig. 69-70 *in* Filhol, 1881 -  
pl. XXVa-c dans notre travail.

AUTRE MATÉRIEL PROVENANT DU GISEMENT-TYPE

- Musée Crozatie, Le Puy : Md (n° A.25) por-  
tant I<sub>2</sub>, P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> gauches et I<sub>2</sub>, P<sub>2</sub>-M<sub>1</sub> droites  
(pl. XXIIi); Md (n° A.27) portant D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>-M<sub>1</sub> droites  
et gauches (pl. XXIIj); P<sup>3</sup> (n° A.29) droite  
(pl. XXIIf); un magnum (PA-R3-30); un astragale  
(n° A.28); un MT III (PA-R6-24).

- Musée des Sciences Naturelles de Toulouse :  
M<sup>1</sup> gauche (pl. XXIIh), un moulage (n° A.30) de  
cette molaire est conservé au Musée du Puy.

- Non retrouvés en collection : scaphoïde, py-  
ramidal, MC V, calcaneum, MT IV, figurés par Fil-  
hol en 1881.

LOCALITÉ-TYPE : Calcaires marneux de la colline de  
Ronzon près Le Puy (Haute-Loire).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Sannoisien supérieur.

AUTRES GISEMENTS : Lagny-Thorigny (Bassin de  
Paris).

## DIAGNOSE

Pour cette espèce, nous proposons la diagnose suivante : Espèce stratigraphiquement la plus ancienne et la plus primitive du genre.

*Crâne* : inconnu. — *Mandibule* : branche horizontale basse; bord postérieur de la symphyse juste en avant de  $D_1$ , sa face inférieure présente une carène; très forte occlusion entre  $I^1$  et  $I_2$ . — *Denture de lait* : les  $D$  supérieures sont inconnues; les inférieures ont un hypolophide à très forte courbure;  $D_1$  biradiculée; le premier lobe de  $D_2$  est fort avec une branche linguale du paralophide longue, le « métaconide » n'est pas individualisé; le lobe antérieur de  $D_3$  est fort avec branche antérieure du paralophide très longue. — *Denture définitive* : présence de  $I_1$  probable. *Prémolaires supérieures* à post-fossette courte, perchée au-dessus du cingulum postérieur; cingulum lingual fort, à peine ondulé. *Molaires supérieures* à cingulum lingual fort, complet ou ne s'effaçant qu'au niveau de l'hypocône. *Prémolaires et molaires inférieures* : plus ou moins larges avec un cingulum vestibulaire fort, plus ou moins complet; les fosses talonidiennes très encochées du côté vestibulaire dans l'hypolophide sont plus plates, plus horizontales et débouchent lingualement plus haut que chez *R. filholi*; les fosses trigonidiennes débouchent également plus haut, au-dessus du cingulum antéro-lingual; Prémolaires à paralophide long, sans pli protoconide;  $P_2$  non réduite, présentant un fort sillon vestibulaire antérieur. — *Squelette appendiculaire* : main tétradactyle avec un MC V gracile, réduit mais complet; sur la face dorsale du carpe, le semi-lunaire s'articule avec le magnum; sur le pyramidal, la facette ulnaire est plus élargie latéralement et la facette inférieure pour le semi-lunaire plus haute et plus grande que chez *R. filholi*; de même, le magnum porte une facette pour MC II nettement plus longue et plus haute.

## c2. Description du matériel de Ronzon

Le matériel de Ronzon a déjà été décrit par Filhol (1881), Osborn (1900), Roman (1912) et Heissig (1969). De notre part, il a été revu et examiné lors de l'étude de la denture de la mandibule et du squelette appendiculaire du *R. filholi* de Villebramar.

## c3. Description du matériel de Lagny-Thorigny (Bassin de Paris)

MATÉRIEL :  $P^2$  droite, fragment d'ectolophe;  $P^4$  gauche, ectolophe (pl. XIXb);  $M^2$  gauche, moitié linguale (pl. XIXd);  $M^3$  gauche fragmentaire (pl. XIXe);  $M^3$  droite, moitié distale (pl. XIXf);  $I_2$  gauche fragmentaire (pl. XIXa). Toutes ces pièces sont conservées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

## DESCRIPTION

La couronne de la  $I_2$  est incomplète (pl. XIXa<sub>1</sub>). En dehors de sa section ovale (pl. XIXa<sub>2</sub>) très caractéristique du genre, elle ne montre pas de traits particuliers.

$P^2$  n'est connue que par une moitié antérieure d'ectolophe. Le « parastyle » est aigu et étiré vers l'avant; le « paracône », en forme de côte arrondie, est relativement saillant. Le cingulum vestibulaire est présent.

De  $P^4$ , seule la muraille externe nous est connue (pl. XIXb). Elle présente un « parastyle » fort, très étiré vers l'avant, un « paracône » en forme de côte très étroite et saillante, un « métacône » beaucoup plus large et bien moins saillant. Le cingulum vestibulaire n'est présent qu'au niveau du « métacône ».

L'ectolophe de  $M^2$  présente (pl. XIXc) un parastyle fort, étiré vers l'avant, et un paracône en forme de côte étroite et saillante. Le pli parastylique est très marqué. La côte du métacône n'est indiquée que sur la moitié basale de la muraille et elle est faible. Seule la moitié antérieure de la région cingulaire est conservée; le cingulum vestibulaire n'y est présent qu'au niveau du parastyle et du paracône où il est fort.

La moitié linguale d'une couronne de  $M^2$  (pl. XIXd) présente : un fort antécrochet, un protocône très étranglé, ses sillons antérieur et postérieur sont très marqués; un hypocône sans sillon postérieur, l'antérieur est à peine indiqué; une post-fossette courte, très peu profonde, son fond est situé au niveau du cingulum; des cingulums mésial et distal forts; un lingual un peu plus réduit ne s'effaçant complètement qu'au niveau de l'hypocône.

Sur  $M^3$ , les cingulums mésial et distal sont très forts; le lingual, un peu plus réduit, est complet (pl. XIXe-f). Les sillons antérieur et postérieur du protocône sont bien marqués, ceux de l'hypocône manquent. Sur la face distale de la dent, le métacône, relativement saillant et à bord postérieur arrondi, est séparé du métalophe par un large et profond sillon (pl. XIXe).

Le grand développement des cingulums, notamment de l'antéro-vestibulaire et du lingual; la très faible profondeur de la post-fossette; le fort sillon séparant sur  $M^3$  le métacône du métalophe sont autant de caractères primitifs qui nous incitent à rapporter le Ronzothère de Lagny-Thorigny à *R. velaunum*. Certes, quelques rares individus de la population de Villebramar présentent aussi ces caractères. Le matériel de Lagny-Thorigny est très fragmentaire, mais il est troublant que les rares pièces recueillies présentent toutes des caractères primitifs. De plus, rappelons que, sur le plan stratigraphique, le niveau de Lagny-Thorigny est sinon synchrone, du moins très proche de celui de Ronzon.

d. - *Ronzotherium romani* KRETZOÏ, 1940

- ? 1846 - *Rhinoceros incisivus* CUVIER; Blainville, Atlas III, pl. XII (md. de Vodable).
- V 1912 - *Acerotherium filholi* OSBORN; Roman, p. 55-56, fig. 17 et pl. V-3.
- V 1912 - *Acerotherium lemanense* POMEL; Roman, p. 61-62, pl. VII.
- V \*1940 - *Ronzotherium romani* n.sp.; Kretzoï, p. 91.
- V 1951 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN); Lavocat, p. 117, pl. XIX-3 et 6, pl. XXVI-1.
- ? 1951 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN); Lavocat, p. 118 (md. de Vodable).
- V 1969 - *Ronzotherium filholi* (OSBORN); Ginsburg, p. 1267 (Etampes - La Ferté-Alais).
- part 1969 - *Ronzotherium velaunum* (AYMARD); Heissig, p. 22-36.
- V 1969 - *Ronzotherium velaunum* (AYMARD); Heissig, fig. 6c-d, 8b-d-e-f-g, 9b-c, 10b-c-d et 25b.
- V 1969 - *Ronzotherium filholi elongatum* n.ssp.; Heissig, p. 53 (Cournon).
- V 1969 - *Ronzotherium filholi romani* KRETZOÏ; Heissig, p. 55-63, fig. 20a-22a (La Ferté-Alais, Rickenbach, Brain).
- V 1969 - *Ronzotherium filholi romani* KRETZOÏ; Heissig, p. 60 (Brons), fig. 20b et d, non, p. 62 (Brons).
- ? 1969 - *Ronzotherium filholi romani* KRETZOÏ; Heissig, p. 59-63, fig. 20c, 21a, 22b-c, 23 (Vodable, Bassin de Roanne, La Benissons-Dieu, Route Nationale 99, La Comberatière, Rüfi, Ste Quitterie, Gannat).
- 1969 - *Ronzotherium filholi romani* KRETZOÏ; Heissig, p. 63-89, pl. I, II, III, IV-13 et fig. 21b, 24, 26c-d.

d1. Généralités

LECTOTYPE : I<sub>2</sub> droite (M.N.H.N. Paris), fig. 17 in Roman, 1912; pl. XVIg dans notre travail.

PARALECTOTYPES : Quatre molaires inférieures (pl. V, fig. 3b-c in Roman, 1912); nous avons figuré deux d'entre elles pl. XVI m-n (M.N.H.N. Paris).

AUTRE MATÉRIEL PROVENANT DU GISEMENT-TYPE

P<sup>2</sup> gauche (pl. XVIb); P<sup>4</sup> gauche (pl. XVIc); M<sup>1</sup> gauche (pl. XVI d); M<sup>2</sup> gauche (pl. XVI e et fig. 8b<sub>1</sub>); M<sup>2</sup> droite; M<sup>3</sup> droite (pl. XVI f et fig. 8b<sub>2</sub>);

D<sub>1</sub> gauche (pl. XVIh); P<sub>2</sub> gauche (pl. XVIi); deux P<sub>3</sub> (pl. XVIj); deux P<sub>4</sub> (pl. XVIk), M<sub>1</sub> gauche (pl. XVII); deux M<sub>2</sub> et une M<sub>3</sub> (pl. XIXo) gauches. Toutes ces dents sont conservées au M.N.H.N. de Paris.

LOCALITÉ-TYPE : La Ferté-Alais (Bassin de Paris).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE : Sommet des Sables de Fontainebleau-Stampien moyen.

AUTRES GISEMENTS : Vendéze, Brons, Vodable, Cournon (Massif Central); Saint-Henri et Saint-André (près de Marseille); Les Milles (Bassin d'Aix); Etampes (Bassin de Paris); Rickenbach (Suisse); Gaimersheim (Bavière).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE : De la base du Stampien moyen (niveau de Vendéze) au Stampien supérieur (niveau de Rickenbach). Cette espèce est inconnue dans le niveau de La Milloque (Bassin d'Aquitaine).

DIAGNOSE

Pour cette espèce, nous proposons la diagnose suivante : espèce plus récente et plus progressive que *R. filholi*.

*Crâne* : région temporo-occipitale plus courte, les apophyses post-glénoides et post-tympaniques se rejoignent ventralement; orbite et foramen infra-orbitaire occupent une position plus antérieure. - *Mandibule* : branche horizontale plus haute et plus massive; bord postérieur de la symphyse situé plus en arrière, sa face inférieure ne présente plus de carène; l'angle symphysaire est faible et il y a généralement perte de l'occlusion I<sup>1</sup>-I<sub>2</sub>. - *Denture de lait* : les D supérieures possèdent une forte crista; les inférieures présentent un hypolophide à faible courbure; D<sub>1</sub> courte, très réduite, monoradiculée, n'atteignant plus le niveau de la face occlusale des dents définitives; D<sub>2</sub> et D<sub>3</sub> plus courtes à premier lobe plus réduit; D<sub>2</sub> sans branche linguale du paralophide mais à « entoconide » individualisé; D<sub>3</sub> avec une branche vestibulaire du paralophide courte. - *Denture définitive* : I<sub>1</sub> absente. *Prémolaires supérieures* à post-fossettes longues et généralement profondes; ectolophe à « paracône » élargi et à peine plus saillant que le « métacône »; métalophe plus incliné vers l'arrière, généralement peu ou pas recourbé en S; « pseudohypocône » non saillant vers l'arrière; cingulum lingual en réduction, complet ou non, et très ondulé; P<sup>2</sup> présentant un hypostyle ou un seuil hypostylique étiré labio-lingualement. *Molaires supérieures* à cingulum lingual très réduit, généralement conservé uniquement au niveau du médisinus; post-fossettes généralement profondes; la crista et le crochet sont plus forts; sillon et bourrelet métaconiques de M<sup>3</sup> de faibles à absents. *Prémolaires et molaires inférieures* à cingulum très réduit; vallées internes plus encochées lingualemment que chez *R. filholi* : la fosse trigoni-

dienne débouche directement au niveau du cingulum antéro-lingual pour les molaires, juste au-dessus pour les prémolaires, la fosse talonidienne généralement au niveau du cingulum postéro-lingual pour les prémolaires et très près du collet pour les molaires; pli protoconide généralement fort sur les trois prémolaires; crête postérieure du « métacône » des prémolaires plus aiguë et reliée avec le cingulum postéro-lingual; trigonide des  $P_2$  et  $P_3$  réduit;  $P_2$  très raccourcie avec fosse trigonidienne faible ou absente. — *Squelette appendiculaire* : inconnu.

## d2. Description du matériel

Le matériel de la Ferté-Alais et de Vendèze a été revu lors de l'étude de la denture du Ronzothère de Villebramar. En plus de celui de Saint-Henri, Saint-André, les Milles, Cournon, Vodable, Bassin de Roanne, la Bénissons-Dieu, « Route Nationale 99 », Brain, Brons, La Comberatière, Gaimersheim, Rüfi, Sainte-Quitterie, Rickenbach, Gannat qui a déjà été décrit et figuré par Heissig en 1969, nous décrivons quelques pièces encore inédites, récoltées récemment par L. Ginsburg dans le Stampien marin d'Etampes.

### Matériel d'Etampes (pl. XIXa-1)

Il s'agit d'une  $D_3$  gauche, une  $D^4$  droite, une  $I^1$  gauche, deux  $M^1$  droites, une  $P_2$  gauche, conservées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Coll. L. Ginsburg).

La  $D_3$  ne nous est connue que par sa moitié linguale (pl. XIXg). Elle comporte un lobe antérieur réduit avec une fosse du paralophide petite; le pli protoconide est fort; le cingulum lingual très réduit n'est présent qu'au niveau de la vallée antérieure.

La  $D^4$  est si usée (pl. XIXh) que ses caractéristiques morphologiques essentielles sont difficiles à reconnaître. Les cingulums antérieur et postérieur sont forts, le vestibulaire n'est présent qu'au niveau du « métacône » et le lingual au niveau du médianus. L'antécrochet est fort.

La  $I^1$  (pl. XIXi) est morphologiquement semblable à celles du Ronzothère de Villebramar; seule différence, le collet est mieux marqué. De plus, sa face postérieure présente une étonnante et inhabituelle surface d'usure qui n'atteint pas l'apex de la couronne mais déborde sur la racine.

Les deux  $M^1$  sont très fragmentaires et très usées (pl. XIXj-k). Le cingulum lingual manque, le vestibulaire est présent au niveau du métacône, le mésial et le distal sont forts. Les sillons antérieur et postérieur du protocône sont bien marqués. L'antécrochet est fort. La post-fossette est peu profonde.

De  $P_2$ , seule la moitié linguale nous est connue (pl. XIXi). La dent est très raccourcie. La fosse trigonidienne est absente. La fosse talonidienne est

profonde et se termine en-dessous du niveau du cingulum postéro-lingual. Ce dernier rejoint la forte crête postérieure du « métacône » (pl. XIXi).

Avec sa  $D_3$  à lobe antérieur réduit, ses molaires supérieures à cingulum lingual absent, sa  $P_2$  très raccourcie, le Ronzothère d'Etampes doit être rapporté à *R. romani*.

## d3. Remarques à propos de la liste de synonymie

Au cours de l'étude du *R. filholi* de Villebramar, nous avons montré que le Ronzothère de Vendèze doit être rapporté à *R. romani*.

Celui de Saint-Henri, caractérisé : par une mandibule haute et massive; une  $P_1$  n'atteignant pas la surface occlusale des autres dents; une  $P_2$  raccourcie à fosse trigonidienne à peine indiquée; des molaires inférieures à cingulum réduit et à vallées internes très encochées lingualemment; des prémolaires supérieures à post-fossette longue, à cingulum lingual réduit, à « paracône » élargi à peine plus saillant que le « métacône »; une  $P^2$  avec un hypostyle étiré labialement; doit également être attribué à *R. romani*.

Il en est de même du Ronzothère de Saint-André (absence probable d'occlusion entre  $I^1$ - $I_2$ ; prémolaires supérieures très proches de celles de Saint-Henri avec des post-fossettes également longues mais un peu plus profondes; molaires inférieures comparables à celles de Saint-Henri) et de la  $P^4$  des Milles (fig. 8g in Heissig, 1969).

La mandibule de Cournon (M.N.H.N. Paris, n° 2303) portant deux molaires ( $M_1$ - $M_2$ ) à cingulum très réduit (seul l'antéro-lingual est présent) et à fosse talonidienne sans ressaut lingual, doit également être rapportée à cette espèce.

En ce qui concerne le matériel de Brons (Cantal) décrit par Heissig en 1969, les  $P^2$  et  $P^4$  (M.N.H.N. Paris, fig. 20b et d in Heissig, 1969) sont bien à rapporter à *R. romani*, mais la  $P_3$  (M.N.H.N. Paris, n° 2347, p. 62 in Heissig, 1969) avec un hypolophide se terminant haut, lingualemment, par un fort « entoconide » n'appartient pas au genre *Ronzotherium*. D'ailleurs, sa patine très différente de celle des deux autres prémolaires indique nettement une autre provenance. Cette dent peut probablement être attribuée au genre *Brachypotherium*.

Nous n'avons pas pu examiner personnellement le matériel de Vodable, Bassin de Roanne, « Route Nationale 99 » (non retrouvé en collection au M.N.H.M. Paris), de la Bénissons-Dieu, de Comberatière, de Rüfi, de Sainte-Quitterie et de Gannat. D'après les descriptions et les figurations de Heissig (1969), l'appartenance à *R. romani* semble probable.

Enfin la mandibule de Rickenbach (Musée de Bâle, n° 3832) :

— avec ses molaires à cingulum très réduit et à vallées internes très encochées lingualemment;



— ses prémolaires à : hypolophide très incliné, très bas, très étroit lingualement et à crête postérieure du « métaconide » forte, aiguë, se prolongeant par le cingulum postéro-lingual; fosse talonienne très encochée lingualement où elle se termine en dessous du niveau du cingulum; fort pli protoconide;  $P_3$  et surtout  $P_2$  très raccourcies, la fosse trigonienne manque sur  $P_2$ ; a été attribuée à juste titre à *R. romani* par Heissig en 1969. A remarquer que, stratigraphiquement, il s'agit du niveau le plus récent où le genre *Ronzotherium* est connu.

#### e. Différences anatomiques et répartition stratigraphique des genres *Ronzotherium* AYMARD et *Brachypotherium* ROGER

Dans la littérature, les espèces oligocènes de ces deux grands rhinocéros, sensiblement de même taille, ont été l'objet de fréquentes confusions taxonomiques. Des *Ronzothères* ont été attribués à des *Brachypothères* et vice-versa. De ce fait, la coexistence *Ronzothère-Brachypothère* (*B. lemanense*) était même admise pour le Stampien. Plus récemment, de Bonis (1969) a montré que les *Ronzothères* s'éteignent avant la fin du Stampien et sont remplacés par les *Brachypothères* dès la fin de cet étage.

La révision des espèces du genre *Ronzotherium* nous permet d'apporter de nouvelles précisions.

En ce qui concerne la morphologie, l'espèce oligocène du genre *Brachypotherium* (*B. lemanense*) se distingue toujours aisément des *Ronzothères* par :

— *sa denture antérieure* : une seule incisive supérieure dont la couronne aplatie est allongée méso-distalement; par contre, chez les *Ronzothères*, il y a deux incisives supérieures, à couronne triangulaire. Chez les deux genres, la  $I_2$  est transformée en défense mais sa section est triangulaire chez le *Brachypothère* et elliptique chez les *Ronzothères*;

— *ses dents jugales supérieures* : les prémolaires ont un médianus et une post-fossette bien plus profonds que chez les *Ronzothères*, de plus elles sont aussi généralement plus molarisées. Aux molaires, la post-fossette, encore plus profonde, forme un véritable puits (fig. 10). La portion labiale du médianus est également plus profonde que chez les *Ronzothères*. Chez le *Brachypothère*, le cingulum postérieur présente une forte encoche au niveau de la post-fossette (pl. XIXs). Chez les *Ronzothères*, ce cingulum est droit (pl. XIXm) ou à peine encoché (pl. XIXp). Cette différence se retrouve à la fois sur les prémolaires et les molaires;

— *ses dents jugales inférieures* : les fosses trigonienne et talonienne, très encochées lingualement, débouchent très près du collet des dents (pl. XIXq<sub>1</sub> et r). Chez les *Ronzothères*, ces vallées

internes sont plus hautes (pl. XIXn), et ceci même chez les formes les plus évoluées (pl. XIXo). De plus, chez le *Brachypothère*, la branche linguale de l'hypolophide des prémolaires est haute, subhorizontale et se termine lingualement par un fort « entoconide » (pl. XIXq). Chez les *Ronzothères*, au contraire, cette branche est très inclinée et très rétrécie lingualement, et « l'entoconide » est faible ou absent (pl. XIXn);

— *son squelette appendiculaire* : beaucoup plus trapu que celui des *Ronzothères*. Nous avons vu que chacun de ses éléments se distingue aisément. Le *Brachypothère* était un rhinocéros de type marcheur, tandis que les *Ronzothères*, à démarche plus rapide, étaient plutôt adaptés à la course.

Cette liste de caractères distinctifs n'a pas la prétention d'être exhaustive, mais elle permet à coup sûr, et d'une manière simple, de distinguer, à l'Oligocène, un *Ronzothère* d'un *Brachypothère*.

En ce qui concerne la répartition stratigraphique, nous avons vu que les *Ronzothères* apparaissent en Europe avec le niveau de Ronzon (Sannoisien supérieur) et se maintiennent jusqu'au niveau de Rickenbach (Stampien supérieur). Après ce niveau, les *Ronzothères* sont actuellement inconnus. Les *Brachypothères* apparaissent avec le niveau de La Milloque (Stampien supérieur), niveau qui, pendant dix ans de fouilles, ne nous a livré aucun reste de *Ronzothère*. A signaler que classiquement les niveaux de Rickenbach et de La Milloque étaient considérés comme synchrones. Ces deux gisements ont livré : *Microbunodon minimus* CUVIER, petit Anthracotheriidae caractéristique du Stampien supérieur; et parmi les rongeurs *Eucricetodon praecursor* SCHAUB, Cricetidae caractéristique du niveau de Rickenbach. Les Rhinocerotidae montrent que le niveau de Rickenbach est vraisemblablement un peu plus ancien que celui de La Milloque. Le premier niveau marque l'extinction des *Ronzothères* et le second l'arrivée des *Brachypothères*. Cette différence d'âge, sans doute très faible, doit également se traduire par une différence de degré évolutif entre les populations de *E. praecursor* de ces deux localités. Malheureusement, il ne nous a pas été possible de le vérifier. En effet, si nous avons bien récolté un abondant matériel de ce Cricetidae à La Milloque, les quelques dents de Rickenbach, conservées au Musée de Bâle, sont bien trop peu nombreuses pour permettre une comparaison valable.

#### f. — Conclusions et phylogénie

L'étude du nouveau matériel récolté à Villebramar nous a permis de montrer de très importantes fluctuations individuelles au sein d'une même population de *Ronzothères*. Certaines d'entre elles, comme par exemple la plus ou moins forte molarisation des prémolaires, sont si importantes qu'elles

enlèvent pratiquement toute valeur systématique (pour la détermination des pièces isolées) au caractère qui les subit. D'autres, par exemple la plus ou moins grande profondeur des post-fossettes des dents jugales supérieures, le plus ou moins grand développement de la crête postérieure de l'ectolophe de  $M^3$ , le plus ou moins fort encochement lingual, des vallées internes des dents jugales inférieures, etc., semblent pouvoir donner une bonne image des variations verticales d'un tronçon de la phylogénèse du genre. Ainsi, au sein de la population de Villebramar, nous avons rencontré tous les intermédiaires morphologiques entre des types plus primitifs et des types plus évolués que la moyenne. De tout ceci, il ressort clairement que la détermination d'une pièce isolée sera des plus conjecturales et qu'une approche convenable du degré évolutif ne pourra être réalisée qu'à partir d'un grand échantillonnage. Malheureusement, la plupart des gisements n'ont livré qu'un matériel peu abondant et très fragmentaire dont il est difficile de préciser le stade évolutif.

Malgré les difficultés inhérentes à la dualité « grandes variations individuelles – matériel peu abondant », nous pensons pouvoir donner une bonne image, actuellement la plus vraisemblable, de l'évolution et de la phylogénie des Ronzothères.

En Europe de l'Ouest, les Ronzothères arrivent un peu après le début du Sannoisien (niveau de Ronzon) et s'éteignent avant la fin du Stampien; en effet, ils sont actuellement inconnus après le niveau de Rickenbach. Pendant cette période, il semble bien que l'on puisse distinguer trois espèces: *R. velaunum*, *R. filholi*, *R. romani* qui dérivent les unes des autres, dans le temps, par évolution sur place. Ceci revient à dire qu'en Europe de l'Ouest, l'évolution des Ronzothères se traduit par une anagénèse.

Cette manière de voir est bien différente de celle proposée par Heissig en 1969. En effet, cet auteur distingue deux espèces (*R. velaunum* et *R. filholi*) – dont l'une comporte trois sous-espèces (*R. filholi filholi*, *R. filholi elongatum* et *R. filholi romani*) – évoluant indépendamment en lignées différentes.

Tout d'abord, rappelons que l'étude du matériel de Villebramar nous a montré l'impossibilité de distinguer les deux sous-espèces *filholi* et *elongatum*. En effet, sur le plan anatomique, elles s'intègrent parfaitement dans la limite des variations individuelles observées à Villebramar et, de plus, la position stratigraphique exacte de leur gisement-type ne peut être précisée. En ce qui concerne la troisième sous-espèce, *R. filholi romani*, l'ensemble de ses traits anatomiques, pour la plupart nettement plus progressifs que ceux de *R. filholi*, justifie pleinement à nos yeux que lui soit conservé le statut spécifique qui lui a été donné par Kretzoi en 1940.

Notre conception de l'espèce-type du genre *Ronzotherium* (*R. velaunum*) est, elle aussi, bien différente de celle de Heissig. Cette espèce, nous l'avons vu, n'est connue dans son gisement-type que par un matériel si fragmentaire qu'il est bien difficile de

s'en faire une idée précise, notamment en ce qui concerne la denture supérieure. Heissig a cru pouvoir en donner une meilleure image en y rapportant notamment le magnifique crâne de Vendèze et le matériel de St-André, St-Henri près de Marseille. Nous avons vu que le matériel de ces gisements, par ses caractères anatomiques plus évolués, se rattache nettement à l'espèce *R. romani*. Nous lui avons attribué le Ronzothère de Lagny-Thorigny, mais ces quelques restes n'apportent pas de traits anatomiques nouveaux. Seul le matériel de Ronzon, son gisement-type, est donc encore le plus utilisable. Comparé à *R. filholi*, nous avons vu qu'il en diffère aussi bien au niveau de la denture qu'au niveau des membres, par quelques traits plus primitifs. Ce qui, ajouté à sa position stratigraphique plus ancienne, nous a conduit à conserver les deux espèces. Mais nous conviendrons volontiers que seule la découverte de nouveau matériel dans le Sannoisien permettra de préciser cette manière de voir.

L'ensemble du matériel Ouest-européen peut donc se regrouper dans les trois espèces *R. velaunum*, *R. filholi*, *R. romani*. Le fait que certaines pièces présentent des caractères intermédiaires entre deux de ces espèces, par exemple le crâne de Vendèze, montre bien que nous avons affaire à une évolution continue de type anagénétique. Les transformations évolutives qui en résultent se traduisent, de l'espèce la plus ancienne vers l'espèce la plus récente, notamment par :

- au niveau du crâne : un raccourcissement de la région temporo-occipitale et un déplacement vers l'avant des orbites;

- au niveau de la mandibule : la branche horizontale devient plus haute et plus massive; les  $I_2$  sont de plus en plus proclives, ce qui tend finalement à la perte de l'occlusion  $I^1-I_2$ ; le bord postérieur de la symphyse recule progressivement;

- au niveau de la denture de lait : forte réduction de la  $D_1$ ; réduction du lobe antérieur de  $D_2$  et  $D_3$ ;

- au niveau de la denture définitive : par la perte de la  $I_1$  chez les formes les plus évoluées;

- aux prémolaires supérieures, le paracône s'élargit et devient moins saillant; le métalophe s'incline vers l'avant et la post-fossette, courte chez les formes primitives, s'allonge chez les formes plus évoluées; le cingulum lingual, fort et droit chez les formes primitives, devient de plus en plus ondulé et tend parfois à se réduire;

- aux molaires supérieures, le cingulum lingual, d'abord bien marqué, finit par s'effacer à peu près complètement; crochet et crista à peine marqués chez les formes les plus anciennes deviennent forts chez les plus récentes; la crête postérieure de l'ectolophe, d'abord très forte, s'estompe avec le temps; les post-fossettes des prémolaires et molaires supérieures deviennent de plus en plus profondes;

- aux prémolaires et molaires inférieures, les cingulum vestibulaire et lingual se réduisent avec

le temps; les vallées internes s'encoquent de plus en plus lingualement;  $P_2$  et  $P_3$  tendent à se réduire, et chez les formes les plus évoluées,  $P_2$  est même très raccourcie.

Il est à remarquer qu'au cours de l'évolution, les dents des Ronzothères restent brachyodontes. Par contre, l'approfondissement de la post-fossette et de la partie labiale du médianus permet aux crêtes de s'effacer moins rapidement par usure. Il s'agit là d'une modalité anatomique que l'on pourrait qualifier de « hypsodontie inverse ». Bien entendu, les changements observés au niveau des vallées internes des molaires inférieures correspondent à un processus analogue.

La phylogénie proposée par Heissig (1969, p. 123) ne peut, elle non plus, être retenue. En effet, les deux sous-espèces *R. filholi elongatum* et *R. filholi romani* restent contemporaines et non distinctes géographiquement car présentes dans le Bassin d'Aquitaine, l'une à Montans et Villebramar, l'autre à Comberatière. D'autre part, les quatre formes de Heissig sont connues en Auvergne (*R. velaunium* à Ronzon et Vendèze, *R. filholi filholi* dans le Quercy et à Bournoncle, *R. filholi elongatum* à Cournon, *R. filholi romani* à Vodable, Brons). Le schéma proposé par cet auteur conduirait alors à des incompatibilités d'ordre systématique (coexistence de deux sous-espèces dans un même bassin sédimentaire) et d'ordre écologique (coexistence, au Stampien, de trois formes anatomiquement très voisines).

En dehors de l'Europe occidentale, deux autres espèces ont été rapportées par Heissig (1969) au genre *Ronzotherium*, l'une *R. kochi* (KRETZOÏ, 1940) provenant de l'Oligocène moyen de Roumanie, l'autre *R. brevirostre* (BELIAJEVA, 1954) de l'Oligocène inférieur de Mongolie.

La première, *R. kochi* ( $\equiv$  *Praeaceratherium minus* FILHOL in Koch, 1911) présente de nombreuses ressemblances avec *Epiaceratherium bolcense*. Les deux espèces ont, notamment, des dents jugales supérieures à couronne basse et à ectolophe très incliné; aux molaires, l'antécrochet est présent, le crochet faible ou à peine indiqué, la crista manque et la crête postérieure de l'ectolophe de  $M^3$  est très forte; les prémolaires se molarisent d'avant en arrière et  $P^3$ - $P^4$  ont un contour subtriangulaire. À côté de ces similitudes, l'espèce roumaine, plus récente que celle de Vénétie, présente quelques traits plus progressifs. Les prémolaires possèdent une crista et sont plus molarisées;  $P^2$  est molariforme;  $P^3$  et  $P^4$  ont un métalophe plus long et recourbé en S;  $P^3$  est submolariforme tandis que  $P^4$  est encore prémolariforme. De plus, l'espèce de Transylvanie a une taille un peu plus forte. Par ailleurs, *R. kochi* se distingue nettement, par sa très petite taille et ses caractères plus primitifs, des Ronzothères Ouest-européens de même âge. C'est pourquoi, compte tenu de ces quelques remarques, nous serions plus enclins à considérer l'espèce roumaine comme une espèce évoluée du genre *Epiaceratherium*, pouvant vraisemblablement dériver de *E. bolcense*. Seule la

découverte de nouveaux documents permettra de confirmer cette interprétation. En effet, la denture antérieure si particulière (3/2 I 1/0 C) de *E. bolcense*, qui se retrouve chez le Caenopinae américain *Trigonias*, est inconnue chez *E. ? kochi*.

La seconde, *Ronzotherium* (= *Symphysorrhachis*) *brevirostre*, présente bien les caractères du genre, mais là encore, ses rapports exacts avec les espèces Ouest-européennes ne pourront être précisés qu'après la découverte de nouveau matériel. Elle se distingue de *R. velaunium*, l'espèce Ouest-européenne contemporaine, essentiellement par : une mandibule plus haute et plus massive (hauteur  $\times$  largeur en mm sous :  $P_2 = 85 \times 42,5$ ;  $M_3 = 93 \times 49$ ) dont le bord postérieur de la symphyse situé au niveau de  $P_2$  est plus reculé; la  $P_1$  est monoradiculée; la carène symphysaire est plus forte; la  $I_1$  plus grande. Compte tenu des modalités évolutives que nous avons établies pour les Ronzothères européens, la coexistence chez la forme mongole, de caractères primitifs (carène forte,  $I_1$  grande) et de caractères évolués (mandibule très haute et massive) montre bien qu'il s'agit d'une espèce distincte.

En résumé, il apparaît donc que les Caenopinae sont représentés en Eurasie par deux genres bien différents : *Ronzotherium* et *Epiaceratherium*, et ceci dès l'Oligocène inférieur. À la même époque, ils sont connus dans le Nouveau Monde par le genre *Trigonias*. Ce dernier, très proche du genre *Epiaceratherium*, s'en distingue à la fois par des caractères plus primitifs ( $MC V$  moins réduit) et des caractères plus progressifs (prémolaires plus évoluées). Il semble donc raisonnable de concevoir que ces deux genres admettent un ancêtre commun – à dentition antérieure complète et à main tétradactyle – situé dans l'Eocène moyen ou supérieur. Les formes du genre *Hyrachyus* LEIDY, 1871 – bien connues en Amérique du Nord, mais également présentes en Europe et probablement aussi en Asie – à denture antérieure complète, à  $M_3$  sans troisième lobe et à main tétradactyle, peuvent donner une bonne image de ce que devait être dans l'Eocène moyen la forme ancestrale. À partir d'elles, se sont diversifiés dans l'Eocène les Hyracodontidae. Ces derniers, encore incomplètement connus, comprennent au début de l'Eocène supérieur : d'une part, en Amérique du Nord, des formes de type coureur (*Triplopus* COPE, 1880) à main tridactyle et, d'autre part, en Asie, des formes telles que *Forstercooperia* WOOD, 1939 et *Prohyracodon* KOCH, 1897 dont on ne sait pas encore si elles avaient une main à trois ou quatre doigts. Si, parmi ces dernières, devaient se révéler des formes tétradactyles, l'ancêtre éocène supérieur des Caenopinae serait à rechercher en Asie et à leur voisinage. À partir de cette forme, encore inconnue, se serait alors différencié l'ensemble des Caenopinae selon un processus migratoire analogue à celui que nous avons mis en évidence pour les Entelodontidae. Par migration vers l'Est, les descendants de cette forme ancestrale gagnent le Nouveau Monde où ils évolueront sur place pour donner les Caenopinae amé-

ricains; tandis que, vers l'Ouest, ils gagnent l'Europe où ils sont représentés par les genres *Ronzotherium* et *Epiaceratherium*.

D'après Wood (1927), les Caenopinae dériveraient d'un Rhinocerotidé primitif de l'Eocène supérieur d'Amérique du Nord (Bassins de Washakie et de Uinta), *Eotrigonias* WOOD, 1927. Cette hypothèse ne peut être retenue. En effet, Matthew (1931), puis Radinsky (1967) ont montré que *Eotrigonias* est synonyme de *Triplopus* COPE, 1880, un Hyracodontidae. Ce dernier, à main tridactyle, ne saurait être l'ancêtre de formes à main tétradactyle.

Les grands traits de l'histoire des Caenopinae peuvent donc déjà être esquissés; mais, pour préciser les rapports exacts entre les différents genres, de nouveaux documents fossiles sont nécessaires car l'Asie, berceau possible de la sous-famille, n'a actuellement livré qu'une seule espèce de Caenopinae, elle-même connue par une seule mandibule.

### RONZOTHERIUM FILHOLI (OSBORN)

Liste du matériel provenant du gisement de Villebramar (Bassin d'Aquitaine) et conservé au :

#### Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris

- N° 1927-14 : Md gauche portant  $P_2-M_3$   
 N° 1927-14 :  $P_3, M_2$  (fragment),  $M_3$  droite  
 Sans numéro :  $P_3$  gauche  
 N° 1927-14 :  $M_1$  droite  
 Sans numéro :  $M_3$  gauche

#### Musée des Sciences Naturelles de Bâle

- Vbr. 62 : Mx gauche portant  $D^1 P^2-M^2$   
 Vbr. 63 : Mx droit portant  $P^2-M^1$   
 Vbr. 72 : Md gauche portant  $P_2-M_3$

#### Laboratoire de Géologie Historique et Paléontologie de la Faculté des Sciences de Marseille - St-Charles

- N° 589 :  $D^2-D^3$  gauche  
 Sans numéro : Mx droit portant  $P^4-M^3$   
 N° 174 :  $I^1$  gauche  
 N° 174 :  $P^2$  droite,  $P^2$  gauche,  $P^3$  gauche  
 N° 120 :  $P^4$  droite  
 N° 172 :  $M^1$  droite  
 N° 171 :  $M^3$  gauche  
 Sans numéro : Md portant  $P_4-M_3$  droite et gauche  
 Sans numéro : Md portant  $P_2-M_3$  droite et gauche  
 Sans numéro : Md gauche portant  $M_1-M_3$

- N° 175 :  $P_2$  droite  
 Sans numéro :  $P_3$  gauche

#### Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de la Faculté des Sciences de Poitiers (Collections M. Brunet)

- Vil. 1967-1 : Un crâne  
 Vil. 1970-17 : Mx droit portant  $D^1-D^4 M^1$   
 Vil. 1971-109 : Mx gauche portant  $D^1-D^2$   
 Vil. 1972-108 : Mx droit portant  $D^1-D^4 M^1$   
 Vil. 1973-22 : Mx droit portant  $D^1-D^4$   
 Vil. 1973-172 : Mx gauche portant  $D^2-D^3$   
 Vil. 1974-175 : Mx gauche portant  $D^1-D^3$   
 Vil. 1974-201 :  $D^3-D^4$  gauche  
 Vil. 1974-223 :  $D^1$  droite  
 Vil. 1974-224 :  $D^1$  gauche  
 Vil. 1971-123 :  $D^3$  gauche  
 Vil. 1973-212 :  $D^3$  gauche  
 Vil. 1973-215 :  $D^3$  gauche  
 Vil. 1967-2 :  $D^4$  gauche  
 Vil. 1973-211 :  $D^4$  gauche  
 Vil. 1974-207 :  $D^4$  droite  
 Vil. 1970-78 : Md droite portant  $D_3$   
 Vil. 1970-183 : Md droite portant  $D_1-D_4 M_1$   
 Vil. 1971-54 : Md gauche portant  $D_2-D_4$   
 Vil. 1973-126 : Md gauche portant  $D_3$   
 Vil. 1973-148 : Md gauche portant  $D_1-D_4 M_1$   
 Vil. 1972-7 :  $D_4$  gauche  
 Vil. 1968-8 : Mx droit portant  $D^1 P^2-P^4$   
 Vil. 1969-46 : Mx gauche portant  $P^2-M^3$   
 Vil. 1970-49 : Mx droit portant  $P^2-M^2$   
 Vil. 1970-210 : Mx gauche portant  $P^3-P^4$   
 Vil. 1973-34 : Mx gauche portant  $P^2-M^3$   
 Vil. 1973-37 : Mx gauche portant  $P^3-P^4$   
 Vil. 1973-53 : Mx gauche portant  $P^2-P^3$   
 Vil. 1969-89 :  $I^1$  droite  
 Vil. 1970-218 :  $I^1$  gauche  
 Vil. 1970-219 :  $I^1$  gauche  
 Vil. 1970-220 :  $I^1$  droite  
 Vil. 1970-221 :  $I^1$  droite  
 Vil. 1970-222 :  $I^1$  droite  
 Vil. 1970-223 :  $I^1$  droite  
 Vil. 1973-219 :  $I^1$  droite  
 Vil. 1970-224 :  $I^2$  droite  
 Vil. 1971-126 :  $I^2$  droite  
 Vil. 1973-220 :  $I^2$  gauche  
 Vil. 1969-84 :  $P^3$  gauche  
 Vil. 1973-213 :  $P^3$  gauche  
 Vil. 1973-214 :  $P^3$  gauche  
 Vil. 1974-230 :  $P^3$  droite  
 Vil. 1969-85 :  $P^4$  droite  
 Vil. 1970-211 :  $P^4$  gauche  
 Vil. 1971-124 :  $P^4$  droite  
 Vil. 1970-172 :  $M^1$  droite  
 Vil. 1969-86 :  $M^2$  gauche  
 Vil. 1971-74 :  $M^2$  gauche  
 Vil. 1971-91 :  $M^2$  droite  
 Vil. 1972-20 :  $M^2$  droite  
 Vil. 1968-9 :  $M^3$  gauche  
 Vil. 1968-10 :  $M^3$  gauche  
 Vil. 1969-87 :  $M^3$  droite  
 Vil. 1971-40 :  $M^3$  droite

- Vil. 1972-121 : M<sup>3</sup> droite  
 Vil. 1973-86 : M<sup>3</sup> droite  
 Vil. 1970-213 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1971-25 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1972-53 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1972-66 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1972-124 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1973-2 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1973-27 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1973-49 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1973-77 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1973-216 : I<sub>2</sub>  
 Vil. 1969-53 : Md droite portant M<sub>2</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1969-81 : Md gauche portant P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1969-94 : Md gauche portant P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1970-43 : Md droite portant P<sub>4</sub> (bourgeon)  
 Vil. 1972-52 : Md gauche portant M<sub>3</sub> (bourgeon)  
  
 Vil. 1972-75 : Md droite portant P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub>  
 Vil. 1973-1 : Md gauche portant P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1973-20 : Md droite portant P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1973-187 : Md droite portant D<sub>1</sub> P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1974-15 : Md gauche portant D<sub>1</sub> P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub>  
 Vil. 1970-214 : P<sub>2</sub> droite  
 Vil. 1974-232 : P<sub>2</sub> gauche  
 Vil. 1970-69 : P<sub>3</sub> gauche  
 Vil. 1970-215 : P<sub>3</sub> droite  
 Vil. 1970-216 : P<sub>3</sub> droite  
 Vil. 1974-116 : P<sub>3</sub> gauche  
 Vil. 1973-217 : M<sub>3</sub> droite  
  
 Vil. 1969-33 : Atlas  
 Vil. 1971-71 : Atlas  
 Vil. 1972-72 : Atlas  
 Vil. 1972-109 : Atlas  
 Vil. 1973-159 : Atlas  
 Vil. 1974-12 : Axis  
 Vil. 1974-236 : Axis  
  
 Vil. 1969-11 : Omoplate gauche  
 Vil. 1970-37 : Omoplate gauche  
 Vil. 1970-71 : Omoplate gauche  
 Vil. 1970-148 : Omoplate gauche  
 Vil. 1972-125 : Omoplate gauche  
 Vil. 1973-13 : Omoplate gauche  
 Vil. 1973-177 : Omoplate droite  
 Vil. 1974-40 : Omoplate gauche  
  
 Vil. 1969-1 : Humérus gauche  
 Vil. 1969-35 : Humérus droit (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1970-25 : Humérus droit  
 Vil. 1970-93 : Humérus gauche (moitié distale sans épiphyse)  
 Vil. 1970-176 : Humérus droit (moitié distale)  
 Vil. 1970-225 : Humérus gauche  
 Vil. 1970-226 : Humérus gauche (moitié distale)  
 Vil. 1971-97 : Humérus droit  
 Vil. 1971-127 : Humérus droit (moitié distale sans épiphyse)  
 Vil. 1972-89 : Humérus gauche (moitié distale sans épiphyse)  
  
 Vil. 1973-28 : Humérus gauche (moitié distale)  
 Vil. 1973-105 : Humérus droit  
 Vil. 1973-115 : Humérus droit  
 Vil. 1973-144 : Humérus droit (moitié distale)  
 Vil. 1974-23 : Humérus droit  
 Vil. 1974-41 : Humérus gauche (moitié distale)  
 Vil. 1974-52 : Humérus droit  
 Vil. 1974-65 : Humérus droit (moitié distale)  
 Vil. 1974-76 : Humérus gauche (fragment distal)  
 Vil. 1974-87 : Humérus gauche (moitié distale)  
  
 Vil. 1969-3 : Radius gauche  
 Vil. 1969-17 : Radius droit  
 Vil. 1969-23 : Radius droit  
 Vil. 1969-60 : Radius gauche  
 Vil. 1970-27 : Radius gauche  
 Vil. 1970-56 : Radius gauche  
 Vil. 1970-200 : Radius droit  
 Vil. 1970-228 : Radius gauche  
 Vil. 1971-8 : Radius gauche  
 Vil. 1971-23 : Radius gauche (moitié proximale)  
 Vil. 1971-38 : Radius gauche (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1971-73 : Radius gauche (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1972-34 : Radius gauche (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1972-94 : Radius droit  
 Vil. 1973-134 : Radius gauche  
 Vil. 1973-142 : Radius gauche (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1973-225 : Radius droit (épiphyse proximale)  
 Vil. 1974-6 : Radius gauche (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1974-34 : Radius gauche (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1974-37 : Radius droit  
 Vil. 1974-200 : Radius droit (sans épiphyse distale)  
  
 Vil. 1969-20 : Cubitus gauche  
 Vil. 1969-73 : Cubitus gauche  
 Vil. 1970-3 : Cubitus gauche (moitié proximale)  
 Vil. 1970-110 : Cubitus droit (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1970-138 : Cubitus droit (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1971-63 : Cubitus gauche  
 Vil. 1973-193 : Cubitus droit (moitié proximale)  
 Vil. 1974-38 : Cubitus gauche  
 Vil. 1974-109 : Cubitus gauche  
 Vil. 1974-220 : Cubitus gauche  
 Vil. 1974-234 : Cubitus gauche  
  
 Vil. 1971-12 : Scaphoïde gauche  
 Vil. 1973-224 : Scaphoïde droit  
 Vil. 1970-33 : Semi-lunaire droit

- Vil. 1970-117 : Semi-lunaire gauche  
 Vil. 1974-40 : Pyramidal droit  
 Vil. 1971-130 : Trapézoïde droit  
 Vil. 1970-142 : Magnum gauche
- Vil. 1970-70 : MC II gauche  
 Vil. 1972-126 : MC II gauche  
 Vil. 1974-142 : MC II gauche  
 Vil. 1974-207 : MC II droit  
 Vil. 1970-15 : MC III gauche  
 Vil. 1973-42 : MC III droit (sans épiphyse distale)  
 Vil. 1974-43 : MC III droit  
 Vil. 1974-210 : MC III gauche  
 Vil. 1974-212 : MC III gauche  
 Vil. 1970-34 : MC IV droit  
 Vil. 1970-59 : MC IV gauche (épiphyse distale)  
 Vil. 1972-12 : MC IV gauche  
 Vil. 1973-162 : MC IV gauche  
 Vil. 1974-169 : MC IV droit  
 Vil. 1974-198 : MC IV gauche
- Vil. 1970-229 : Coxal gauche  
 Vil. 1971-26 : Coxal gauche  
 Vil. 1971-27 : Coxal gauche  
 Vil. 1972-114 : Coxal droit  
 Vil. 1973-79 : Coxal gauche  
 Vil. 1973-108 : Coxal droit  
 Vil. 1974-34 : Coxal gauche
- Vil. 1970-99 : Fémur droit (moitié proximale sans épiphyse)  
 Vil. 1970-100 : Fémur gauche (sans épiphyse proximale)  
 Vil. 1970-151 : Fémur gauche  
 Vil. 1972-23 : Fémur gauche  
 Vil. 1972-49 : Fémur droit  
 Vil. 1973-17 : Fémur droit  
 Vil. 1973-112 : Fémur gauche  
 Vil. 1974-66 : Fémur gauche  
 Vil. 1974-179 : Fémur droit  
 Vil. 1974-204 : Fémur gauche (diaphyse)  
 Vil. 1971-129 : Rotule gauche (fragment)
- Vil. 1969-49 : Tibia gauche  
 Vil. 1969-56 : Tibia droit  
 Vil. 1969-77 : Tibia gauche  
 Vil. 1970-8 : Tibia gauche  
 Vil. 1970-54 : Tibia droit (sans épiphyse proximale)  
 Vil. 1970-158 : Tibia droit  
 Vil. 1971-36 : Tibia droit  
 Vil. 1971-46 : Tibia gauche  
 Vil. 1971-59 : Tibia gauche  
 Vil. 1972-22 : Tibia gauche  
 Vil. 1973-44 : Tibia droit  
 Vil. 1973-130 : Tibia droit (sans épiphyse proximale)  
 Vil. 1973-143 : Tibia gauche (sans épiphyse proximale)  
 Vil. 1973-158 : Tibia gauche  
 Vil. 1973-163 : Plateau tibial droit  
 Vil. 1973-221 : Tibia droit
- Vil. 1974-9 : Tibia droit
- Vil. 1970-26 : Péroné gauche  
 Vil. 1970-168 : Péroné (sans épiphyses)  
 Vil. 1973-4 : Péroné droit  
 Vil. 1973-222 : Péroné (sans épiphyses)
- Vil. 1972-81 : Astragale gauche  
 Vil. 1974-235 : Astragale gauche  
 Vil. 1969-52 : Calcanéum gauche  
 Vil. 1970-132 : Calcanéum gauche  
 Vil. 1970-187 : Calcanéum droit  
 Vil. 1970-196 : Calcanéum gauche  
 Vil. 1971-41 : Calcanéum droit  
 Vil. 1973-137 : Calcanéum gauche  
 Vil. 1974-191 : Calcanéum gauche  
 Vil. 1974-222 : Calcanéum gauche  
 Vil. 1970-129 : Cuboïde gauche  
 Vil. 1972-127 : Naviculaire gauche  
 Vil. 1970-139 : 3<sup>e</sup> cunéiforme gauche
- Vil. 1970-178 : MT II gauche (moitié proximale)  
 Vil. 1969-8 : MT III droit  
 Vil. 1970-10 : MT III droit  
 Vil. 1970-44 : MT III droit  
 Vil. 1970-230 : MT III droit (moitié proximale)  
 Vil. 1971-94 : MT III droit  
 Vil. 1972-46 : MT III droit (sans épiphyses)  
 Vil. 1974-128 : MT III droit  
 Vil. 1973-223 : MT IV gauche  
 Vil. 1974-165 : MT IV droit

## B. - FAMILLE DES HYRACODONTIDAE COPE, 1879

### SOUS-FAMILLE DES EGGYSODONTINAE VIRET, 1958

= Allaceropinae WOOD, 1932

genre-type : *Eggysodon* ROMAN, 1910

En 1958, Viret propose la diagnose suivante : « Rhinocerotidae aux canines développées en défenses, associées à des prémolaires très primitives où P<sup>2</sup> est plus évoluée que les suivantes, ainsi qu'à des molaires typiquement rhinocéroïdes. Membres relativement grêles ».

Depuis Roman (1910), l'appartenance des Eggysodontes à la famille des Rhinocerotidae était classiquement admise. Radinsky (1966) a proposé, il nous semble à juste titre, qu'ils appartenait en réalité à la famille des Hyracodontidae. En effet, le degré de spécialisation de la denture antérieure, très caractéristique chez les Périssodactyles Cératomor-

phes, lui a permis de montrer que la famille des Rhinocerotidae doit être restreinte aux formes à canines absentes (une petite canine supérieure n'est conservée que chez les formes les plus primitives : *Trigonias* et *Epiaceratherium*), à grande I<sup>1</sup> s'allongeant mésio-distalement et à I<sub>2</sub> proclive développée en défense. Chez les Amaryodontidae, la denture frontale est complète et la taille des incisives est toujours réduite par rapport à celle des canines qui tendent à se développer en très fortes défenses. Chez les Hyracodontidae, la denture frontale est au contraire peu ou pas spécialisée : généralement les incisives sont petites, de taille subégales et les canines dressées également petites, parfois de taille moyenne. Le genre *Eggysodon*, à denture frontale primitive (incisives petites et canines dressées de taille moyenne), à dents jugales de type rhinocéroïde (non amynodontide) et à membre antérieur tridactyle, semble bien devoir être rapporté aux Hyracodontidae.

Au sein de ces derniers, les Eggysodontes présentent des traits assez particuliers et il semble préférable de les regrouper dans la sous-famille des Eggysodontinae pour laquelle nous proposons la diagnose suivante :

Hyracodonte de grande taille à membres assez élancés et à main tridactyle.

Les incisives inférieures sont réduites à une ou deux, les supérieures sont inconnues.

Canines dressées, développées en crocs de taille moyenne. Crâne sans crête sagittale. D<sub>1</sub> probablement persistante et non remplacée par une P<sub>1</sub>. Prémolaires primitives, P<sup>2</sup> submolariforme, plus progressive que P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>. Molaires supérieures avec antécrochet, M<sup>3</sup> à crête postérieure du métacône bien marquée.

RÉPARTITION : Oligocène en Eurasie.

Que l'ensemble de ces caractères soit d'ordre supra-générique ou simplement générique ne sera définitivement mis en évidence qu'avec une meilleure connaissance des Hyracodontes et plus particulièrement des formes eurasiatiques.

#### 1. - GENRE *EGGYSODON* ROMAN, 1910

- *Ronzotherium auct. non* AYMARD, 1854
- 1915 - *Epiaceratherium* BORISSIAK non ABEL, 1915
- 1930 - *Engyodon* STEHLIN
- 1932 - *Allacerops* WOOD

ESÈCE-TYPE : *Eggysodon osborni* (SCHLOSSER, 1902).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE : début du Sannoisien (niveau de Soumaillies) à la fin du Stampien (il est absent dans le niveau de La Milloque).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe et Asie.

DIAGNOSE : la même que celle de la sous-famille.

#### HISTORIQUE

Les Eggysodontes ont été l'objet de vicissitudes taxonomiques nombreuses.

En 1886, Rames attribue une mandibule d'un petit Rhinocérotoïde à canine dressée, provenant de Brons dans le Cantal, à une nouvelle espèce *Acerotherium gaudryi* n.sp.

En 1900, Osborn, dans son étude sur la phylogénie des Rhinocéros d'Europe, rapporte l'espèce de Rames au genre *Ronzotherium*.

Schlosser en 1902 attribue une M<sup>1</sup> de petite taille provenant du Sidérolithique de Veringenstadt (Allemagne), à *Ronzotherium (?) osborni* n.sp.

Roman (1910 et 1912), après étude d'un nouveau matériel, dont un maxillaire - avec une forte canine (la couronne est brisée) et les dents jugales sauf P<sup>4</sup> (Musée de Montauban), provenant des Phosphorites du Quercy - qu'il rapporte à l'espèce de Schlosser, propose pour ces formes de petite taille à canines supérieure et inférieure dressées un nouveau nom de genre, *Eggysodon* avec pour espèce-type, *E. osborni* SCHLOSSER.

Borissiak (1915 et 1918) rapporte au genre *Epiaceratherium* ABEL, 1910 un magnifique squelette d'un petit Rhinocérotoïde à membre antérieur tridactyle et à canines supérieure et inférieure bien développées pour lequel il crée la nouvelle espèce *E. turgicus*.

Dal Piaz (1930) a montré à juste titre que l'espèce de Borissiak n'est pas congénérique de *Epiaceratherium bolcense* ABEL qui possède une denture frontale bien différente (3/2 I 1/0 C, avec canine supérieure réduite, à peine plus grande que I<sup>3</sup>) et un membre antérieur tétradactyle à MC V réduit, mais complet.

En 1930, Stehlin, pour des raisons d'ordre grammatical, émende *Eggysodon* ROMAN en *Engyodon*.

Enfin Wood en 1932, propose pour toutes ces petites formes le nouveau nom de genre *Allacerops* avec comme espèce-type *Allacerops osborniana* nov. sp. (holotype : le maxillaire des Phosphorites du Quercy conservé au Musée de Montauban et rapporté par Roman à *Eggysodon osborni*).

En résumé, ces petits rhinocéros à canines dressées ont donc été successivement rapportés à six genres : *Acerotherium*, *Ronzotherium*, *Eggysodon*, *Epiaceratherium*, *Engyodon* et *Allacerops*.

Ils ne peuvent appartenir au genre *Acerotherium* qui regroupe des formes connues plus tardivement, sans canine, à prémolaires très molarisées, beaucoup plus progressives et à membre antérieur tétradactyle. Compte tenu de ce qui a été déjà dit plus haut, leur appartenance aux genres *Ronzotherium* et *Epiaceratherium* est à exclure. Par ailleurs, la



validité du nom de genre *Allacerops* ne pourrait être retenue que si l'espèce *E. osborni* SCHLOSSER, 1902 (holotype : une molaire supérieure de Veringenstadt) n'était pas congénérique de *A. osborniana* WOOD, 1932 (holotype : maxillaire des Phosphorites du Quescy; Musée de Montauban). Or la molaire de Veringenstadt, de construction très simple (pl. V, fig. 3 in Schlosser, 1902) est tout à fait semblable à son homologue du maxillaire des Phosphorites (pl. I, fig. 1a in Roman, 1912). De plus, Schlosser lui-même (1902) signale que la molaire de Veringenstadt « est, par tous ses détails et ses dimensions, très comparable à la molaire des Phosphorites que Osborn a représentée et qui se trouve dans les collections de Paris ». C'est donc à juste titre que Roman a rapporté le maxillaire des Phosphorites à l'espèce de Schlosser. En conséquence, la loi d'antériorité donne priorité au nom de genre *Eggysodon* ROMAN, 1910 (espèce-type : *E. osborni*) qui, seul, peut être retenu.

#### REMARQUE

En Europe, les Eggysodontes ne sont connus que par un matériel rare, très fragmentaire, de position stratigraphique souvent imprécise. En Asie, mis à part le magnifique squelette du Kazakhstan - *E. turgaicus* (BORISSIAK, 1918), on ne connaît que quelques maigres restes provenant du désert de Gobi - *E. minor* (BELIAJEVA, 1954). Dans ces conditions, il paraît donc prématuré d'en entreprendre la révision au niveau spécifique. La plupart des espèces européennes habituellement retenues, telles que : *E. osborni* SCHLOSSER, *E. gaudryi* RAMES, *E. pomeli* ROMAN ne diffèrent entre elles que par des détails qui pourraient tout aussi bien correspondre à des variations individuelles; variations que le très maigre matériel actuellement en collection ne permet pas d'apprécier à leur exacte valeur. Ainsi, *E. osborni* se distinguerait de *E. gaudryi* par sa plus petite taille et par la présence aux dents jugales inférieures d'un cingulum vestibulaire rudimentaire; sur l'holotype de *E. gaudryi*, le cingulum vestibulaire est au contraire très fort. Or Stehlin (1930) rapporte à *Eggysodon* (= *Engysodon*) sp. une mandibule provenant de Puylaurens (Tarn) dont il précise qu'elle est de la taille de *E. osborni*, mais possède le cingulum de *E. gaudryi*. Enfin, à Villebramar, nous allons décrire des molaires inférieures avec ou sans cingulum externe. Par ailleurs, *E. pomeli*, connu par une seule pièce, se différencierait de *E. osborni* essentiellement par sa plus petite taille. A cet ensemble, nous apportons le matériel de Villebramar, matériel stratigraphiquement bien repéré, comportant, entre autres, quelques os des membres - jusqu'alors inconnus en Europe - qui vont permettre d'intéressantes comparaisons avec la forme du Kazakhstan. Ce matériel, compte-tenu des incertitudes qui planent sur les critères discriminants retenus par les auteurs entre les diverses espèces, sera, en attendant de nouveaux documents fossiles, rapporté à *Eggysodon* sp. Enfin, nous décrivons une  $D_3$  de Soumailles

(Bassin d'Aquitaine) qui représente le plus ancien reste (base de l'Oligocène) actuellement connu du genre.

#### a. - Description de l'*Eggysodon* de Villebramar

Ce gisement nous a livré notamment un fragment de crâne, une mandibule avec denture de lait et quelques os des membres (liste détaillée à la fin de ce chapitre).

Du même gisement, sont conservés au Musée de Bâle deux molaires inférieures (Coll. de Bonal, Vbr 25 et 26) et un fragment de mandibule portant  $D_3$ - $D_4$  (Vbr. 82).

#### CRÂNE (pl. XXVIa et fig. 18)

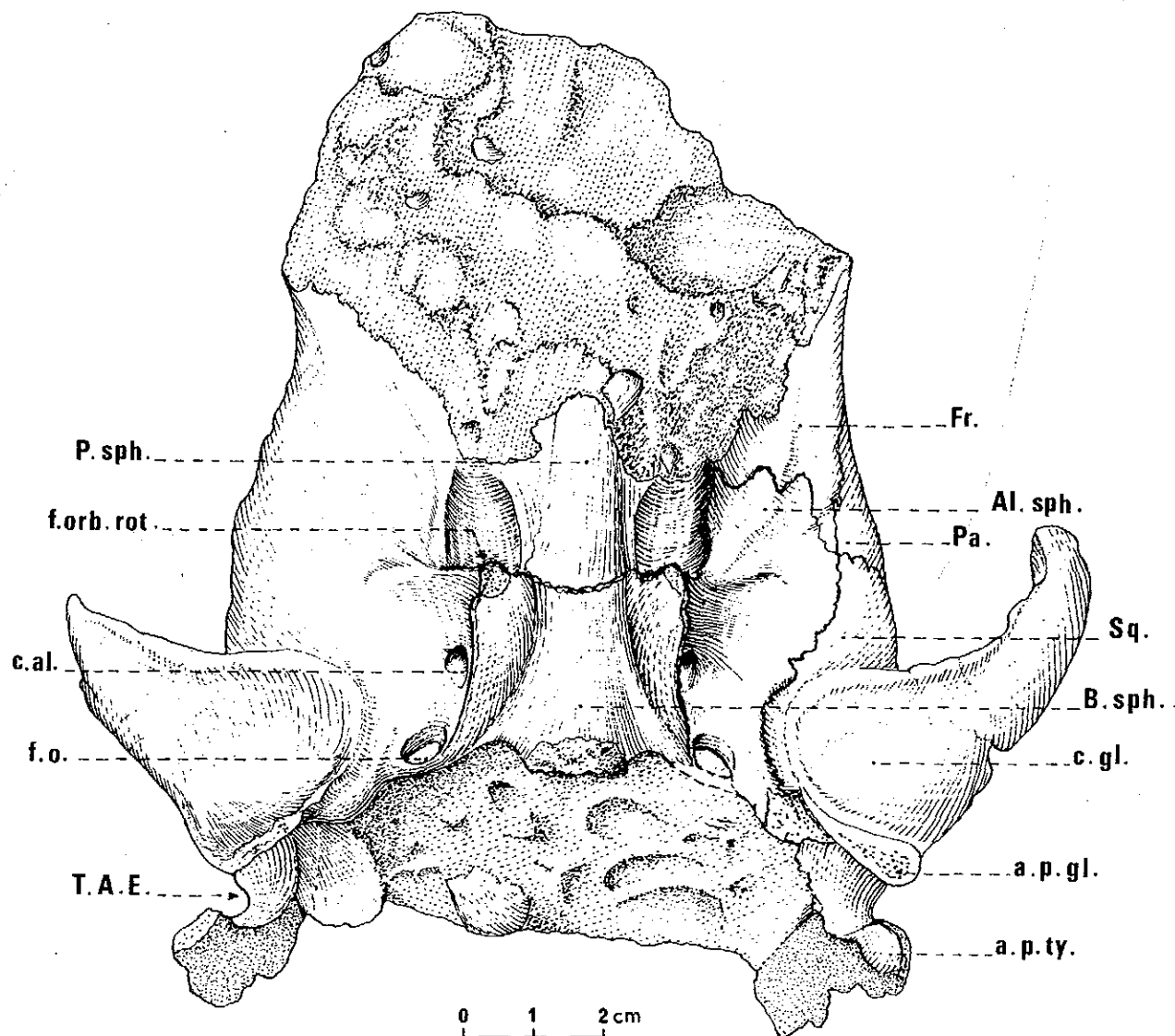
Il s'agit d'un fragment d'arrière-crâne privé cependant de sa région occipitale et des condyles. Sa taille est sensiblement la même que chez un Tapir actuel.

*Vue supérieure* (pl. XXVIa). - Les pariétaux sont grands et forment à eux seuls la quasi-totalité de la capsule cérébrale. Cette dernière, relativement grande (larg. max. au niveau des racines postérieures des arcades zygomatiques = 94 mm) et globuleuse, se rétrécit vers l'arrière; l'occiput (non conservé) devrait être très étroit. Il n'y a pas de crête sagittale. Les temporaux, allongés antéro-postérieurement, sont très bas. A noter la présence de foramens vasculaires qui s'ouvrent latéralement dans les pariétaux et les temporaux.

*Vue inférieure* (fig. 18). - Le basisphénoïde n'est pas recouvert ventralement par les ptérygoïdes. L'alisphénoïde est grand. En avant du temporal, il est séparé du pariétal par un processus étroit du frontal. Les cavités glénoïdes sont relativement planes. Les processus post-glénoïdes, moyennement développés, sont de type tapiroïde. Chez les Rhinocéros, ces processus sont beaucoup plus forts. Les apophyses post-tympaniques sont longues et légèrement recourbées vers l'avant. Elles sont très largement séparées des apophyses post-glénoïdes. Les apophyses paroccipitales ne sont pas conservées.

*Foramens crâniens* (fig. 18). - La fente sphéno-orbitaire et le trou rond sont confondus en un grand *foramen orbito-rotundum*. Le canal de l'alisphénoïde est grand; son orifice antérieur (*foramen alare orale*) est situé juste en dessous du foramen précédent. Le *foramen ovale*, également de grande taille, est distinct du trou déchiré antérieur. A noter la présence d'un petit foramen post-glénoïdien sur la face postérieure de chacune des deux apophyses post-glénoïdes. D'autres foramens ne sont pas conservés.



FIG. 18. — *Eggysodon* sp.

Arrière-crâne (Vil. 1970-212) provenant de Villebramar - Face inférieure

**Légendes.** — Al. sph. : Alisphénoïde; a.p.gl. : Apophyse post-glénoïde; a.p.ty. : Apophyse post-tympanique; B. sph. : Basisphénoïde; c. al. : Canal de l'alisphénoïde; c. gl. : Cavité glénoïde; f. o. : *Foramen ovale*; f. orb. rot. : *Foramen orbito-rotundum*; Fr. : Frontal; Pa. : Pariétal; P. sph. : Présphénoïde; Sq. : Squamosal; T.A.E. : Trou auditif externe.

**Affinités :** Jusqu'à ce jour, le crâne des *Eggysodontes* européens était inconnu.

En Asie, quelques fragments de crâne de *E. turgaicus* ont été décrits par Borissiak (1918). Comme à Villebramar, le *foramen ovale* y est distinct du trou déchiré antérieur et l'apophyse post-glénoïde est largement séparée de l'apophyse post-tympanique. Par contre, d'après la structure de son processus post-glénoïde, *E. turgaicus* serait, d'après Borissiak, plus proche des Rhinocéros typiques que du genre *Hyracodon*. C'est l'inverse à Villebramar où ce processus très court rappelle celui des *Hyracodontes*. De plus, chez *Hyracodon*, comme à Villebramar, l'occiput est étroit, le squamosal très bas, le pariétal et l'alisphénoïde sont grands et le frontal participe peu à la formation de la boîte cérébrale. Par contre, chez *Hyracodon*, il y a une forte crête sagittale.

Le crâne de *Epiaceratherium bolcense* se distingue nettement de celui de Villebramar par sa forte crête sagittale (elle débute juste en arrière de la suture fronto-pariétale) et la morphologie de son apophyse post-glénoïde. Celle-ci, de type rhinocérotoïde, est forte et nettement plus longue que l'apophyse post-tympanique. De plus, ces deux apophyses se rejoignent ventralement (pl. V-1, in Dal Piaz, 1930).

#### DENTURE

**Denture supérieure :** Seule une M<sup>3</sup> droite (pl. XXVIc, long. = 34 mm, larg. = 38 mm) est connue. Sa couronne est trapézoïdale. Le parastyle, très aigu, est étiré vers l'avant. Le paracône forme une côte étroite et saillante. Le bord postérieur du métacône est séparé du métalophe par un sillon très

marqué. A ce niveau et basalement, un fort tubercule cingulaire est présent. Le médisinus est large. L'antécrochet est fort. Le protocône est quelque peu étranglé; ses sillons antérieur et postérieur sont bien marqués. Les sillons de l'hypocône manquent. Le cingulum vestibulaire est absent, le mésial et le distal sont forts, le lingual n'est présent qu'au niveau du médisinus.

*Denture inférieure* : Sont connues à Villebramar les quatre molaires de lait, la  $P_4$  et les trois molaires définitives.

#### $D_1$ (pl. XXVIb)

Construite sur le même plan que celle du Ronzothère du même gisement, elle est de bien plus petite taille (Long. = 13 mm, larg. = 6 mm).

Sa couronne, à émail peu épais, est très basse. A l'avant, une petite cuspide bien individualisée représente le paralophide. Au milieu de la dent, le métalophide est représenté par une cuspide, plus forte et plus haute, possédant une crête antérieure (branche vestibulaire); la branche linguale du métalophide n'est pas individualisée. A l'arrière de la dent, l'hypolophide se continue directement par le cingulum postéro-lingual. Ce dernier limite vers le bas la fosse talonidienne. La fosse trigonienne, à peine marquée, est également limitée par un petit cingulum antéro-lingual. Il n'y a pas d'autres cingulums.

Une  $D_1$  de la Ferté-Alais (M.N.H.N. Paris; fig. 3 in Roman, 1912), sensiblement de même taille (Long. = 14,5 mm) n'en diffère essentiellement que par la présence d'un cingulum continu tout autour de la couronne. On ne connaît pas d'autres  $D_1$  d'Eggsodontes.

A signaler que, sur la mandibule-type de *E. gaudryi*, RAMES, la première prémolaire manque. Compte tenu de l'usure avancée des dents jugales, cette mandibule appartenait à un vieil adulte. Les premières prémolaires que nous venons de décrire avec leur émail peu épais sont bien des  $D_1$ . Ces deux observations nous amènent à penser que, comme les Ronzothères, les Eggsodontes possédaient une  $D_1$  persistante, probablement non remplacée par une  $P_1$ . Chez *E. turgaicus* seul l'alvéole de la première prémolaire est connu.

#### $D_2, D_3, D_4$ (pl. XXVI d)

Ces dents existent sur deux mandibules : l'une avec  $D_2-D_4M_1$  (Vil. 1973-74) fait partie de nos collections; l'autre avec  $D_3-D_4$  est conservée au Musée de Bâle (Vbr. 82).

La  $D_2$ , trilobée, est allongée antéro-postérieurement et très étroite. Un cingulum n'est présent que sur la face vestibulaire du lobe antérieur. Comme sur  $D_1$ , la branche linguale du paralophide manque. Par contre, celle du métalophide est présente; très oblique vers l'arrière, elle est forte mais un « métaconide » n'est pas individualisé. Le « protoconide », très étroit vestibulo-lingualement, ne pré-

sente pas de pli sur sa face interne. L'hypolophide, très recourbé lingualement, se termine par un petit « entoconide ». Basalement, ce dernier rejoint la branche linguale du métalophide. La fosse talonidienne est profonde.

La  $D_3$  est également trilobée, allongée et très étroite. Le paralophide a deux branches, la postérieure est dédoublée à son extrémité linguale. Sur le métalophide, « proto- » et « métaconide » sont bien individualisés. Le pli protoconide est fort; basalement, il sépare le premier lobe du « métaconide ». Ce dernier présente une forte crête postérieure. L'hypolophide recourbé lingualement à angle droit se termine par un fort « entoconide ». La fosse talonidienne est large et plate. Sur la face vestibulaire, les trois lobes sont séparés par deux sillons bien marqués; le sillon antérieur est plus faible que le postérieur. Les cingulums lingual et vestibulaire sont complètement absents.

La  $D_4$ , bilobée, est construite sur le même plan que les molaires, dont elle ne diffère essentiellement que par sa taille plus faible, son émail plus fin et sa couronne plus basse. La branche linguale du paralophide est longue et située transversalement à l'avant de la dent. Il n'y a pas de pli protoconide et la courbure de l'hypolophide est plus faible que sur  $D_3$ . Seuls les cingulums mésial et distal sont présents.

*Affinités* : On ne connaît pas avec certitude d'autres dents de lait inférieures d'Eggsodontes. Rappelons l'existence à l'Oligocène de deux petits Rhinocerotidae *Epiaceratherium bolcense* et *Aceratherium albigense* ROMAN, 1912, sensiblement de même taille que les *Eggsodon*. Les dents de lait du premier sont complètement inconnues. Par contre, de *A. albigense*, nous avons pu examiner une mandibule complète avec  $dI_1-dI_2, D_1-D_4M_1$  droites et gauches, du gisement de Saint-Henri, près de Marseille (Coll. Fac. Sc. Marseille). La denture antérieure, sans canine, est bien différente de celle du genre *Eggsodon*. Les dents jugales se distinguent également aisément de celles de l'*Eggsodon* de Villebramar. En effet, bien que sensiblement de même longueur, elles sont nettement plus larges (voir tableau 77). Ces différences de proportions sont très marquées sur les trois premières prémolaires. Par ailleurs, à Saint-Henri :  $D_2$  a une branche linguale du paralophide et un fort pli du protoconide, la branche linguale du métalophide est plus forte et un « métaconide » est individualisé; sur  $D_3$ , les lobes antérieur et médian, beaucoup plus larges, forment une face vestibulaire régulièrement convexe, sans sillon de séparation; les quatre dents de lait possèdent un fort cingulum externe.

#### $P_4$ (pl. XXVI f)

Mesures : Long. = 28 mm, larg. = 19 mm.

Le trigonide est un peu plus haut que le talonide. Le sillon vestibulaire est fort. Le paralophide est relativement long. Le pli du « protoconide » est fort et l'« entoconide » présente une faible crête

TABLEAU 77

Mesures en mm	Eggysdon sp.		Aceratherium albigense
	Md. Vil. 1973-74	Md. Vbr. 82 (Musée de Bâle)	Md. St Henri (Fac. Sc. Marseille)
Long. $D_2 - D_4$	79	-	80
$D_1$ (Lxl max.)	-	-	14x8
$D_2$ (Lxl max.)	20x8	-	20x12
$D_3$ (Lxl ant. x l post.)	30x10x14	30x11x13	29x13,5x15
$D_4$ (Lxl ant. x l post.)	29x14x16	29x13,5x15	29x16x16
$M_1$ (Lxl ant. x l post.)	30x17x19	-	-

postérieure. L'hypolophide a une branche vestibulaire courte; sa branche postérieure, encore plus courte, se rétrécit lingualemment et se recourbe légèrement vers l'avant pour aller rejoindre un petit « entoconide ». La fosse trigonidienne est petite et abrupte. La fosse talonidienne, grande, est très inclinée et très encochée lingualemment. Le cingulum lingual manque; le distal est présent; le mésial, bien marqué, se prolonge quelque peu sur le bord antérieur de la face externe; le vestibulaire est absent.

#### Molaires (pl. XXVI d et e)

Sur toutes les molaires, le cingulum lingual manque; le mésial et le distal sont présents et se prolongent quelque peu sur les bords antéro- et postéro-externes de la couronne ( $M_1$ , pl. XXVI d). Sur la  $M_3$  (pl. XXVI e; Long. = 29 mm, larg. = 18 mm), le vestibulaire n'existe que sur le lobe antérieur et il est faible. Sur les deux molaires ( $M_2$  et  $M_3$ , n° Vbr. 25 et 26), conservées à Bâle, il est également faible mais complet. Toutes ces molaires ont: une branche vestibulaire du métalophide très inclinée lingualemment; un paralophide relativement court; une fosse trigonidienne assez abrupte, de plus en plus encochée lingualemment de  $M_1$  à  $M_3$ ; une fosse talonidienne faiblement inclinée, débouchant assez haut au-dessus du collet de la dent (pl. XXVI d); un sillón vestibulaire fort. Des trois molaires, la  $M_2$  est la plus forte (Long. = 32 mm, larg. = 20 mm pour la  $M_2$  du Musée de Bâle).

Si les critères distinctifs (taille et cingulum) entre *E. osborni* et *E. gaudryi* devaient être retenus, alors les dents de Villebramar seraient probablement à rapporter à la première espèce. Il ne peut être question de les attribuer à *E. turgaicus* dont les dents jugales sont sensiblement plus grandes. En attendant de nouveaux documents, il nous semble préférable, pour les restes de Villebramar, de réserver l'attribution spécifique.

#### SQUELETTE APPENDICULAIRE

Seuls la scapula, l'humérus, le MC III, le fémur, le tibia et le MT II nous sont connus. La plupart d'entre eux ont subi des déformations analogues à celles que nous avons déjà décrites chez les Ronzothères. Rappelons que tous ces os se distinguent très aisément de ceux des Ronzothères par leur plus petite taille. Nous les comparerons avec ceux de l'Eggysodon *E. turgaicus*, avec ceux du petit Caenopinae *E. bolcense* et ceux de l'Hyracodonte *Hyracodon nebraskensis* LEIDY.

#### Scapula (pl. XXVI g)

Les deux omoplates récoltées à Villebramar sont incomplètes. L'épine prend naissance assez loin (environ 65 mm) du bord externe de la cavité glénoïde et beaucoup plus près du bord postérieur que du bord antérieur de l'os. De là, elle s'élève jusqu'à un très fort métacromion (pl. XXVI g), puis redescend pour s'estomper un peu avant le bord supérieur de l'os. Le col est long et large.

L'apophyse coracoïde est forte et située très bas sur l'os. Contrairement à ce que nous avons observé chez les Ronzothères (pl. XXa), aucune encoche ne la sépare, vers le bas, du bord antérieur de la cavité glénoïde, et vers le haut, il y a une très forte échancrure coracoïdienne (pl. XXVI g). Le bord postérieur de la scapula est régulièrement concave, la cavité glénoïde elliptique, relativement peu profonde.

*Affinités*: Par ses dimensions (tableau 78) et sa morphologie, notamment la présence d'une très forte échancrure coracoïdienne, la scapula de *E. turgaicus* est très proche de celle de Villebramar (pl. II, fig. 1 in Borissiak, 1918).

Chez *Epiaceratherium bolcense*, les dimensions sont également très voisines (tableau 78); l'échancrure coracoïdienne est aussi très marquée, mais

TABLEAU 78

SCAPULA (mesures en mm)	Long. max.	largeur du col	Cavité glénoïde	
			D.A.P.	D.T.
<i>Eggysodon</i> sp. Vil. 1973-196 (pl. XXVI g)	334	79	64	44
<i>Eggysodon turgaicus</i> (1)	>300	70	60	50
<i>Epiaceratherium bolcense</i> (2)	>300	68	60	47
<i>Hyracodon nebraskensis</i> (3)	234	-	35	-

Remarque - Mesures dues à (1) Borissiak, 1918; (2) Dal Piaz, 1930; (3) Scott, 1941.

l'apophyse coracoïde, située plus haut, est séparée par une très forte encoche du bord antérieur de la cavité glénoïde (pl. XV-1 in Dal Piaz, 1930).

Pour *Hyracodon nebraskensis*, de plus petite taille (tableau 78), la scapula très étroite, avec un col très long, est beaucoup plus gracile (pl. LXXXIX-2 in Scott, 1941). Comme à Villebramar, le métacromion est fort, l'encoche entre l'apophyse coracoïde et la cavité glénoïde manque, l'échancrure coracoïdienne est présente mais moins marquée.

#### Humérus (pl. XXVIIa)

Un seul humérus d'*Eggysodon* a été récolté à Villebramar. Il est long et très gracile. Comme chez les Ronzothères, la tête humérale, très convexe postérieurement, se projette nettement en arrière de la diaphyse. Par contre, l'encoche séparant les deux tubérosités du trochiter est large et très peu profonde (pl. XXVIIa<sub>2</sub>). La tubérosité antérieure, très haute, se recourbe médialement (pl. XXVIIa<sub>1</sub>), la postérieure, plus basse, se recourbe latéralement et vers le haut. Le trochin est nettement plus bas que le sommet du trochiter. La coulisse bicipitale, nettement plus large que chez les Ronzothères est profonde.

L'empreinte delto-pectorale, relativement faible, s'étend sur la moitié supérieure de l'os. La tubérosité deltoïdienne, petite, est située un peu en des-

sous du tiers supérieur de la diaphyse. Sur la face mésiale et un peu plus bas, l'empreinte d'insertion des muscles grand rond et grand pectoral est bien marquée. Le trou nourricier s'ouvre à environ 20 mm en dessous de cette empreinte.

L'épiphyse inférieure, bien différente de celle des Ronzothères, est étroite. La gorge de la trochlée humérale est profonde, le condyle étroit et faiblement distinct, la fosse coronoïdienne profonde. L'épicondyle est moins développé latéralement et la crête épicondylienne plus faible. La fosse olécraniennne s'étend moins vers l'extérieur. Par contre, comme chez les Ronzothères, les régions postérieures de l'épitrachée et de l'épicondyle sont séparées de la trochlée et du condyle par deux gouttières bien marquées.

*Affinités* : L'humérus de *E. turgaicus* est plus trapu, avec une empreinte delto-pectorale plus forte et une extrémité inférieure plus élargie (pl. II-2b et fig. 16 in Borissiak, 1918).

Chez *E. bolcense*, il est plus court et plus trapu. La coulisse bicipitale semble plus étroite et le trochin plus haut que le sommet du trochiter. L'empreinte deltoïdienne est plus forte (pl. XVI-1, 2, 5 in Dal Piaz, 1930). De plus, d'après Dal Piaz (1930), le condyle huméral n'est pas distinct.

L'humérus de *H. nebraskensis* est plus court et plus gracile. Comme à Villebramar, son trochiter est beaucoup plus haut que le trochin; la coulisse bicipitale est profonde; l'empreinte delto-pectorale ne s'étend que sur la moitié supérieure de la diaphyse; la crête supinatrice est faible. Par contre, sur la surface articulaire distale, la crête intercondylienne est forte et aiguë; à Villebramar au contraire, elle est très arrondie et faiblement marquée.

*Troisième métacarpien (MC III)* - pl. XXVIIc et fig. 16

Les deux MC III récoltés à Villebramar ont été aplatis dorso-palmairement au cours de la fossilisation.

TABLEAU 79

HUMERUS (mesures en mm)	Long. max.	Long. Trochiter- Tub. deltoïdien	larg. min. diaphyse	D.T. Surf. artic. distale	D.T. épiphyse distale
<i>Eggysodon</i> sp. Vil. 1974-16 (pl. XXVII A)	337	154	37	51	73
<i>E. turgaicus</i> (1)	340	-	-	63	86
<i>E. bolcense</i> (2)	270	-	-	54	-
<i>H. nebraskensis</i> (3)	222	-	-	38	-

Remarque - Mesures dues à (1) Borissiak, 1918; (2) Dal Piaz, 1930; (3) Scott, 1941.

TABLEAU 80

MC III (Mesures en mm)	Longueur (A)	D.T. proximal (B)	D.T. distal	Indice : $\frac{B \times 100}{A}$
<i>Eggysodon</i> sp. Vil. 1973-32	142	33	36	23,2
<i>Eggysodon</i> sp. Vil. 1973-66 (pl. XXVII c)	142	32	34	22,5
<i>E. turgaicus</i> (1)	max. 176 moy. 162 min. 155	36 38,5 36	45 41,5 38	20,4 23,7 24,5
<i>E. bolcense</i> (2)	128	-	40	25,0
<i>H. nebraskensis</i> (3)	115	20	20	17,3

Remarque. Mesures dues à : (1) Borissiak, 1918 - Longueur max. min. moy., D.T. et indices correspondants pour un échantillonnage de six MC III; (2) Dal Piaz, 1930 - L'indice a été calculé à partir de la fig. 4, pl. XX de cet auteur; (3) Scott, 1941.

La facette articulaire pour le grand os est convexe antéro-postérieurement et concave transversalement. Le processus pour l'unciforme est long (pl. XXVIIc<sub>1,2</sub>).

Sur la face interne, la facette articulaire pour le MC II est petite et réniforme (pl. XXVIIc<sub>4</sub>).

La face externe présente trois facettes articulaires : une palmaire, réniforme pour le MC IV ; deux dorsales faisant entre elles un angle très saillant latéralement, la supérieure, grande, rectangulaire, est destinée à l'unciforme, l'inférieure, plus petite, circulaire, au MC IV (pl. XXVIIc<sub>3</sub>).

La diaphyse, légèrement courbée vers l'intérieur, s'élargit progressivement vers le bas où elle se termine par une épiphyse inférieure nettement plus large que la supérieure. Cette disposition a été accentuée, au cours de la fossilisation, par l'aplatissement dorso-palmaire de la diaphyse et de l'épiphyse inférieure (pl. XXVIIc).

**Affinités** : Les MC III de *E. turgaicus* (fig. 17 et pl. 11-12 in Borissiak, 1918) sont très proches de ceux de Villebramar. Seules différences : ils sont un peu plus grands ; la diaphyse est plus droite et le processus pour l'unciforme est légèrement plus court.

Chez *E. bolcense*, le MC III (fig. 16) est plus court et nettement plus trapu. De plus, le processus pour l'unciforme est très bref et la diaphyse s'élargit considérablement vers le bas où elle présente un très fort élargissement au-dessus de la surface articulaire inférieure.

Chez *H. nebraskensis*, le MC III est plus court, mais surtout beaucoup plus gracile qu'à Villebramar. De plus, la diaphyse, plus droite, ne s'élargit que très faiblement vers le bas. Par contre, comme à Villebramar, le processus pour l'unciforme est long et la diaphyse présente sous ce dernier une forte excavation où venait se loger le MC IV (pl. LXXXIX-5 in Scott, 1941).

### Fémur (pl. XXVIII)

Des quatre fémurs récoltés à Villebramar, trois sont complets.

Comparés à ceux des Ronzothères, ils sont nettement plus petits et aussi beaucoup plus graciles. La tête fémorale est un peu moins sessile. La portion caudale du grand trochanter est plus étirée vers le haut ; cependant, elle dépasse à peine le sommet de la tête articulaire. Basalement, sa région antéro-interne est séparée par une forte dépression de la portion crâniale. Cette dernière se détache nettement du corps de l'os par sa pointe inférieure. Le petit trochanter, étiré médialement en une crête épaisse, est un peu plus faible que chez les Ronzothères. Le troisième trochanter, situé légèrement au-dessus du milieu de l'os, est plus fort et plus étiré latéralement. Son sommet est très recourbé dorsalement. Sur la face postérieure, la fosse digitale est comparable à celle des Ronzothères.

La diaphyse est très gracile. Elle présente sur son bord latéro-postérieur une grande fosse sus-condylienne, fosse qui, nous l'avons vu, manque chez le ronzothère de Villebramar. Le trou nourricier s'ouvre médialement et un peu plus haut que le sommet de cette fosse (pl. XXVIIIb<sub>2</sub>).

Les condyles fémoraux se projettent très loin en arrière de la diaphyse. La fosse intercondylienne est étroite et profonde. Comme chez les Ronzothères, l'épicondyle médian s'étale beaucoup vers l'intérieur. Par contre, la gorge trochléaire est plus profonde, plus haute et plus étroite. Sa lèvre externe, plus longue, moins aiguë, se prolonge plus loin, vers le haut, sur la diaphyse. La fosse sus-trochléaire est grande et plus profonde.

**Affinités** : Par ses dimensions (tableau 81) et sa morphologie (pl. II, fig. 2-3 in Borissiak, 1918), le fémur de *E. turgaicus* est tout à fait comparable à celui de l'*Eggysodon* de Villebramar.

Chez *E. bolcense*, le fémur n'est connu que par ses extrémités distale et proximale (pl. XIV-5-6 in Dal-Piaz, 1930). Cette dernière avec un grand trochanter trapu, raccourci, beaucoup plus bas que la tête fémorale, se distingue aisément de celle de *Eggysodon*. Une telle morphologie du trochanter rappelle tout à fait ce que l'on observe chez le genre *Lophiodon*. Dal Piaz ne donne aucune mensuration de ces deux pièces.

Chez *H. nebraskensis*, le fémur est plus petit et encore plus gracile (pl. LXXXIX-6 in Scott, 1941). Mais sa morphologie semble très voisine de celle des fémurs d'*Eggysodontes*.

### Tibia (pl. XXVIIb)

Des deux tibias récoltés à Villebramar, un seul est complet. Il est relativement court et gracile (pl. XXVIIb<sub>1</sub>).

L'épiphyse supérieure a été aplatie antéro-postérieurement au cours de la fossilisation. Sa tubérosité antérieure, très extrovertie, est proportionnel-

TABLEAU 81

FEMUR (mesures en mm)	<i>Eggysodon</i> sp.			<i>E.</i> <i>turgaicus</i>	<i>H.</i> <i>nebraskensis</i>
	Vil. 1968-4	Vil. 1970-154 (pl. XXVIII A)	Vil. 1970-227 (pl. XXVIII b)	(1)	(2)
Longueur	392	382	398	395	258
D.T. proximal	129	130	127	135	70
D.T. au niveau du 3ème trochanter	87	80	88	-	-
D.T. minimum diaphyse	39	41	41	-	-
D.A.P. diaphyse au même niveau	33	41	41	-	-
D.T. distal	96	95	101	-	55
D.A.P. distal	105	110	116	130	-
Long. 3ème trochanter- épiphyse distale	214	200	205	-	-

Remarque. - Mesures dues à (1) Borissiak, 1918; (2) Scott, 1941.

lement plus forte que chez les Ronzothères. De même, la fosse digitale antérieure (pl. XXVIIb<sub>1</sub>) et la coulisse tibiale (pl. XXVIIb<sub>2</sub>) sont beaucoup plus profondes; l'épine tibiale est plus haute et l'échancre interépépineuse plus profonde. Sur la face postéro-latérale de la tubérosité externe, la facette articulaire pour le péroné est triangulaire et relativement grande (pl. XXVIIb<sub>3</sub>).

La diaphyse, à section triangulaire dans son tiers supérieur, cylindroïde et plus rétrécie dans sa région moyenne, s'élargit quelque peu dans son tiers inférieur. La crête tibiale est forte. Le trou nourricier s'ouvre au tiers supérieur de la face postérieure. A la facette articulaire inférieure pour le péroné, très haute, triangulaire, fait suite vers le haut, une forte crête qui s'estompe un peu au-dessus du trou nourricier.

La malléole interne est massive. L'encoche la séparant de la région antéro-latérale de l'épiphyse distale est beaucoup plus forte que chez les Ronzothères. De même, sur la face médiale, la coulisse tendineuse (Tendon du fléchisseur médial des phalanges) est beaucoup plus marquée. Les gorges articulaires pour l'astragale sont plus profondes, et postérieurement, le tenon les séparant se prolonge obliquement vers le bas et l'intérieur en une apophyse plus longue et plus étroite.

*Affinités* : Par ses dimensions (tableau 82) et sa morphologie, le tibia de l'*Eggysodon* de Villebramar semble tout à fait comparable à celui de *E. turgaicus* (pl. III-4 in Borissiak, 1918).

D'après la description et les figures de Dal Piaz (1930, pl. XV 2-3 et XVI 3-4), le tibia de *E. bol-*

TABLEAU 82

TIBIA (mesures en mm)	Longueur	Epiphyse proximale		Epiphyse distale	
		D.T.	D.A.P.	D.T.	D.A.P.
<i>Eggysodon</i> sp. Vil. 1970-177 (pl. XXVII b)	315	85	-	59	48
<i>Eggysodon</i> sp. Vil. 1971-44	-	-	-	64	47
<i>E. turgaicus</i> (1)	313	E9	8D	64	45
	305	92	E5	70	48
<i>E. bolcense</i> (2)	-	78	-	62	45
<i>H. nebraskensis</i> (3)	216	51	-	39	-

Remarque - Mesures dues à : (1) Borissiak, 1918; (2) Dal Piaz, 1930; (3) Scott, 1941.

*cense* a une fosse digitale antérieure beaucoup plus faible; les gorges articulaires pour l'astragale sont moins profondes et le tenon les séparant forme vers l'arrière une apophyse moins longue et plus massive. Par tous ces caractères, il est plus proche de celui des Ronzothères. De plus, sa taille semble légèrement plus faible que celle de son homologue chez l'*Eggysodon* de Villebramar.

Chez *Hyracodon*, le tibia est nettement plus petit et relativement plus gracile (pl. LXXXIX-7 in Scott, 1941). Comme pour l'*Eggysodon* de Villebramar, la crête cnémiale est forte et peu étendue sur la diaphyse; la fosse digitale antérieure est profonde; l'épine tibiale est proéminente; la malléole interne est massive et séparée par une profonde encoche de la région antéro-latérale de l'épiphyse distale.

## Deuxième métatarsien (pl. XXVIIId)

Le seul MT II récolté à Villebramar a été très aplati au cours de la fossilisation.

Sa facette articulaire pour le mésocunéiforme est étroite, allongée dorso-plantairement, concave à l'avant et légèrement convexe à l'arrière (pl. XXVIIId1).

Son bord médio-plantaire présente une petite facette elliptique, en relief, pour l'entocunéiforme (pl. XXVIIId2).

Sa face externe présente deux doubles facettes articulaires séparées par une dépression bien marquée. Chacune d'elles correspond, par sa partie supérieure, à l'ectocunéiforme et par sa partie inférieure au MT III. A noter que les deux facettes pour le MT III sont les plus petites, la dorsale est même très réduite (pl. XXVIIId3).

La diaphyse s'élargit notablement au-dessus de l'épiphyse inférieure (pl. XXVIIId1). Cette dernière présente une surface articulaire oblique en dedans et vers l'arrière.

TABLEAU 83

MT II (Mesures en mm)	Longueur (A)	Epiphyse proximale		Epiphyse distale		Indice B x IDD A
		D.T. (B)	D.A.P.	D.T.	D.A.P.	
<i>Eggysodon</i> sp. vil. 197D-231	132	21	31	23	-	15,9
<i>E. turgaicus</i> (1)	125	17	32	26	29	13,6
	122	20	34	25	30	16,3
<i>E. bolcense</i> (2)	112	-	-	22	-	-
<i>H. nebraskensis</i> (3)	105	14	-	-	-	13,3

Remarque - Mesures dues à : (1) Borissiak, 1918; (2) Dal Piaz, 1930; (3) Scott, 1941.

**Affinités :** Le MT II de l'*Eggysodon* de Villebramar est lui aussi tout à fait comparable à celui de *E. turgaicus* (pl. III-14-15 in Borissiak, 1918).

Chez *E. bolcense*, le MT II est plus petit (tableau 83) et la diaphyse, très rétrécie au-dessous de l'épiphyse supérieure, s'élargit progressivement et régulièrement vers le bas sans renflement notable au-dessus de la surface articulaire inférieure.

Chez *H. nebraskensis*, MT II est nettement plus gracile (pl. LXXXIX-8 in Scott, 1941). Par son épiphyse supérieure, il s'articule également avec les trois cunéiformes.

## Conclusions

Par ses dimensions (fig. 17) et ses proportions (tableaux 84 et 85), le squelette appendiculaire de l'*Eggysodon* de Villebramar est vraiment très proche de celui de *E. turgaicus*. Sur le plan anatomique, nous avons également vu que les différences sont très faibles et pour certains os, il semble même y avoir une identité presque parfaite. Une si

TABLEAU 84

Taxons Indices	<i>Eggysodon</i> sp.	<i>E. turgaicus</i> (1)	<i>E. bolcense</i> (2)	<i>H. nebraskensis</i> (3)
$\frac{L. \text{ Radius } \times 100}{L. \text{ Humérus}}$	-	94,1	92,5	97,7
$\frac{L. \text{ MC III } \times 100}{L. \text{ Humérus}}$	42,1	47,6	47,4	51,8
$\frac{L. \text{ MC III } \times 100}{L. \text{ Radius}}$	-	50,6	51,2	51,1
MC II $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	-	N=7 max : 27,6 moy : 24,8 min : 22,5	-	N=1 12,9
MC III $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	N=2 max : 23,2 moy : 22,8 min : 22,5	N=6 max : 24,5 moy : 23,7 min : 20,4	N=1 25	N=1 17,3
MC IV $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	-	-	-	N=1 15,1

Remarque : Les indices ont été calculés à partir des mesures de : (1) Borissiak, 1918; (2) Dal Piaz, 1930; (3) Scott, 1941.

Pour les métapodes, ont été indiqués le nombre d'échantillons (N) et les indices maxi, mini et moyen correspondants.

TABLEAU 85

Taxons Indices	<i>Eggysodon</i> sp.	<i>E. turgaicus</i> (1)	<i>E. bolcense</i> (2)	<i>H. nebraskensis</i> (3)
$\frac{L. \text{ Tibia } \times 100}{L. \text{ Fémur}}$	80,7	78,2	-	83,7
$\frac{L. \text{ MT III } \times 100}{L. \text{ Fémur}}$	-	35,9	-	43,7
$\frac{L. \text{ MF III } \times 100}{L. \text{ Tibia}}$	-	45,9	-	53,2
MT II $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	N=1 15,9	N=2 max : 16,3 moy : 15,0 min : 13,6	-	N=1 13,3
MT III $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	-	N=2 max : 26,5 moy : 24,3 min : 22,1	-	N=1 17,7
MF IV $\frac{D.T. \text{ prox. } \times 100}{L.}$	-	N=1 24,4	-	-

Remarque : mêmes légendes que pour le tableau 84.

grande similitude entre les quelques éléments osseux connus pour la forme de Villebramar et leurs homologues de la forme asiatique nous amène à penser qu'il doit en être de même pour l'ensemble du squelette appendiculaire. En conséquence, on peut, dès maintenant, affirmer avec certitude que, comme chez la forme du Kazakhstan, la main de l'*Eggysodon* de Villebramar était tridactyle. Par ailleurs, comme il est maintenant parfaitement clair que ces deux formes sont congénériques, la tridactylie de la main peut être considérée comme un caractère d'ordre générique.

En ce qui concerne la denture, chez les formes européennes, les incisives inférieures, quand elles sont connues (mandibules de Brons et de Puylaurans), sont toujours au nombre de deux. L'espèce *E. turgaicus* (un peu plus grande, P<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> # 194 mm)

serait caractérisée par la présence d'une seule incisive inférieure (Borissiak, 1918), ce qui semble avoir été interprété comme une particularité des formes asiatiques. Mais l'espèce mongole, *E. minor* (BELIAJEVA), (de taille un peu plus faible,  $P_1-M_3 = 176$  mm, *in* Borsuk-Bialynica, 1968), possède pourtant deux incisives inférieures !

Le squelette appendiculaire de l'Epiacérathère *E. bolcense* est bien différent. Il est sensiblement de plus petite taille, plus trapu et la main est tétradactyle. De plus, nous avons vu qu'une partie des caractères anatomiques qui le distinguent des *Eggy-sodon*, le rapprochent au contraire des Rönzothères. Preuve supplémentaire confirmant que le genre *Epiacetherium* doit bien être considéré comme un Caenopinae primitif de petite taille.

La comparaison du squelette appendiculaire des *Eggy-sodon* avec celui de l'Hyracodonte *H. nebraskensis*, leur contemporain Oligocène en Amérique du Nord, est particulièrement intéressante. Tout d'abord, le squelette de l'Hyracodonte nord-américain se distingue facilement par sa plus petite taille et ses proportions (tableaux 84 et 85). Il est encore plus gracile avec un zeugopode beaucoup plus long, une main et un pied également allongés, mais aussi plus étroits avec une plus forte prépondérance du doigt médian. Tous ces caractères indiquent une plus grande adaptation à la course avec toutes les modifications anatomiques que cela entraîne. Est-ce à dire que les *Eggy-sodon* doivent être alors rapportés aux Rhinocerotidae ? Nous ne le pensons pas. En effet, malgré les différences ci-dessus indiquées, ils partagent avec les Hyracodontes un bon nombre de traits communs. Ainsi, la main est d'emblée tridactyle, ce qui n'est le cas d'aucun Rhinocéros vrai de l'Oligocène inférieur. Par ailleurs, nous avons vu, au cours de nos descriptions, qu'un certain nombre de traits anatomiques (encoche coracoïdienne marquée; condyle huméral distinct; processus unciforme du MC III long; etc.) se retrouve sur les os des membres des deux genres, traits qui manquent chez les Caenopinae contemporains.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble donc bien que, comme la denture frontale, le squelette appendiculaire parle en faveur d'un rapprochement avec les Hyracodontes plutôt qu'avec les Rhinocerotidae. Mais, rappelons que les membres des Hyracodontes asiatiques sont pratiquement inconnus et qu'il n'est même pas certain que tous les genres rapportés à la famille aient une main tridactyle. Quoiqu'il en soit, au sein des Hyracodontidés, les *Eggy-sodontes* représentent un ensemble un peu particulier possédant à la fois des caractères plus évolués et des caractères plus primitifs. Ainsi, ils sont de plus grande taille, leur denture frontale est un peu plus spécialisée (réduction du nombre des incisives et canines un peu plus fortes) et leur squelette appendiculaire moins gracile indique une adaptation à la course moins poussée. Ces particularités justifient pleinement, à nos yeux, le maintien de la sous-famille des *Eggy-sodontinae*.

## b. - Description de l'*Eggy-sodon* de Soumailles (Lot-et-Garonne)

Ce gisement a livré une  $D_3$  (Coil. Fac. Sc. Marseille, n° 586). Cette dent (pl. XXVIh), signalée la première fois par Vasseur (1907) comme appartenant à « un genre nouveau de Rhinocerotidé », puis par Stehlin (1909) comme *Rhinoceros* sp. et enfin par Richard (1948) comme « Rhinocerotidé indéterminé, peut-être *Aceratherium* ou *Eggy-sodon* » doit être rapportée à un *Eggy-sodon*.

Ses dimensions (Long. = 31 mm; larg. lobe : antérieur = 11 mm et postérieur = 14,5 mm) sont tout à fait comparables à celles des  $D_3$  (tableau 77) que nous avons décrites à Villebramar. Ses caractères morphologiques - paralophide à deux branches; « protoconide » et « métaconide » bien individualisés; pli du protoconide fort, séparant basalement le lobe antérieur du « métaconide », crête postérieure du « métaconide » forte; hypolophide recourbé lingualement à angle droit; « entoconide » fort; lobe antérieur séparé par un net sillon vestibulaire du lobe médian, lequel est séparé du lobe postérieur par un sillon plus encoché et plus aigu que le précédent - sont également les mêmes qu'à Villebramar. Seule différence, le lobe antérieur de la  $D_3$  de Soumailles présente un cingulum vestibulaire; ce dernier fait défaut sur les deux  $D_3$  actuellement connues à Villebramar. S'agit-il là d'une variation horizontale ou verticale ? Il est actuellement impossible de répondre à cette question. En attendant, nous rapporterons la dent de Soumailles à *Eggy-sodon* sp.

Sur le plan stratigraphique, cette dent est d'un intérêt exceptionnel. Il s'agit du plus ancien reste de « Rhinocéros » actuellement connu en Europe. En effet, nous verrons ultérieurement que l'Oligocène débute avec le niveau de Soumailles.

## c. - Conclusions

En résumé, il apparaît donc que, dans l'état actuel des connaissances, ces petits « Rhinocéros » de l'Oligocène eurasiatique - à denture antérieure composée de une ou deux incisives et d'une canine dressée; à denture jugale primitive de type rhinocéroïde; à squelette appendiculaire gracile et à main tridactyle - peuvent être rapportés à un seul genre : *Eggy-sodon* ROMAN, type de la sous-famille des *Eggy-sodontinae* VIRET qui doit être incorporée à la famille des Hyracodontidae plutôt qu'à celle des Rhinocerotidae. Au sein des Hyracodontes, ils forment un petit rameau à caractères, dans l'ensemble, plus primitifs, notamment en ce qui concerne les dents jugales supérieures et la moins grande



adaptation à la course. Mais, répétons-le, parmi les Hyracodontes, les formes eurasiatiques, *Eggysodon* compris, sont encore très incomplètement connues, et seule la découverte de nouveaux documents fossiles permettra d'apprécier et de préciser leurs réelles affinités.

#### EGGYSODON SP.

Liste du matériel provenant du gisement de Villebramar (Bassin d'Aquitaine) et conservé au :

*Musée des Sciences Naturelles de Bâle :*

Vbr. 82 : Md. droite portant D<sub>3</sub>-D<sub>4</sub>

Vbr. 26 : M<sub>2</sub> droite

Vbr. 25 : M<sub>3</sub> droite

*Laboratoire de Paléontologie de la Faculté des Sciences de Poitiers (Collections M. Brunet) :*

Vil. 1970-212 : un arrière-crâne

Vil. 1972-123 : M<sup>3</sup> gauche

Vil. 1973-74 : Md. droite portant D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>M<sub>1</sub>

Vil. 1973-218 : D<sub>1</sub> droite

Vil. 1972-122 : D<sub>4</sub> droite

Vil. 1971-125 : P<sub>4</sub> droite

Vil. 1970-217 : Md. gauche portant M<sub>3</sub>

Vil. 1973-45 : Scapula gauche

Vil. 1973-196 : Scapula gauche

Vil. 1974-16 : Humérus gauche

Vil. 1973-32 : MC III gauche

Vil. 1973-66 : MC III droit

Vil. 1968-4 : Fémur droit

Vil. 1970-154 : Fémur droit

Vil. 1970-227 : Fémur gauche

Vil. 1972-25 : Fémur droit

Vil. 1970-177 : Tibia gauche

Vil. 1971-44 : Tibia gauche

Vil. 1970-231 : MT II droit

## CHAPITRE IV

# BIOSTRATIGRAPHIE

Arrivés au terme de l'étude paléontologique de ces grands mammifères, chefs de file de l'immigration Oligocène en Europe, il est logique de les replacer dans l'ensemble faunique de l'époque pour essayer d'établir la succession chronologique des gisements où nous les avons signalés. Pour ce faire, et afin de mettre en évidence l'intérêt biostratigraphique qu'ils présentent au cours du renouvellement faunique de la limite Eocène-Oligocène, nous débuterons avec le niveau de Montmartre, gisement-repère classique pour l'Eocène supérieur. Puis seront examinés des horizons-repères de plus en plus récents.

### I. FAUNE MAMMALIENNE ET HORIZONS-REPÈRES DU SOMMET DE L'ÉOCÈNE

Nous rappellerons pour mémoire la faune de l'horizon de Montmartre, puis nous proposerons un nouvel horizon-repère, un peu plus récent, celui de St Capraise d'Eymet, dont nous verrons qu'il constitue le toit de l'Eocène.

#### A. Horizon de Montmartre

##### 1. LOCALISATION

- Bassin de Paris.
- La grande majorité des vertébrés fossiles provient de la Haute masse du Gypse.
- Ludien supérieur.

2. LISTE FAUNIQUE : d'après Stehlin (1909), Rat (1965), Franzen (1968).

##### MARSUPIALA

- Didelphidae : *Peratherium cuvieri*; *P. laurillardii*.

##### PERISSODACTYLA

- Palaeotheriidae : *Palaeotherium siderolithicum*; *P. duvali duvali*; *P. magnum magnum*; *P. medium medium*; *P. crassum crassum*; *P. curtum curtum*; *P. muehlbergi muehlbergi*; *Plagiolophus minor*.

##### ARTIODACTYLA

- Dichobunidae : *Dichobune leporina*.
- Choeropotamidae : *Choeropotamus parisiensis*.
- Xiphodontidae : *Xiphodon gracilis*, *Haplomeryx ? obliquus*.
- Amphimerycidae : *Amphimeryx murinus*.
- Anoplotheriidae : *Anoplotherium commune*; *A. laurillardii*; *Diplobune secundaria*.

##### CARNIVORA

- Hyaenodontidae : *Pterodon dasyuroides*; *Hyaenodon parisiensis*; *Cynohyaenodon blainvillei*.
- Canidae : *Cynodictis parisiensis*.

##### PRIMATES

- Adapidae : *Adapis parisiensis*.

##### RODENTIA

- Theridomyidae : *Pseudotimomys cuvieri*.
- Gliridae : *Gliravus priscus*.

##### Remarques

Cette faune, essentiellement caractérisée par l'abondance et la diversité des Palaeothères et des Anoplothères, représente un jalon très typique. Cependant, elle ne comprend pas toutes les espèces connues à cette époque; ainsi, elle est très pauvre en Rongeurs.

Le niveau de Montmartre est habituellement retenu dans toutes les échelles mammaliennes. Sa pauvreté en micromammifères a amené Hartenberger (1973) à lui adjoindre un gisement-repère pour les Rongeurs, celui de San Cugat de Gavadons (prov. de Barcelone - Espagne). Gisement qui ne peut être substitué à celui de Montmartre en raison de sa très grande pauvreté en macromammifères. En effet, les Palaeothères, élément de loin le plus typique du niveau, sont complètement inconnus à San Cugat.

## B. Horizon de St Capraise d'Eymet

### 1. LOCALISATION

- Bassin d'Aquitaine : 20 km au Sud de Bergerac (feuille de Villeréal au 1/80 000).
- Le niveau fossilifère se trouve à la base d'une lentille de calcaire lacustre sublithographique. Cette lentille, située au sommet des mollasses du Fronsadais, est surmontée par le calcaire lacustre de Castillon.
- Ludien supérieur.

2. LISTE FAUNIQUE : d'après Jehenne, 1969 et complétée par de nouvelles découvertes.

#### PERISSODACTYLA

- Palaeotheriidae : *Palaeotherium curtum frohnstettense*; *P. medium suevicum*; *P. magnum magnum*; *Plagiolophus minor*.

#### ARTIODACTYLA

- Choeropotamidae : *Choeropotamus parisiensis*.
- Xiphodontidae : *Xiphodon gracilis*.
- Anoplotheriidae : *Anoplotherium commune*; *Diplobune secundaria*.

#### CARNIVORA

- Hyaeodontidae : *Pterodon dasyuroides*; *Hyaeodon parisiensis*.

#### CHIROPTERA

- Vespertilionidae : *Stehlinia minor* (détermination B. Sigé; Montpellier).

#### RODENTIA

- Theridomyidae : *Patriotheridomys altus*.

### 3. AFFINITÉS

Cette faune se distingue nettement de celle de Montmartre : les Palaeothères sont bien moins nombreux et représentés par des sous-espèces plus

progressives. D'autre part, le Choeropotame et le Pterodon de St Capraise, par leur grande taille, semblent aussi un peu plus progressifs.

Deux localités : Villeneuve-la-Comptal (Bassin d'Aquitaine) et Frohnstetten (Jura franco-souabe) ont livré des faunes comparables à celle de St Capraise.

A Villeneuve-la-Comptal (Aude, feuille de Pamiers au 1/80 000), le niveau fossilifère est situé dans le calcaire supérieur de Villeneuve-la-Comptal, calcaire qui est surmonté par des formations mollassiques non fossilifères rapportées à l'ensemble Sannoisien-Stampien. La liste faunique (Richard, 1948 et Franzen, 1968) ne diffère de celle de St Capraise que par l'absence du *Hyaeodon* et la présence de *Cebochoerus minor*, *Dichobune leporena* et *Palaeotherium muehlbergi muehlbergi* (tableau 86).

A Frohnstetten, gisement de fissure situé près de Sigmaringen (Allemagne du Sud), nous retrouvons toutes les espèces de St Capraise sauf *Xiphodon*, *Choeropotamus* et *P. magnum magnum*. De plus, y sont également signalés : *Plagiolophus fraasi*, *Dichodon frohnstettensis*, *Ragatherium frohnstettense*, *Tapirulus hyracinus*, trois *Cynodictis*, trois *Hyaeodon*, *Cryptopithecus siderolithicus*, *Theridomys sp.* (liste faunique d'après Stehlin, 1909; Dehm, 1935; Thenius, 1959; Franzen, 1968).

Quelle valeur attribuer à ces différences fauniques ? Les genres *Cebochoerus*, *Dichobune*, *Ragatherium*, *Tapirulus*, *Cynodictis* et *Hyaeodon* sont connus avant et après la « grande coupure ». Le genre *Dichodon*, connu seulement à Frohnstetten, ne passe pas dans l'Oligocène, mais il en est de même de son cousin le *Xiphodon* connu dans les deux autres gisements. *P. magnum magnum* est inconnu à Frohnstetten; d'après Franzen (1968), cette forme semble se maintenir un peu plus longtemps dans le Sud de la France et en Espagne. *P. muehlbergi muehlbergi*, sous-espèce ancienne puisque connue depuis la base du Ludien supérieur (niveau de la Débruge), n'a pas été trouvé à St Capraise. S'agit-il d'une lacune de nos connaissances ? Ou bien cette absence a-t-elle une valeur significative pour la chronologie ? Il est bien difficile de répondre. En effet, les deux sous-espèces *P. medium suevicum* et *P. curtum frohnstettense* qui sont connues dans les trois gisements et tous les autres éléments de la faune ne permettent pas de saisir la moindre différence chronologique. Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut raisonnablement penser que ces trois niveaux sont géologiquement synchrones. L'absence de *P. muehlbergi*, si elle devait être confirmée, pourrait indiquer un âge très légèrement plus récent pour St Capraise d'Eymet.

Les Rongeurs sont hélas pratiquement inconnus dans les trois gisements. Seul le genre *Theridomys* est signalé à Frohnstetten. Cependant *Patriotheridomys altus*, forme caractéristique du niveau d'Escamps (Phosphorites du Quercy, Vianey Liaud, 1974) vient d'être découvert à St Capraise d'Eymet.

TABLEAU 86

Horizons Taxons	Montmartre	Frohnstetten	Villeneuve- la-Comptal	St Capraise	Soumailles
<i>P. siderolithicum</i>	+				
<i>P. duvali duvali</i>	+				
<i>P. muehlbergi muehlbergi</i>	+	+	+		
<i>P. magnum magnum</i>	+		+	+	
<i>P. curtum curtum</i>	+°				
<i>P. curtum frohnstettense</i>		+°	+	+	
<i>P. medium medium</i>	+°				
<i>P. medium suevicum</i>		+°	+	+	+
<i>P. crassum crassum</i>	+°				

Légende : Le petit cercle indique les gisements-types.

Cet ensemble faunique, que l'on pourrait qualifier de « Montmartre appauvri » – hanté par l'absence d'immigrants oligocènes – marque la fin des temps éocènes. Le gisement-repère habituellement retenu est celui de Frohnstetten (Franzen, 1968). Nous avons dit plus haut qu'il s'agit d'un gisement de fissure. L'horizon de St Capraise d'Eymet, inclus dans un ensemble sédimentaire stratifié, nous semble donc logiquement devoir lui être préféré.

Cet horizon plus récent que celui de Montmartre est contemporain des marnes supra-gypseuses du Bassin de Paris qui n'ont, à ce jour, livré que quelques maigres restes fossiles : *Xiphodon gracilis*, *Pterodon* sp., *Anoplotherium* sp., *Trechomys bonduelli*, *Cryptopithecus siderolithicus* pour les marnes blanches de Pantin et *Plagiolophus* sp., *Palaeotherium medium* pour les marnes bleues d'Argenteuil (Rat, 1965). La présence de *T. bonduelli* amène quelques remarques. Il s'agit d'une espèce plus évoluée que *Theridomys aquatilis*. Cette dernière est connue dans les niveaux, postérieurs à la « grande coupure », de Hoogbutsel (Belgique) et Ronzon (Auvergne). Ce qui a conduit Vianey-Liaud (1972) à « rajeunir » les marnes blanches de Pantin et à les considérer comme « superposées stratigraphiquement à l'horizon d'Hoogbutsel ou aux marno-calcaires de Ronzon ». Or il est classiquement admis, et nous serons amenés à le confirmer, que le niveau de Ronzon doit être mis en corrélation avec celui de Lagny-Thorigny (Essonne) situé à la base du Calcaire de Brie. Si l'on

rappelle que ce dernier est stratigraphiquement superposé aux marnes blanches, alors deux hypothèses peuvent être envisagées, ou bien *T. bonduelli* n'a pas été récolté dans les marnes de Pantin et l'indication de sa provenance, fournie par Lartet (1869), est erronée, ou bien *T. bonduelli* appartient à une lignée différente de celle de *T. aquatilis*.

## II. LA « GRANDE COUPURE » ET LES HORIZONS-REPÈRES DE L'OLIGOCÈNE INFÉRIEUR

Cette période est marquée par un renouvellement faunique important : arrivée de groupes jusque-là inconnus en Europe, cependant que l'extinction des formes endémiques éocènes se poursuit. A partir des données fournies par les Rongeurs, deux gisements-repères ont été retenus : à la base soit Ronzon (Auvergne) soit Hoogbutsel (Belgique) selon les auteurs; au sommet Villebramar (Aquitaine). Nous allons voir que les grands mammifères permettent d'établir une chronologie plus précise. En effet, nous proposons un horizon-repère supplémentaire, plus ancien, celui de Soumailles. Il permet de cerner avec plus de précision la limite Eocène-Oligocène.

## A. Horizon de Soumailles

### 1. LOCALISATION

- Bassin d'Aquitaine : commune de Pardailhan, arrondissement de Marmande.

- Sannoisien inférieur.

- Les fossiles ont été récoltés dans une assise sableuse située en dessous du calcaire lacustre de Castillon. La coupe, d'après Vasseur (1907), s'établit comme suit :

7. Calcaire de Castillon.

6. Argile renfermant des lits de calcaire concrétionné, 1,80 m.

5. Argile grise et jaune, 2,60 m.

4. Sable fin, 1,80 m.

3. Sable fin graveleux avec concrétions calcaires et Vertébrés fossiles, 0,25 m.

2. Sable fin, 4,35 m.

1. Argile fine, 4 m.

Pour cet auteur, la couche 1 correspond à l'Eocène supérieur, les couches 2 à 4 aux mollasses du Fronsadais, enfin les couches 5 et 6 forment un terme de passage au calcaire sus-jacent.

Nous avons vu que l'horizon de St Capraise d'Eymet, situé au sommet des mollasses du Fronsadais, peut être considéré, dans le Bassin d'Aquitaine, comme le toit de l'Eocène. Celui de Soumailles se révèle être, par sa faune, la base de l'Oligocène. Il en résulte que l'ensemble sableux à vertébrés fossiles, assimilé depuis Vasseur aux mollasses de Fronsadais, ne peut être considéré que comme un faciès mollassique de la base de la formation de Castillon, formation qui présente effectivement des faciès variés puisqu'elle peut être aussi entièrement calcaire ou entièrement mollassique.

### 2. LISTE FAUNIQUE

Le matériel conservé dans les collections de Géologie de la Faculté des Sciences de Marseille nous a permis d'établir la liste suivante :

#### PERISSODACTYLA

- Palaeotheriidae : *Palaeotherium medium suevicum*; *Plagiolophus minor*.

- Hyracodontidae : *Eggysodon* sp.

#### ARTIODACTYLA

- Cebochoeridae : *Cebochoerus* sp.

- Entelodontidae : *Entelodon antiquus*.

#### CARNIVORA

- Felidae : *Eusmilus bidentatus*.

#### RODENTIA

- Theridomyidae : *Theridomys (Theridomys) aquatilis* et *Theridomys (Blainvillimys) langei* (d'après Vianey-Liaud, 1972a).

### 3. AFFINITÉS

Il s'agit d'une faune dans laquelle bon nombre d'espèces éocènes ont disparu alors qu'arrivent, pour la première fois en Europe, les grands immigrants oligocènes.

Parmi les grands disparus, il faut citer : tous les Palaeothères (sauf une sous-espèce qui s'éteindra dans ce niveau); les genres *Xiphodon*, *Dichodon*, *Choeropotamus*, *Anoplotherium* et *Pterodon*. Parmi les persistants, le dernier « Suidé éocène », *Cebochoerus*, ne dépassera pas le sommet du Sannoisien.

Pour la première fois apparaissent les chefs de file de l'immigration oligocène en Europe : le Rhinocérotoïde *Eggysodon*, l'Entelodonte *E. antiquus* et le félin machaïrodon *Eusmilus*.

Par tous ses caractères, cette faune marque bien le début des temps oligocènes. Plus récente que celle du niveau de St Capraise d'Eymet (équivalent des Marnes supra-gypseuses), elle est plus archaïque que celle de Lagny-Thorigny (base du Calcaire de Brie) qui a livré *Entelodon magnus*. Par conséquent, l'horizon de Soumailles (base de la formation de Castillon) est contemporain des Argiles vertes de Romainville (base de l'Oligocène) du Bassin de Paris, qui n'ont, à ce jour, livré aucun reste de Vertébrés fossiles. Cela revient à dire que le renouvellement faunique dans les domaines marins et laguno-marins, clef de voûte des données utilisées par les stratigraphes pour placer la limite Eocène-Oligocène, coïncide très exactement avec celui que l'on observe dans le milieu continental avec les mammifères. Dans le Bassin de Paris, cette limite a été placée entre les Marnes supra-gypseuses et l'Argile verte de Romainville; dans les séries continentales du Bassin d'Aquitaine, elle se place entre les Mollasses du Fronsadais et la Formation de Castillon. Sur le plan des faunes terrestres, l'horizon de St Capraise d'Eymet d'une part et celui de Soumailles d'autre part, permettent bien de cerner cette limite avec précision.

## B. Horizon de Ronzon

### 1. LOCALISATION

- Auvergne, près Le Puy en Velay.

- Les fossiles ont été récoltés dans les Marnocalcaires de la colline de Ronzon.

- Sannoisien supérieur.

2. LISTE FAUNIQUE : d'après Lavocat (1951), Crochet (1969), Franzen (1972), Vianey-Liaud (1972 a et b)

#### MARSUPIALA

- Didelphidae : *Peratherium laurillardii*; *P. frequens*.

PERISSODACTYLA

- Palaeotheriidae : *Pseudopalaeotherium longirostratum*; *Plagiolophus minor*.
- Rhinocerotidae : *Ronzotherium velaunum*.

ARTIODACTYLA

- Entelodontidae : *Entelodon magnus*
- Anthracotheriidae : *Bothriodon velaunus*.
- Cainotheriidae : ? *Paroxacron* sp.
- Gelocidae : *Gelocus communis*.

CARNIVORA

- Hyaeodontidae : *Hyaeodon dubius*; *H. leptorhynchus*.
- Canidae : *Cynodon velaunus*.

INSECTIVORA

- Erinaceidae : *Tetracus bouti*; *T. nanus*.

RODENTIA

- Theridomyidae : *Pseudotynomys gaillardi*; *Theridomys (Theridomys) aquatilis*.
- Cricetidae : ? *Eucricetodon atavus*.
- Eomyidae : *Eomys antiquus*.

3. AFFINITÉS

Ce niveau marque :

- l'extinction du genre *Palaeotherium*. A signaler l'arrivée d'une forme immigrante, sans doute d'origine asiatique, le genre *Pseudopalaeotherium*; sans parenté directe avec les Palaeothères européens, cette forme n'est connue jusqu'ici que dans le gisement de Ronzon;

- le déclin de *Plagiolophus minor*. Cette espèce, très abondante dans le niveau de Soumaillies, devient relativement rare;

- l'arrivée des Ronzothères avec *R. velaunum*;  
 - l'arrivée des Anthracothères et des Gélocidés;  
 - parmi les Rongeurs, l'arrivée des Cricétidés et des Eomyidés.

Enfin le Suiforme *Entelodon magnus*, dont nous avons montré qu'il est le descendant de *E. antiquus*, est très caractéristique du niveau.

Le niveau de Ronzon est contemporain du Calcaire de Brie du Bassin de Paris. En effet, à Lagny-Thorigny (Calcaire de Brie basal) ont été récoltées les espèces suivantes (liste complétée d'après Soyer, 1929) : *Plagiolophus minor*; *Eggysodon gaudryi* (1); *Ronzotherium velaunum*; *Entelodon magnus*; *Gelocus communis*; *Hyaeodon* sp. Toutes ces formes, sauf *Eggysodon*, sont connues à Ronzon. Pour ce dernier, nous avons vu qu'il s'agissait d'une forme

rare et son absence à Ronzon correspond sans doute à une lacune de nos connaissances.

Habituellement choisi comme niveau-repère de l'Oligocène inférieur, Ronzon a été récemment remplacé (Thaler, 1971; Vianey-Liaud, 1972) par le site d'Hoogbutsel (province de Brabant), gisement stratifié du Tongrien de Belgique. Bien que ce gisement soit d'un très grand intérêt, lui donner, dans l'état actuel des connaissances, le statut de niveau-repère en le substituant à Ronzon, ne nous semble pas justifié. La liste faunique du gisement belge (d'après Misonne, 1957; Quinet, 1965; Hartenberger, 1973) est la suivante :

PERISSODACTYLA

- Hyracodontidae : *Eggysodon* sp. (= *Tongriceros hoeledenensis*). A ce sujet, il faut remarquer que les quelques dents figurées et rapportées par Misonne (1957) à un nouveau Rhinocerotidé, puis attribuées à *Chasmotherrium* par Gabunija (1967), appartiennent en réalité à un *Eggysodon*. La morphologie et les dimensions de la D<sub>3</sub> (figurée comme M<sub>2</sub>, pl. II, fig. 10 in Misonne, 1957) très comparables à celles que nous avons décrites à Villebramar et à Soumaillies ne laissent aucun doute à ce sujet.

ARTIODACTYLA

- Dichobunidae : *Dichobune* cf. *leporina*.
- Anoplotheriidae : *Tapirus* cf. *hyracinus*.
- Cainotheriidae : ? *Paroxacron* sp.

PROTEUTHERIA

- Pantolestidae : *Androconus verlindeni*.

RODENTIA

- Theridomyidae : *Suevosciurus (Microsuevosciurus) palustris*; *Theridomys aquatilis*.
- Castoridae : *Steneofiber butselensis*.
- Gliridae : *Peridyromys micio*.
- Cricetidae : *Eucricetodon atavus*.

Cette faune amène quelques remarques. La présence du genre *Eggysodon* et les Rongeurs indiquent qu'elle est postérieure à la « grande coupure ». Toutes les autres espèces sont connues avant et après la « grande coupure ». Parmi toutes ces formes, une seule, *Theridomys aquatilis*, est connue à Ronzon. Son étude (Vianey-Liaud, 1972) a montré que le degré évolutif est très voisin dans les deux gisements puisque, seules, les molaires, moyennement usées (stade d'usure 2 de Vianey-

(1) Cette attribution spécifique est liée à la présence d'un très fort cingulum vestibulaire sur les dents jugales inférieures (série P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> droites, M.N.H.N. Paris) récoltées à Lagny-Thorigny. Nous avons montré que ce critère est loin d'avoir une valeur taxonomique absolue.

Liaud) semblent légèrement plus hypsodontes à Hoogbutsel qu'à Ronzon. Les deux sites sont donc chronologiquement très proches, ce qui est en accord avec l'opinion des découvreurs de Hoogbutsel (Glibert et de Heinzelin, 1952), gisement qu'ils considèrent comme « contemporain des dépôts du Calcaire de Brie ou de l'Assise de Sannois au sens strict ». Les macromammifères, actuellement connus à Hoogbutsel, sont, nous l'avons dit plus haut, chronologiquement peu utilisables. Or, ce sont justement de grands mammifères qui nous ont permis de reconnaître deux niveaux-repères dans l'Oligocène inférieur. C'est pourquoi il nous semble préférable de conserver le niveau-repère de Ronzon.

#### 4. AUTRES GISEMENTS

En Aquitaine, les gisements de ce niveau sont rares. Signalons celui de Sainte-Marthe (Dordogne, commune d'Eymet, feuille de Villeréal au 1/80 000) où une assise détritique du Calcaire de Castillon a livré (Richard, 1948 et Vianey-Liaud, 1972) : *Plagiolophus minor*, un Anthracothéridé de petite taille, *Theridomys aquatilis* et *Blainvillimys langei*. Faune qui est bien de type Ronzon.

A Montans (canton de Gaillac, feuille de Montauban), un affleurement mollassique de la rive gauche du Tarn a livré *Plagiolophus minor*, *Entelodon magnus* et *Ronzotherium filholi*. La présence de cette dernière espèce indique un niveau un peu plus récent que celui de Ronzon.

Il en est de même pour le site de Bournoncle Saint-Pierre (Auvergne) où *R. filholi* associé à *Plagiolophus minor*, *Cadurcotherium minus* et *Entelodon magnus*, indiquent également un âge légèrement plus récent que celui de Ronzon.

Pour l'Angleterre, nous avons vu que l'*Entelodon* des Lower Hamstead beds de l'île de Wight doit être rapporté à *E. magnus*. Ces formations sont donc également contemporaines du niveau de Ronzon.

En Espagne, il en est de même pour le gisement de Espinosa de Henares (Haute vallée du Tage) qui a aussi livré *E. magnus*.

En Allemagne, les sites de Veringendorf et Veringenstadt (Jura franco-souabe), avec entre autres *E. magnus* et *Eusmilus*, sont également contemporains du Calcaire de Brie.

Il en est très probablement de même pour le site de Mérisor-Krivadia (Roumanie) où nous avons également reconnu la présence de *E. magnus*.

#### 5. CONCLUSION

Les grands mammifères, plus spécialement les Entelodontes et les Ronzothères, nous ont permis de justifier l'existence de deux horizons-repères dans les premiers faciès (moitié supérieure du Sannoisien de Munier-Chalmas et de Lapparent) du Stampien au sens de d'Orbigny (voir tableau A).

Pour Cavelier (1965) « Les seuls éléments marins pouvant servir à définir le Sannoisien sont localisés dans les Argiles vertes de Romainville et le Calcaire de Sannois où ils ne montrent pratiquement aucune individualisation par rapport aux faunes postérieures ». Pour cet auteur, il apparaît nécessaire de supprimer le terme Sannoisien de l'échelle chronologique.

Dans sa classification stratigraphique, Pomerol (1967, tableau 1) a conservé pour ces formations le terme de Sannoisien comme sous-étage du Stampien s.l. de d'Orbigny.

L'existence d'un ensemble faunique mammalien bien distinct de celui de la base du Stampien s.s., nous a amené à adopter la classification de Pomerol.

### C. Horizon de Villabramar

#### 1. LOCALISATION

– Bassin d'Aquitaine : canton de Monclar, arrondissement de Villeneuve-sur-Lot (feuille de Villeréal au 1/80 000).

– Stampien inférieur.

– Les fossiles ont été récoltés dans un niveau de sable graveleux, de 40 cm d'épaisseur, situé à la base des Mollasses de l'Agenais et surmontant la formation de Castillon.

2. LISTE FAUNIQUE (Brunet, 1970), complétée par nos récentes découvertes :

#### PERISSODACTYLA

- Palaeotheriidae : *Plagiolophus fraasi*.
- Hyracodontidae : *Eggysodon* sp.
- Rhinocerotidae : *Ronzotherium filholi*.

#### ARTIODACTYLA

- Dichobunidae : *Dichobune* nov. sp. (espèce de grande taille, plus progressive que *D. leporina*).
- Entelodontidae : *Entelodon deguilhemi*.
- Anthracotheriidae : *Anthracotherium alsaticum*.
- Gelocidae : *Gelocus* nov. sp. (espèce de plus grande taille et plus progressive que *G. communis*); *Lophiomeryx chalaniati*.
- Cainotheriidae : *Plesiomeryx cadurcensis*.

#### CARNIVORA

- Hyaeodontidae : *Hyaenodon dubius*; *H. leptorhynchus*.
- Felidae : *Eusmilus bidentatus*; *Nimravus intermedius*; *N. edwardsi*.

#### RODENTIA

- Cricetidae : *Eucricetodon atavus*.

- Theridomyidae : *Theridomys* (*Blainvillimys*) *gregarius*; *Pseudoltinomys* *major*; *Elfomys* *medius*. Ces deux dernières espèces ont été déterminées par notre collègue, Madame Vianey-Liaud (Montpellier).

### 3. AFFINITÉS

Dans ce niveau ne subsiste que le dernier représentant des Palaeothéridés, *P. fraasi*.

Les Rhinocérotoïdes ne sont toujours représentés que par les Eggysodontinae et les Caenopinae; le genre *Aceratherium* apparaît plus tardivement.

Parmi les Artiodactyles, les Entelodontes sont connus par une forme de grande taille, plus progressive que celle de Ronzon, son ancêtre, et très caractéristique du niveau. C'est aussi dans ce niveau que le genre *Anthracotherium* apparaît pour la première fois en Europe. Il semble bien qu'il en soit de même pour le petit ruminant primitif *Lophiomeryx*. Le genre *Gelocus* est représenté par une espèce nouvelle, plus grande et plus progressive que *G. communis* de Ronzon, probablement son ancêtre.

L'existence du félin *Nimravus* dans ce niveau semble bien correspondre à sa première apparition en Europe. A ce même niveau, le machaïrodonte *Eusmilus* doit s'éteindre.

En ce qui concerne les Rongeurs, le *Blainvillimys* de Villebramar est très sensiblement au même stade évolutif que celui décrit au Mas de Got (Quercy) par Vianey-Liaud (1972a).

Cette faune, par tous ces caractères, est plus récente que celle de Ronzon et le gisement de Villebramar, situé à la base des Mollasses de l'Agenais, juste au-dessus de la formation de castillon, doit bien être considéré comme le premier jalon des formations continentales du Stampien s.s. Ce niveau est très probablement contemporain des Faluns de Jeurs-Morigny du bassin de Paris.

### 4. AUTRES GISEMENTS

Le site du Mas d'Agenais (bassin d'Aquitaine, arrondissement de Marmande) où la Mollasse de l'Agenais a livré un Entelodonte, *E. deguilhemi*, tout à fait identique à celui de Villebramar, doit correspondre à cet horizon.

Les calcaires asphaltiques de Lobsann (Alsace, Bas-Rhin) qui ont livré *A. alsaticum* et *E. deguilhemi* appartiennent également à ce niveau. Mais la présence d'une forme affine du *Bothriodon velaunus* de Ronzon pourrait indiquer un âge très légèrement plus ancien.

En Suisse, le gisement de Klein-Blauen (sud de Bâle) avec *Eggysodon osborni*, *Ronzotherium filholi* et *Anthracotherium* sp. doit être contemporain du niveau de Villebramar.

En Italie, les lignites de Monteviale (Vénétie) ont livré notamment le petit Caenopiné *Epiacera-therium bolcense*, les Anthracothères *Anthracotherium monsvialense* et *Anthracocoerus*, le Tayassuidé *Palaeocoerus paronae* et le Pantolestidae *Dyspterna*. Ce dernier est également connu dans les Lower Hamstead beds de l'île de Wight. *Epiacera-therium* et *Anthracocoerus* sont pour le moment inconnus dans d'autres gisements et ne fournissent donc aucune indication chronologique. Le genre *Anthracotherium*, actuellement inconnu avant le niveau de Villebramar, est représenté ici comme à Villebramar et à Lobsann par une forme de taille moyenne. Enfin les Tayassuidés, groupe bien représenté à partir de la partie moyenne du Stampien, font ici leur première apparition en Europe. Leur association avec un Anthracothère de taille moyenne nous incline à penser que le gisement de Monteviale est chronologiquement très proche du niveau de Villebramar.

## III. OLIGOCÈNE MOYEN

Les gisements stratifiés de cette période ayant livré à la fois des macro et des micromammifères sont peu nombreux.

### I. LES HORIZONS-REPÈRES

En Aquitaine, les gisements rapportés par M. Richard (1948) au Stampien moyen sont peu nombreux, et souvent stratigraphiquement mal repérés. Ainsi, nos premières fouilles dans le site de Comberatière (Lot-et-Garonne), classiquement rapporté au Stampien moyen, nous livrèrent une faune de type La Milloque, c'est-à-dire du Stampien supérieur (Brunet, 1970). De même, nous avons vu que le gisement de Montans (Tarn), rapporté lui aussi au Stampien moyen par Richard, est en réalité un peu plus récent que le niveau de Ronzon, mais plus ancien que celui de Villebramar, puisqu'il a livré *E. magnus* et *P. minor* en compagnie de *R. filholi*. Beaucoup de ces gisements « Stampien moyen » correspondent à d'anciennes carrières, maintenant abandonnées, souvent recomblées, où il est très difficile de retrouver les couches fossilifères. C'est le cas du site de Rabastens (Tarn) qui a bien livré une faunule de cette période mais dont la couche fossilifère, située dans la partie moyenne des Mollasses de l'Agenais (M. Richard, 1948) demeure introuvable. Cette faune s'établit comme suit : un Ronzothère, probablement *R. romani* (non retrouvé en collection); un Chalicothère, *Schizotherium modicum*; un Dichobunidé de très grande taille, *Metritherium mirabile*; un Anthracothère de grande taille, *A. magnum*; un Gélocidé, *Lophiomeryx chalaniati*; un Cervidé primitif, *Dremotherium* sp. de petite taille et un Créodonte, le genre *Hyaenodon*.



L'association d'un Ronzothère avec un Cervidé et un Anthracothère de grande taille est très caractéristique du niveau. Ce site, choisi comme gisement-repère par Ginsburg (1972), représente bien le meilleur jalon actuellement connu en Aquitaine pour cette période. Pour qu'il soit retenu comme tel, il est nécessaire que de nouvelles découvertes y soient faites.

En Auvergne, les gisements de la Limagne, la Sauvetat, Antoingt, d'abord choisis comme gisements-types de biozone (Thaler, 1965) ont été l'objet de nombreuses controverses (Ginsburg, 1967). Leur faune (voir Lavocat, 1951) connue d'après d'anciennes collections, ne semble pas toujours chronologiquement homogène (Vianey-Liaud, 1972a), ce qui a conduit les auteurs à essayer de les remplacer par d'autres niveaux (Thaler, 1971). Ainsi, la Sauvetat a été remplacée par le niveau espagnol de Montalban (Province de Téruel). Site dont les rongeurs (*Theridomys major*, *Blainvillimys gregarius*, *Eucricetodon atavus*, *Pseudocricetodon montalbanensis*; d'après Vianey-Liaud, 1972a et b) indiquent bien un âge plus récent que celui de Villebramar mais dont les macromammifères (*Plagiolophus* cf. *fraasi*, *Ronzotherium filholi*, *Aceratherium albigense*, *Metriotherium* sp., *Elomeryx* sp., *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Palaeochoerus* sp., Anoplothéridé et Cainothéridé indéterminés; d'après Crusafont, 1967 et Golpe-Posse, 1974) encore incomplètement déterminés, sont stratigraphiquement difficiles à utiliser. Si cette liste faunique de macromammifères devait être confirmée, alors elle se distinguerait de celle du niveau de Villebramar, entre autres, par la présence du petit Rhinocérotidé, *A. albigense*, dont ce niveau marquerait la « date » d'immigration. Par contre, le cervidé primitif, *Dremotherium* sp., présent à la Sauvetat, n'est pas signalé à Montalban, ce qui pourrait indiquer que Montalban est un peu plus ancien. Mais cette forme est également inconnue à Antoingt dont les Rongeurs *Theridomys blainvillei* et *T. lembronicus* indiqueraient un niveau plus récent que la Sauvetat (Vianey-Liaud, 1972a). De tout ceci, il ressort clairement que la faune, et par conséquent la position stratigraphique exacte de ces gisements de la Limagne, ne pourra être connue avec certitude qu'après une nouvelle récolte, *in situ*, de nouveaux documents fossiles.

Dans la Bassin de Paris, L. Ginsburg (1969) a signalé une faune de mammifères du Stampien marin (horizon d'Ormoy) d'Etampes. Ont été récoltés : *Ronzotherium romani*, *Aceratherium albigense*, *Cadurcotherium cayluxi*, *Schizotherium modicum*, *Palaeochoerus* cf. *gergovianus*, *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Bachitherium instigne*, *Hyaenodon vulpinus*, ? *Cynelos crassidens*. Cette faune, incontestablement plus récente que celle de Villebramar, est très voisine de celle de Rabastens où la présence du Cervidé *Dremotherium* pourrait indiquer un âge un peu plus récent. Par ailleurs, le gisement est stratigraphiquement bien repéré et, de ce fait, le site semble actuellement être le meilleur jalon utilisable pour les macromammifères. Sa

faune est caractérisée par la présence du petit Acé-rathère, *A. albigense*, associé à un Ronzothère évolué (*R. romani*), à un Anthracothère et un *Bachitherium* de grande taille.

Le site de La Ferté-Alais (sommets des sables de Fontainebleau), gisement-type de *Ronzotherium romani* a livré *Eggysodon gaudryi*, *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Entelodon* sp. et un petit ruminant (non retrouvé en collection) qui aurait été de la taille du *Bachitherium minus* des Phosphorites (Stehlin, 1909). La présence de ces deux dernières formes pourrait indiquer un âge un peu plus ancien que le site d'Etampes, mais sans doute plus récent que Montalban qui a livré *Plagiolophus fraasi*.

En résumé, les macromammifères actuellement connus dans ces divers gisements pourraient permettre d'établir la chronologie suivante (tableau 87) :

- *Montalban* : présence de *Plagiolophus fraasi*, *Ronzotherium filholi* et immigration de *Aceratherium albigense* ;

- *La Ferté-Alais* : extinction des Plagiolophes, présence de *R. romani*, *Entelodon* et d'un petit ruminant de la taille de *Bachitherium minus* ;

- *Etampes* : extinction des *Entelodon*, présence d'un grand *Bachitherium* ;

- *Rabastens* : arrivée du genre *Dremotherium*. Mais à ce sujet, rappelons que ce taxon est signalé à la Sauvetat, gisement considéré par ses Rongeurs comme contemporain de Montalban, mais dont le matériel en collection est sûrement mélangé.

Compte tenu de ce qui précède, il est bien difficile de conclure. Cet essai de classement n'a pas la prétention d'être définitif.

## 2. LES AUTRES GISEMENTS

En Aquitaine, le calcaire de Briatexte a livré, à Saint-Martin de Casselvi, une faunule dont les restes conservés à la Faculté des Sciences de Marseille nous ont permis d'établir une liste bien différente de celle proposée par M. Richard (1948) et Bergounioux et Cruzel (1968). Nous y avons reconnus *Plagiolophus fraasi*, *Ronzotherium romani*, *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Lophiomeryx chalaniati* et *Bachitherium* sp. L'association d'un Plagiolophe avec un Ronzothère évolué et un Anthracothère de grande taille indique un niveau sans doute un peu plus récent que celui de Montalban, mais plus ancien que celui de la Ferté-Alais.

En Auvergne, le site de Vendèze qui a livré : *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Cadurcotherium cayluxi* et *Ronzotherium romani*, doit également être rapporté au Stampien moyen. Les caractères primitifs que nous avons relevés pour le ronzothère indiquent que le gisement est un peu plus ancien que celui de La Ferté-Alais. Le gisement de Brons (Cantal) qui a livré *Ronzotherium romani* et *Eggysodon gaudryi* appartient également au Stampien moyen, sans qu'il soit actuellement possible d'y préciser sa position exacte par rapport aux autres gisements.

TABLEAU 87

Gisements \ Taxons	Villebramar	Montalban	La Ferté-Alais	Etampes	Rabastens
<i>Plagiolophus fraasi</i>					
<i>Ronzotherium</i>		<i>R. filholi</i>	<i>R. romani</i>		
<i>Aceratherium albigense</i>					
<i>Entelodon</i>					
<i>Metritherium</i>					
<i>Anthracotherium</i> sp. de grande taille					
<i>Dremotherium</i>				?	

IV. OLIGOCÈNE SUPÉRIEUR

Les deux derniers grands mammifères (*Ronzotherium* et *Eggysodon*), chefs de file de l'immigration Oligocène, s'éteignent durant cette période. Notre propos ne sera pas de revoir en détail les ensembles fauniques du Stampien supérieur. Nous en donnerons les traits principaux et essayerons de préciser les niveaux où ces deux taxons disparaissent.

1. LES HORIZONS-REPÈRES

Pour cette période, trois horizons-repères nous semblent pouvoir être retenus.

A la base, celui de Cournon (Puy-de-Dôme, commune de Cournon, feuille de Clermont au 1/80 000) dont la faune (Lavocat, 1951; Thaler, 1965; Hugueney, 1969; Viány-Liaud, 1972) se caractérise par l'association de formes connues avant et après ce niveau (*Ronzotherium romani*, *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Dremotherium* sp.) avec des formes qui vont disparaître (*Lophiomeryx chalaniati*, *Theridomys lembronicus*, *Blainvillimys geminatus*) et des formes qui, au contraire, apparaissent et seront connues jusqu'au sommet de l'étage (*Archaeomys laurillardii*, *Issiodoromys pseudanaema*).

Dans le niveau de La Milloque (Lot-et-Garonne, commune de Hauteffage, feuille d'Agen au 1/80 000), nous avons récolté au sommet de la Mol-

lasse de l'Agenais une très importante faune de vertébrés qui indique bien un niveau plus récent que celui de Cournon. Parmi les formes les plus caractéristiques, citons : les Périssodactyles : *Protapirus aginensis*, *Brachypotherium* aff. *lemanense*, *Aceratherium* (*Mesaceratherium*) aff. *paulhiacense*; les Artiodactyles : *Anthracotherium* sp. de grande taille, *Microbunodon minimus*, *Palaeochoerus* deux espèces, *Dremotherium* sp. de petite, moyenne et grande tailles; les Carnivores : *Hyaenodon*, *Pseudocyonopsis*, *Cephalogale*, *Haplocyon*, *Plesictis*; pour les Rongeurs, les Cricétidés (*Melissiodon quercyi*, *Adelomyarion vireti*, *Pseudocricetodon* cf. *thaleri*, *Eucricetodon praecursor*); les Theridomyidés (*Archaeomys laurillardii*, *Issiodoromys pseudanaema*); les Gliridés (*Gliravus*, *Peridiromys* et *Pseudodryomys*); le Zapodidé (*Plesiosminthus*); les Eomyidés (*Eomys*, *Pseudotheridomys*); pour les Lagomorphes : les genres *Piezodus* et *Amphilagus*. L'association du petit anthracothère *Microbunodon minimus* avec un Brachyothère primitif, un Acérathère de taille moyenne, et les Rongeurs *A. laurillardii*, *I. pseudanaema* et *E. praecursor* est très typique pour ce niveau.

Au sommet de l'Oligocène supérieur, le gisement de Coderet (Allier, commune de Bransat, feuille de Moulins au 1/80 000) a également fourni une très belle faune dont la liste détaillée a été donnée par M. Hugueney (1969). Cette faune se distingue notamment de celle de La Milloque par l'absence d'Anthracothères et la présence de formes un peu plus évoluées dont notamment le Cricétidé *Eucricetodon collatus*.

## 2. LES GISEMENTS À RONZOTHÈRES ET EGGYSODONTES

Six gisements qui ont livré le genre *Ronzotherium* sont bien à rapporter à cette période.

Nous avons signalé la présence de *Ronzotherium romani* à Cournon, gisement-repère de la base du Stampien supérieur.

Les gisements de Saint-Henri, Saint-André (Bassin de Marseille) et celui des Milles (Bassin d'Aix) où nous avons signalé *Ronzotherium romani* sont probablement à rapporter à la base du Stampien supérieur. Leur faune (Répin, 1916; Thenius, 1959) comprend notamment le petit Acérathère *A. albigense*, les Anthracothères *Anthracotherium* sp. de grande taille et *Elomeryx*, et les genres *Bachitherium* et *Prodremotherium*. L'absence des genres *Entelodon* et *Dremotherium* parlerait en faveur d'un rapprochement avec le niveau d'Etampes. Mais la présence de *Blainvillimys geminatus* à Saint-Henri et Saint-André (Thaler, 1966), forme caractéristique de la base du Stampien supérieur, et la présence dans les trois gisements (Ginsburg, 1973b) de *Dolichoerus quercyi aquensis*, sous-espèce du sommet de l'étage, tend à rajeunir les trois sites et à les considérer comme très proches du niveau de Cournon. L'absence du genre *Dremotherium* dans ces trois gisements est, compte tenu de leur position stratigraphique, pour le moins surprenante. Mais, là encore, il est bien difficile de conclure. En effet, il s'agit d'anciennes collections dont le matériel n'est probablement pas homogène, puisque récolté à des niveaux différents dans un ensemble sédimentaire de grande épaisseur.

Nous avons vu que *R. romani* est également présent à Rickenbach (Suisse), site qui, ayant livré *Eucricetodon praecursor* et *Microbunodon minimus*, était considéré comme synchrone de celui de La Milloque. Les Rhinocérotidés montrent que Rickenbach est un peu plus ancien que La Milloque. Avec Rickenbach, disparaît l'ultime représentant des Ronzothères, tandis qu'à La Milloque arrive le premier représentant des Brachyothères.

Heissig a signalé la présence de *R. romani* à Gaimersheim. Pour Hugueney (1969), ce niveau est voisin de celui de Rickenbach. A Gaimersheim, l'absence de *Eucricetodon praecursor* et la présence du dernier représentant du genre *Heterocricetodon* (*H. gaimersheimensis*), forme inconnue à Rickenbach, nous inclinent à penser que Gaimersheim est un peu plus ancien que Rickenbach.

Le genre *Eggysodon* a été signalé (Roman, 1912) à Gannat (Allier), gisement-type de *Brachyotherium lemanense*. Plus récemment, Heissig (1969) y a reconnu également la présence de *Ronzotherium romani*. Cette association faunique est inhabituelle et il est très probable que, là encore, la faune provienne d'horizons fossilifères d'âge différent. Rappelons que *R. romani* s'éteint dans le niveau de Rickenbach, tandis que *B. lemanense* apparaît dans le niveau de La Milloque. La disparition, en Europe, du genre *Eggysodon* reste difficile à préciser. Tout au plus, pouvons-nous dire que ce taxon semble s'éteindre avant le niveau de La Milloque où il n'a jamais été rencontré dans l'abondant matériel récolté au cours de nombreuses années de fouilles.

Nous avons rassemblé l'essentiel des résultats biochronologiques dans le tableau ci-après.

TABLEAU 88

		Principales formations		Gisements						
		BASSIN DE PARIS	BASSIN D'AQUITAINE	HORIZONS-REPERES	Bassin de Paris Alsace	Bassin d'Aquitaine Provence	Auvergne Quercy	Allemagne Angleterre Belgique Suisse	Espagne Italie Roumanie	
S T A M P I E N	SUP.	Calcaire d'Etampes	Mollasses  de l'Agenais	CODERET			Coderet			
				LA MILLOQUE		La Milloque		Rickenbach Gaimersheim		
				COURNON		St-André-les Milles St Henri	Cournon			
	MOY.	Faluns d'Ormoy		"ETAMPES"	Etampes La Ferté-Alais	Rabastens		Brons ? Vendèze		
		Faluns de Pierrefitte		Montalban		St Martin de Casselvi			Montalban	
	INF.	Faluns de Jeurs-Morigny		VILLEBRAMAR	Lobsann	{ Villebramar Mas d'Agenais			Klein-Blauen	Banffyhunyd Monteviale
SANNOSIEN	SUP.	Calcaire de Brie	Formation de Castillon	RONZON	Lagny-Thorigny	Montans Ste Marthe	Bournoncle Ronzon Aubrelong	{ Hoogbutsel Lower Hamstead Veringenstadt Veringendorf	{ Espinosa de Henares Mérisor-Krivadia	
	INF.	Argile verte de Romainville		SOUMAILLES		Soumailles				
LUDIEN SUP.		Marnes Supra-gypseuses	Mollasses du Fronsadais	ST CAPRAISE D'EYMET		St Capraise Villeneuve-la-Comptal		Frohnstetten		
		Haute masse du Gypse		MONTMARTRE	Montmartre	Ste Sabine			San Cugat	

## CONCLUSION

L'ensemble de cette étude n'a pu être réalisé que grâce à la récolte sur le terrain d'un très abondant matériel. Dans ce matériel, il nous a paru judicieux de choisir, pour notre travail, les restes des grands Mammifères, chefs de file de l'immigration Oligocène en Europe. Ces nouveaux documents nous ont amené à aborder des domaines aussi variés que la Tectonique globale, la Paléogéographie, la Paléoclimatologie, la Stratigraphie, la Paléoanatomie, la Phylogénie, les Migrations. Au fur et à mesure de leur étude, nous avons pu, tantôt apporter des résultats nouveaux et des précisions, tantôt proposer de nouvelles hypothèses. Dans l'ensemble faunique du Sannoisien et du Stampien, thème majeur de notre recherche, nous pensons avoir montré quelle pouvait être la contribution de ces quelques grands Mammifères pour la connaissance de l'histoire géologique et biologique de cette époque. Entre autres,

ils nous ont permis de proposer de nouveaux horizons-repères mammaliens et de cerner avec plus de précision la limite Eocène-Oligocène. Sur le plan biologique, les très grandes fluctuations individuelles rencontrées chez nos Ongulés oligocènes illustrent bien le fait qu'une bonne image de l'espèce ne peut être obtenue qu'à partir d'une grande collection d'individus, l'échantillon-type de l'espèce ne représentant que le support nomenclatural. Il est évident que le systématicien qui ne tiendrait pas le plus grand compte de cette réalité biologique, désignerait souvent comme types d'espèces différentes des morphotypes de la même espèce. Ainsi, chez les Entelodontidae, nous avons rencontré une profusion de dénominations qui ne correspond, dans bien des cas, à aucune réalité taxonomique. En Europe, l'Oligocène est marqué par l'extinction progressive des formes autochtones éocènes et leur

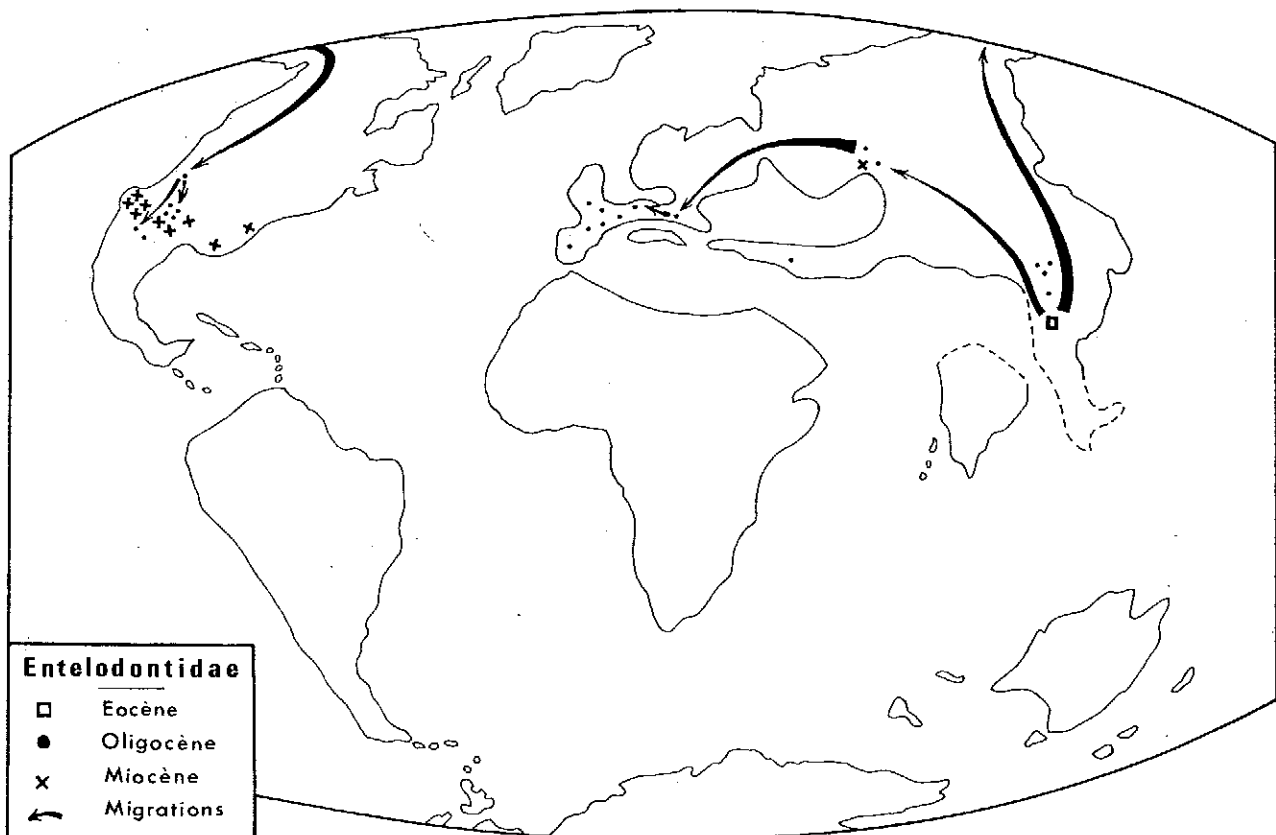


FIG. 19. - Répartition géographique et migrations des *Entelodontidae*.

Sur la carte paléogéographique du Monde à l'Oligocène (d'après R.H. TEDFORD, 1974) ont été indiqués les gisements Eocène, Oligocène, Miocène et les migrations de la base de l'Oligocène.

remplacement par des immigrants venant de l'Est et arrivant en vagues successives. La comparaison entre ces grands immigrants européens et leurs cousins ou alliés nord-américains nous a amené à considérer l'Asie comme leur berceau probable. Ce rôle fondamental de centre de dispersion, qui revient à l'Asie, reste difficile à préciser à l'aide des documents actuellement connus. Certes, il est clair qu'après l'ouverture de l'Atlantique Nord dans l'Océan arctique, cause de l'interruption de la voie directe Amérique du Nord - Europe, de nouvelles

communications terrestres se sont temporairement établies dès le début de l'Oligocène, d'une part entre l'Asie et l'Europe au gré des variations de la mer ouralienne, et d'autre part entre l'Asie et l'Amérique du Nord par la région de Behring, tantôt isthme, tantôt détroit (fig. 19). Mais bien des problèmes concernant les faunes oligocènes ne pourront être définitivement résolus qu'avec une meilleure connaissance des faunes asiatiques et plus spécialement de celles de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène de la région sino-mongole.

## BIBLIOGRAPHIE

### Géologie et biostratigraphie

- AUBOUIN (J.), 1967. — Précis de Géologie. Stratigraphie. Paris, Dunod Edit., 2, p. 227-480, fig. 328-448.
- AUBOUIN (J.), 1968. — Précis de Géologie. Tectonique, Morphologie, Globe terrestre. Paris, Dunod Edit., 3, 549 p., 315 fig.
- BELLAIR (P.), POMEROL (Ch.) & PROST (A.), 1962. — Les hamadas tertiaires du Bassin de Paris. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 255, p. 2479-2480.
- BERGOUNIOUX (F.M.) & CROUZEL (F.), 1968. — Sur deux gisements stampiens du Bassin d'Aquitaine, St Martin de Casselvi (Tarn) et Launaguet (Haute-Garonne). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 104 (3-4), p. 367-380, 6 fig.
- BLONDEAU (A.), CAVELIER (C.), FEUGUEUR (L.) & POMEROL (Ch.), 1965. — Stratigraphie du Paléogène du Bassin de Paris en relation avec les bassins avoisinants. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (7) 7 (2), p. 200-221, 8 tabl.
- BONIS (L. de ), 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs — Carnivores — Périssodactyles. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 28, 192 p., 50 fig., 14 pl.
- BONIS (L. de), CROCHET (J.Y.), RAGE (J.-C.), SIGE (B.), SUDRE (J.), VIANEY-LIAUD (M.), 1973. — Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des Phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, (3) 28, p. 105-113, 3 tabl., 1 fig.
- BOULE (M.), 1892. — Description géologique du Velay. *Bull. Carte géol. France*, Paris, 4, p. 1-259, 71 fig., 11 pl.
- BRUNET (M.), 1970a. — Villebramar (Lot-et-Garonne) : très important gisement de Vertébrés Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 270, p. 2535-2538.
- BRUNET (M.), 1970b. — Nouvelles découvertes concernant la faune et la position stratigraphique du gisement de Vertébrés de Comberatière (Lot-et-Garonne). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 270, p. 2776-2779.
- CAVELIER (C.), 1964. — Sur le classement des « Upper Hamstead beds » de l'île de Wight (Angleterre) dans le Stampien inférieur et leur parallélisme avec le Bassin de Paris. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, 28 (1), p. 585-590.
- CAVELIER (C.), 1965. — Le Sannoisien de Sannois (Seine-et-Oise) dans le cadre du Bassin de Paris et sa signification stratigraphique. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (7) 7 (2), p. 228-238.
- CAVELIER (C.), 1968. — L'Eocène supérieur et la base de l'Oligocène en Europe occidentale. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 58, p. 507-527, 2 tabl.
- CAVELIER (C.), 1969. — La limite « Eocène-Oligocène ». Colloque sur l'Eocène, Paris, mai 1968, 3, *Mém. B.R.G.M.* n° 69, p. 431.
- CAVELIER (C.), 1972. — L'âge Priabonien supérieur de la zone à *Ericsonia subdisticha* et l'attribution des Latorf Schichten allemands à l'Eocène supérieur. *Bull. Rech. Géol. et Min.*, Paris, Sect. IV (2) 1, p. 15-24.
- COULOMB (J.), 1969. — L'expansion des fonds océaniques et la dérive des continents. Paris, Coll. Science vivante, P.U.F. Edit., 224 p., 106 fig.
- CROCHET (J.Y.), 1969. — Révision du genre *Peratherium* Aymard, 1849 (Marsupiala). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 268, p. 2038-2041.
- CRUSAFONT-PAIRO (M.), 1967. — Nuevos datos sobre la edad de los sedimentos terciarios de la zona de Utrillas-Montalban. *Acta Géol. Hispanica*, 2, p. 115-116.
- DENIZOT (G.), 1929. — Les horizons continentaux du Stampien et de l'Aquitainien. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4) 29, p. 205-216.
- DENIZOT (G.), 1968. — Bartonien, Ludien et Tongrien. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 58, p. 533-552, 2 tabl., 3 fig.
- DEVEREUX (I.), 1967. — Oxygen isotope palaeotemperature measurements on New Zealand Tertiary fossils. *New Zealand Jour. Sci.*, Wellington, 10, p. 988-1011.
- DOMBROWSKI, 1888. — Mes chasses aux fossiles dans le Lot-et-Garonne. *Jour. Hist. Nat. Bordeaux et Sud-Ouest*, (2) 9, p. 97-99.
- DUPERON (J.), 1975. — Contribution à l'étude des flores fossiles de l'Agenais. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Université Paris VI, 174 p., 20 pl.
- FRANZEN (J.L.), 1968. — Revision der Gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804. *Naturwiss. math. Fak. Albert-Ludwigs Univ.*, Freiburg i. Br., 186 p., 15 tabl., 20 fig., 35 pl.

- FRANZEN (J.L.), 1972. — Pseudopalaeotherium longirostratum n.g., n.sp. (Perissodactyla, Mammalia) aus dem unterstampischen Kalmergel von Ronzon (Frankreich). *Senckenbergiana lethaea*, Frankfurt am Main, **53** (5), p. 315-331, 8 fig.
- FURON (R.), 1959. — La Paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans. Paris, Payot Edit., 405 p., 76 fig., 12 pl.
- FURON (R.), 1972. — Eléments de Paléoclimatologie. Paris, Vuibert Edit., 216 p., 24 fig.
- GABOUNIA (L.), 1967. — Sur un Lophiodontidé de Hoogbutsel et de Hoeleden. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, **43** (5), 7 p., 1 pl.
- GIGNOUX (M.), 1960. — Géologie stratigraphique. 5<sup>e</sup> édit. Paris, Masson Edit., 759 p., 155 fig.
- GINSBURG (L.), 1967. — L'âge relatif des gisements de Mammifères de la Limagne d'Auvergne. *C.R. soc. Géol. France*, Paris, **1967** (7), p. 325.
- GINSBURG (L.), 1972a. — Valeur stratigraphique des Mammifères au Tertiaire. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, **77**, p. 381-387, 1 tabl.
- GINSBURG (L.), 1972b. — Les Mammifères et le problème des corrélations à distance. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, **77**, p. 389-393.
- GINSBURG (L.), 1973a. — Sur la signification des faunes de Mollusques continentaux. *C. R. Soc. Géol. France*, Paris, **1973** (1), p. 27.
- GINSBURG (L.), 1973b. — Les Tayassuidés des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6**, p. 55-85, 7 fig.
- GLIBERT (M.) & HEINZELIN (J. de), 1952. — Le gîte des Vertébrés tongriens de Hoogbutsel. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, **28** (52), 22 p., 1 pl.
- GLIBERT (M.) & HEINZELIN (J. de), 1954. — Le gîte des Vertébrés tongriens de Hoeleden. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, **30** (1), 14 p., 2 pl.
- GOLPE-POSSE (J.), 1974. — Faunas de Yacimientos con Suiformes en el Terciario español. *Publ. Inst. Prov. Pal. Sabadell*, **8**, 87 p.
- HARTENBERGER (J.L.), 1971. — Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe : leur évolution dans leur cadre biogéographique. Thèse, Université de Montpellier, n° C.N.R.S. A.O. 5721, 74 p., 11 fig.
- HARTENBERGER (J.L.), 1973. — Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mém. Soc. Géol. France*, Paris, (N.S.) **52** (117), p. 1-76, 8 pl.
- HUGUENEY (M.), 1969. — Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **34**, 227 p., 116 fig., 5 pl.
- JEHENNE (Y.), 1969. — Etude du gisement de St Capraise d'Eymet en Dordogne. *Bull. Sci. Terre Univ. Poitiers*, **10**, 42 p., 4 pl.
- LANDESQUE (L.), 1888a. — Sur le calcaire à Palaeotherium de l'Agenais et du Périgord. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (3) **17**, p. 16-24, 3 fig.
- LANDESQUE (L.), 1888b. — L'Agenais et le Périgord dans les époques du Miocène inférieur et du Miocène moyen. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (3) **17**, p. 24-37, 8 fig.
- LARTET (E.), 1869. — Sur le Trechomys bonduelli et sur deux autres Rongeurs fossiles de l'Eocène parisien. *Ann. Sci. Nat., Paris*, **12** (5), p. 151-166, 1 pl.
- LAVOCAT (R.), 1951. — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Paris, Sciences et Avenir Edit., 153 p., 26 pl.
- LOPEZ (N.), THALER (L.), 1974. — Sur le plus ancien lagomorphe européen et la « grande coupure » oligocène de Stehlin. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6**, p. 243-251, 1 fig.
- McKENNA (M.C.), 1972. — Was Europe connected directly to North America prior to the middle Eocene ? Edit. T. Dobshansky, M. Hecht and W.C. Steere, *Evolutionary Biology*, New York, **6**, p. 179-188.
- McKENNA (M.C.), 1975. — Fossil mammals and early Eocene North Atlantic land continuity. *Ann. Missouri Bot. Gard., U.S.A.*, **62**, p. 335-353, 2 fig., 1 tabl.
- MISONNE (X.), 1957. — Mammifères oligocènes de Hoogbutsel et de Hoeleden. I. Rongeurs et Ongulés. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, **33** (51), 14 p., 2 pl.
- ORBIGNY (A. d'), 1852. — Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphique. Paris, Masson Edit., **2** (2), p. 384-847, fig. 393-628.
- POMEROL (Ch.), 1967. — Esquisse paléogéographique du Bassin de Paris de l'ère tertiaire et aux temps quaternaires. *Rev. Géog. Phys. Géol. Dyn.*, Paris, (2) **9** (1), p. 55-86, 17 fig.
- POMEROL (Ch.), 1973. — Stratigraphie et Paléogéographie. Ere cénozoïque. Paris, Doin Edit., 269 p., 235 fig.
- QUINET (G.E.), 1965. — Un Condylarthre de Hoogbutsel. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, **41** (15), 5 p., 1 pl.
- RAT (P.), 1965. — La succession stratigraphique des Mammifères dans l'Eocène du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (7) **7** (2), p. 248-256.
- REPELIN (J.), 1916. — Sur l'âge des dépôts oligocènes des bassins d'Aix et de Marseille et, en particulier, des argiles des Milles et des lignites de Saint-Zacharie. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **163**, p. 100-103.
- RICHARD (M.), 1948. — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements tertiaires. Paléogéographie de l'Aquitaine au Tertiaire. *Mém. Soc. Géol. France*, (5) **24**, p. 1-380.
- RUSSELL (D.E.), 1968. — Succession, en Europe, des faunes mammaliennes au début du Tertiaire. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, Paris, **58**, p. 291-296, 1 fig., 1 tabl.
- SCHWARZBACH (M.), 1974. — Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. Stuttgart, Ferdinand Enke Verlag, 380 p., 191 fig.
- SITTLER (C.), 1967. — Mise en évidence d'un réchauffement climatique à la limite de l'Oligocène et du Miocène. *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, **2**, p. 163-172.



- SOYER (R.), 1929. — Présence des genres *Vespertilio* et *Hyaenodon* dans le calcaire de Brie. Remarque sur la position stratigraphique de cette formation. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4) 29, p. 423-426.
- STEHLIN (H.G.), 1909. — Remarques sur les faunes de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, 9 (4), p. 488-520.
- STRAUCH (F.), 1970. — Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandik im Tertiär. *Geol. Rundschau*, 60, p. 381-417.
- THALER (L.), 1965. — Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. *C. R. Soc. Géol. France*, Paris, 1965, (4), p. 118.
- THALER (L.), 1966. — Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris (Sér. C) 17, 295 p., 25 fig., 27 pl.
- THALER (L.), 1972. — Datation, zonation et Mammifères. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 77, p. 413-424.
- THENIUS (E.), 1959. — Handbuch der stratigraphischen Geologie. Bd. III-Tertiär, Wirbeltierfaunen. Stuttgart, Ferdinand Enke Verlag, 2, 328 p., 32 tabl., 12 fig.
- VASSEUR (G.), 1907a. — Découverte de Vertébrés dans les mollasses oligocènes du Fronsadais (Bassin de la Gironde). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 145, p. 1237-1239.
- VASSEUR (G.), 1907b. — Sur les fossiles de la tuilerie de Soumaïlles, commune de Pardailhan. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 145, p. 1365-1367.
- VATAN (A.), 1967. — Manuel de Sédimentologie. Paris, Technip Edit., 397 p.
- VIANEY-LIAUD (M.), 1972a. — L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, (3) 98, p. 295-363, 5 tabl., 27 fig., 4 pl.
- VIANEY-LIAUD (M.), 1972b. — Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 5 (1), p. 1-44, 8 tabl., 12 fig., 5 pl.
- WOLFE (J.A.), 1971. — Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, Amsterdam, Elsevier Edit., 9 (1), p. 27-57.
- im Elsass. Abh. Geschrieben zur Erlangung der Venia Legendi an der Universität Heidelberg, Strasbourg (Entelodon, p. 31-32, pl. XI, fig. 19).
- AUBEKEROVA (P.A.), 1969. — Un nouveau représentant de la famille des Entelodontidae. *Bull. Acad. Sci. R.S.S. Kazak.*, Alma Ata, sér. biol., 4, p. 47-51, 2 fig. (en russe).
- AYMARD (A.), 1846. — Essai monographique sur un nouveau genre de mammifère fossile trouvé dans la Haute-Loire et nommé Entelodon. *Ann. Soc. Agric. Puy*, 12, p. 227-267, 1 pl.
- BAJANOV (V.S.) & KOSTENKO (N.N.), 1958. — A scheme of stratigraphy of Tertiary deposits in Southeastern Kazakstan and Northern Kirghisia in the light of Paleontological Data. Materials for the history for fauna and flora of Kazakstan, 2, p. 5-16, fig. 1 (en russe).
- BAJANOV (V.S.), 1962. — Histoire de la faune des mammifères du Kazakstan. Rapport sur les recherches scientifiques du Docteur ès Sciences biologiques sur l'ensemble des travaux publiés (Neoentelodon), Alma Ata (en russe).
- BERGOUNIOUX (F.M.) & CROUZEL (F.), 1968. — Sur deux gisements stampiens du Bassin d'Aquitaine Saint-Martin-de-Casselvi (Tarn) et Launaguet (Haute-Garonne). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 104 (3-4), p. 367-380, 6 fig.
- BIRIOUKOV (M.D.), 1961. — Entelodonte (Entelodontidae) des couches de l'Oligocène moyen des Monts Djlantchik. Matériel de l'histoire de la faune et de la flore du Kazakstan, 3, p. 11-19, 5 tabl., 1 pl. (en russe).
- BLAINVILLE (H.M. Ducrotay de), 1839-1864. — Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette des mammifères récents et fossiles (Atlas), Paris.
- BLAYAC (J.) & DEGUILHEM (P.), 1917. — Nouvelle découverte de restes de vertébrés dans la molasse de l'Agenais, aux environs de Monbahus (Lot-et-Garonne). *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4) 17, p. 160-162.
- BOUE (Cl.), 1970. — Morphologie fonctionnelle des dents labiales chez les ruminants. *Mammalia*, Paris, p. 696-711, 14 fig., 1 pl.
- BRAEUNIG, 1913. — Das Asphaltwerk bei Lob-sann. Wissembourg, Druk von R. Ackermann, p. 1-44 (Entelodon, fig. 6).
- BRUNET (M.) & GUTH (Chr.), 1968. — Découverte d'un crâne de Rhinocerotidé, *Ronzotherium filholi*, dans le Stampien inférieur de Villebramar (Lot-et-Garonne). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 266, p. 573-575, 1 pl.
- BRUNET (M.), 1970. — Villebramar (Lot-et-Garonne) : très important gisement de Vertébrés Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 270, p. 2535-2538.
- BRUNET (M.), 1972. — Première découverte en Europe d'un crâne d'Entelodontidae (Mammalia, Artiodactyla). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 275, p. 2849-2852, 1 pl.
- BRUNET (M.), 1973. — Les Entelodontes des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 6, p. 87-108, 2 fig., 1 pl.

### Entelodontoïdea

- ALLEN (G.M.), 1926. — Fossil Mammals from South Carolina. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, Cambridge, Mass., 67 (14), p. 447-467, 1 pl.
- ANDREAE (A.), 1884. — Beiträge zur Kenntniss des Elsassers Tertiärs. II : Die Oligocänschichten

- BRUNET (M.), 1974. — Le premier crâne attribué au genre *Entelodon* (Artiodactyla) appartient en réalité au genre *Palaeotherium* (Perissodactyla). *Ann. Pal. Vert.*, Paris, 60 (2), p. 235-242, 4 fig.
- CHOW (M.), 1958. — *Eoentelodon* — A new primitive *Entelodon* from the Eocen of Lunan, Yunnan. *Vert. Palasiatica*, Pékin, 2 (1), p. 30-34, 1 tabl., 1 fig., 1 pl.
- COPE (E.D.), 1874. — *Bull. U.S. Geol. Geog. Surv. Terrs.*, Washington, 1 (E. ramosum, p. 27).
- COPE (E.D.), 1874. — Report on the Vertebrate Paleontology of Colorado. *Bull. U.S. Geol. Geog. Surv. Terrs.* for 1873, Washington, 1 (Pelonax ramosus, p. 504).
- COPE (E.D.), 1878. — *Pal. Bull.*, Philadelphia, 30 (*Daeodon shoshonensis*, p. 15).
- COPE (E.D.), 1879. — *Proc. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, 18 (*D. shoshonensis*, p. 77).
- COPE (E.D.), 1879. — Observations on the Fauna of the Miocene Tertiaries of Oregon. *Bull. U.S. Geol. Geog. Surv. Terrs.*, Washington, 5 (1), p. 55-69 (*Boöchoerus humerosus*, p. 59-66).
- COPE (E.D.), 1885. — Notice of Fossil Remains from the Tertiary of Canada. *Amer. Natural.*, 19 (E. mortoni, p. 163).
- COPE (E.D.), 1889. — Vertebrata of Swift Current River. *Amer. Natural.*, 23 (E. coarctatum, p. 151 et 629).
- COPE (E.D.), 1891. — On Vertebrata from the Tertiary and Cretaceous Rocks of the North West Territory. I : The Species from the Oligocene or Lower Miocene beds of the Cypress Hills. *Geol. Surv. Canada* (Contrib. to Canadian Palaeont.), 3 (E. arctatum, p. 20, pl. XIV).
- CRUSAFONT-PAIRO (M.), GINSBURG (L.) & TRUYOLS (J.), 1962. — Mise en évidence du Sannoisien dans la haute vallée du Tage (Espagne). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 255, p. 2155-2157.
- CURRY (D.), 1958. — Lexique stratigraphique international. 1 (3a), C.N.R.S. Paris.
- DASHZEVEG (D.), 1965. — *Entelodon orientalis* n. sp. (Suiformes) from the Oligocene of the Gobi desert, Mongolia. *Acta pal. polonica*, Varsovie, 10 (2), p. 281-285, 1 pl.
- DELFORTRIE (M.), 1874. — Un pachyderme nouveau dans les phosphates de chaux du Lot. *Oltinotherium verdeaui*. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 29 (3), p. 261-263, 1 pl.
- FILHOL (H.), 1882. — Etude des mammifères fossiles de Ronzon (Haute-Loire). *Ann. Sci. Geol.*, Paris, 12 (3), (*Elotherium magnum*, p. 190-240, 2 pl.).
- FORSTER COOPER (C.), 1925. — Notes on the species of *Ancodon* from the Hempstead beds. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London (9) 16, p. 113-138, 3 pl.
- FRANZEN (J.L.), 1968. — Revision der Gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804. *Naturwiss.-math. Fak. Albert-Ludwigs Univ.*, Freiburg i. Br., 186 p., 15 tabl., 35 pl.
- GABUNJA (L.K.), 1964. — La faune de mammifères de l'Oligocène de Benara. *Akad. Nauk Grus. SSR, Paläobiol. Institut*, Tbilissi, p. 1-262, 23 tabl., 94 fig., 12 pl. (en russe).
- GABUNJA (L.K.) & TROFIMOV (B.A.), 1964. — Les liens des mammifères tertiaires de l'Europe et de l'Asie in Congrès géologique international, XXII<sup>e</sup> session. Communication des paléontologues soviétiques. Problème 8, *Moskva. Izdat. Nauka*, p. 7-13 (en russe).
- GAUDRY (A.), 1878. — Les enchaînements du Monde Animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires, Paris, F. Savy Edit. (*Entelodon*, p. 92, 1 fig.).
- GERVAIS (P.), 1859. — Zoologie et Paléontologie Françaises. Paris, 2<sup>e</sup> édit. (*Entelodon magnum*, p. 194, pl. XXXII, fig. 12).
- GEZE (B.), 1938. — Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (5) 8, p. 123-146.
- GINSBURG (L.), 1969. — Une faune de Mammifères terrestres dans le Stampien marin d'Etampes (Essonne). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 268, p. 1266-1268.
- HAAS (J.O.) & HOFFMANN (C.R.), 1928. — Le gisement de calcaire asphaltique de Lobsann et son origine. *Bull. Serv. Carte Géol. Alsace-Lorraine*, Strasbourg, 2, p. 277-301, 4 pl.
- HU (Chang-Kang), 1964. — *Archaeotherium ordosius* from Oligocene of Inner Mongolia. *Vert. Palasiatica*, Pékin, 8 (3), p. 312-317, 1 tabl., 1 fig., 1 pl. (résumé en anglais, p. 315).
- KOWALEWSKY (W.), 1874. — Osteologie des Genus *Anthracotherium* Cuv. *Palaeontographica*, Stuttgart, 22, p. 291-346, 6 pl.
- KOWALEWSKY (W.), 1876. — Osteologie des Genus *Entelodon* Aym. *Palaeontographica*, Stuttgart, 22, p. 415-450, 5 pl.
- KRETZOÏ (M.), 1941. — Siebenbürgische Elotheriiden. *Földt. Közl.*, Budapest, 71, p. 345-348, 1 tabl., 2 fig.
- LANGE (B.), 1970. — Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge Oligocène inférieur dans les Phosphorites du Quercy. *C. R. somm. Soc. Géol. France*, Paris, 1970 (5), p. 151-153.
- LAVOCAT (R.), 1951. — Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Paris, Edit. Sciences et Avenir (*Entelodon*, p. 124-125, fig. 6, pl. XXIII, fig. 6).
- LEIDY (J.), 1850. — Observations on two new Genera of fossil Mammalia, *Eucrotophus jacksoni*, and *Archaeotherium mortoni*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 5, p. 92-93.
- LEIDY (J.), 1852. — Report upon some fossil Mammalia and *Chelonia* from Nebraska. Sixth Ann. Rept. *Regents Smithsonian Institution for 1851*, p. 63.
- LEIDY (J.), 1852. — David Owen's Rept. of a Geological Survey of Wisconsin, Iowa and Minnesota, and Incidentally a portion of Nebraska Territory (A. mortoni et A. robustus, p. 558-572, pl. XI).
- LEIDY (J.), 1853. — Remarks on a collection of Fossil Mammalia from Nebraska. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 6 (E. mortoni, p. 392, pl. IX).

- LEIDY (J.), 1856. — Notice of some Remains of Extinct Vertebrated Animals. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 8 (E. ingens, p. 164).
- LEIDY (J.), 1857. — Rectification of the references of certain of the extinct Mammalian Genera of Nebraska. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 9 (E. mortoni, p. 175).
- LEIDY (J.), 1869. — The extinct Mammalian Fauna of Dakota and Nebraska. *Jour. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 7 (E. mortoni et E. ingens, p. 175-194, pl. XVI et XXVII).
- LESSERTISSEUR (J.) & SABAN (R.), 1967. — Squelette appendiculaire in *Traité Zoologie P. Grassé*, Paris, Masson Edit., 16 (1), p. 709-1078.
- LOOMIS (F.B.), 1932. — Two new Miocene Entelodonts. *Jour. Mamm.*, Baltimore, 13, p. 358-362, 3 fig.
- MACDONALD (J.R.), 1951. — Additions to the Withneyan fauna of South Dakota. *Jour. Pal.*, Tulsa, Oklahoma, 25, p. 257-265, 4 fig.
- MARINELLI (W.), 1924. — Untersuchungen über die Funktion des Gebisses der Entelodontiden. *Pal. Zeitschr.*, Wien, 6, p. 25-42, 5 fig.
- MARSH (O.C.), 1873. — Notice of New Tertiary Mammals. *Amer. Jour. Sci.*, New Haven, (3) 5 (E. crassum, p. 487).
- MARSH (O.C.), 1893. — Description of Miocene Mammalia. *Amer. Jour. Sci.*, New Haven (3) 46 (Elotherium et Amodon, p. 408-410, pl. VII-IX).
- MATTHEW (W.D.) & GRANGER (W.), 1923. — The fauna of the Houldjin gravels. *Amer. Mus. Novit.*, New York, 97, 6 p., 6 fig.
- MATTHEW (W.D.) & GRANGER (W.), 1925. — New Mammals from the Irdin Manha Eocene of Mongolia. *Amer. Mus. Novit.* New York, 198, 10 p., 10 fig.
- MOORMAN (R.F.), 1939. — Notes on the fossil vertebrates of the Hamstead beds. *Proc. Isle of Wight Nat. Hist. Arch. Soc.*, Newport, 3 (1), p. 81-85.
- NIKOLOV (Iv.) & VELICKOV (V.), 1969. — Über die Anwesenheit der Art Paraentelodon im Tertiärbecken von Razlog. *Bulg. Akad. Nauk., Geol. Inst. Izv. (ser. Paleontol.)*, 18, p. 111-115, 1 fig. (en bulgare).
- OSBORN (H.F.), 1883. — Achaenodon, an Eocene bunodont. *Contrib. E. M. Mus. Geol. Arch. Princeton College*, 3, p. 23-35, 7 fig., 1 pl.
- PARRIS (D.S.) & GREEN (M.), 1969. — Dinohyus (Mammalia : Entelodontidae) in the Sharps Formation, South Dakota. *Jour. Pal.*, 43 (5), p. 1277-1279, 2 fig.
- PEARSON (H.), 1927. — On the Skulls of early tertiary Suidae, together with an account of the otic region in some other primitive Artiodactyla. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B) 215, p. 389-460.
- PETERSON (O.A.), 1905. — Preliminary note on a gigantic Mammal from the Loup Fork beds of Nebraska. *Science, N.S.*, 22 (Dinochoerus, p. 211-212).
- PETERSON (O.A.), 1905. — A correction of the generic name Dinochoerus. *Science, N.S.*, 22 (Dinohyus, p. 710).
- PETERSON (O.A.), 1907. — The Miocene beds of Western Nebraska and Eastern Wyoming and their Vertebrate Faunae. *Ann. Carnegie Mus.*, Pittsburgh, 4 (Dinohyus, p. 49-51, pl. XVI-XVII).
- PETERSON (O.A.), 1909. — A revision of the Entelodontidae. *Mem. Carnegie Mus.*, Pittsburgh, 4 (3), p. 41-158, 80 fig., 8 pl.
- PILGRIM (G.E.), 1907. — Description of some new Suidae from the Bugti Hills, Baluchistan. *Rec. Geol. Surv. India*, Calcutta, 36 (1), p. 45-56, pl. XII.
- PILGRIM (G.E.), 1908. — The Tertiary and post-Tertiary Fresh-water deposits of Baluchistan and sind with notices of new Vertebrates. *Rec. Geol. Surv. India*, Calcutta, 37, p. 139-166, 3 pl.
- POMEL (A.), 1847a. — Sur un nouveau genre de Pachydermes fossiles (Elotherium) voisin des Hippopotames. *Arch. Sci. Phys. Nat.*, Genève, 5, p. 307-308.
- POMEL (A.), 1847b. — Note sur un nouveau Pachyderme du Bassin de la Gironde (Elotherium magnum). *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (2), 4, p. 1083-1085.
- POMEL (A.), 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire. Paris, J.B. Baillière Edit., 140 p.
- REPELIN (J.), 1916. — Sur l'âge des dépôts oligocènes des bassins d'Aix et de Marseille et, en particulier, des argiles des Milles et des lignites de Saint-Zacharie. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 163, p. 100-103.
- REPELIN (J.), 1918a. — Sur de nouvelles espèces du genre Entelodon Aymard (Elotherium Pomel, Archaeotherium Leidy, Oltinotherium Delfortrie, Pelonax cope). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 166, p. 397-400.
- REPELIN (J.), 1918b. — Aperçu de la succession des faunes de Mammifères tertiaires dans le Sud-Ouest de la France. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4), 18, p. 65-68.
- REPELIN (J.), 1919. — Sur les espèces ou mutations nouvelles du genre Entelodon Aymard. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4), 19, p. 11-14.
- RICHARD (M.), 1948. — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. Paléogéographie de l'Aquitaine au Tertiaire. *Mém. Soc. Géol. France*, Paris, (5), 24, p. 1-380.
- ROBERT (F.), 1851. — Une canine d'Entelodon. *Ann. Soc. Agric. Puy* (séance du 7 juin 1850), 15, p. 186-187.
- SCHLOSSER (M.), 1902. — Beiträge zur Kenntniss der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. *Geol. Pal. Abh., N.F.*, Jena, 5, p. 117-258 (E. magnum, p. 55, pl. III, fig. 39).
- SCOTT (W.B.), 1895. — On the Osteology of Elotherium. *C. R. Séances 3<sup>e</sup> Congrès Int. Zoologie*, Leyden.

- SCOTT (W.B.), 1898. — The Osteology of *Elotherium*. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, **19**, p. 273-324, 2 pl.
- SCOTT (W.B.), 1941. — The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part IV : Artiodactyla (Entelodontidae). *Trans. Amer. Philos. Soc., N.S.*, Philadelphia, **28**, p. 378-441, 2 fig., 7 pl.
- SINCLAIR (W.J.), 1921. — Entelodonts from the big badlands of South-Dakota in the Geological Museum of Princeton University. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, **60**, p. 467-495, 22 fig.
- SOYER (R.), 1929. — Présence des genres *Vespertilio* et *Hyaenodon* dans le calcaire de Brie. Remarque sur la position stratigraphique de cette formation. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4), **29**, p. 423-426.
- STEHLIN (H.G.), 1909. — Remarques sur les faunes de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (4), **9**, p. 487-520.
- THENIUS (E.), 1969. — Stammesgeschichte der Säugetiere in Handbuch der Zoologie, Berlin, W. de Gruyter, **8**, (48), (Entelodontoidea, p. 424-425, 2 fig.).
- TOBIEN (H.), 1966. — Ein Entelodon-Molar (Artiodactyla, Mamm.) aus dem Alt-Tertiär von Nordhessen. *Notizbl. Hess. L. - Amt. Bodenforsch.*, Weisbaden, **94**, p. 9-18, 1 tabl., 2 fig.
- TOURNOUER (R.), 1869. — Sur l'âge géologique des « molasses de l'Agenais », à propos de la découverte de nouveaux débris d'*Elotherium magnum* et de divers autres Mammifères dans les terrains tertiaires d'eau douce du département du Lot-et-Garonne. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (2), **26**, p. 983-1023, 1 tabl., 3 fig.
- TROFIMOV (B.A.), 1952. — Les nouveaux Entelodontidae de Mongolie et du Kazakstan. *Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U.R.S.S.*, Moscou, **41**, p. 144-154, 11 fig. (en russe).
- TROFIMOV (B.A.), 1958. — *Ergilobia* nouveau nom de genre de *Brachyodon* Trofimov, 1952. *Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U.R.S.S.*, Moscou, **2**, p. 119 (en russe).
- TROXELL (E.L.), 1920. — Entelodonts in the Marsh collection. *Amer. Jour. Sci.*, New Haven, (4), **50**, (298), art. XVIII, XXIV et XXIX, 20 fig.
- VIANEY-LIAUD (M.), 1969. — Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **2**, p. 209-239, 16 fig.
- VIRET (J.), 1961. — Artiodactyla in *Traité Paléontologie* J. Piveteau. Paris, Masson édit., **6**, (1), (Entelodontidae, p. 904-911, 6 fig.).
- WILSON (J.A.), 1957. — Early Miocene Entelodonts, Texas coastal plain. *Amer. Jour. Sci.*, New Haven, **255**, p. 641-649, 1 tabl., 4 fig.
- WOOD (H.E.), 1941. — Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Bull. Geol. soc. Amer.*, New-York, **52**, p. 1-48, 1 pl.
- XU YU XUAN & CHU CHAN-SIANG, 1962. — Early Tertiary mammalian fossils from Lunan, Yunnan. *Vert. Palasiatica*, Pékin, **6**, (4), (Eoentelodon, p. 319-320, 1 tabl., 1 fig.) (résumé anglais p. 327).
- YOUNG (C.C.) & CHOW (M.M.), 1956. — Some Oligocene Mammals from Lingwu, N. Kansu. *Acta Pal. Sinica*, Pékin, **4**, p. 447-460, 4 fig., 2 pl. (résumé anglais, p. 455-459).

### Rhinocerotoides

- ABEL (O.), 1910. — Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. *Abh. K.K. Geol. Reichsanst.*, Wien, **20**, (3), p. 1-52, 2 pl.
- AYMARD (A.), 1854. — Des terrains fossilifères du bassin supérieur de la Loire. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **38**, p. 673-677.
- AYMARD (A.), 1856a. — Rapport sur les collections de M. Pichot-Dumazel. La Paléontologie de la Haute-Loire. *Congr. Sci. France*, Paris, **22**, p. 227-277.
- AYMARD (A.), 1856b. — La Paléontologie de la Haute-Loire offre-t-elle, pour certaines époques, des caractères qui la particularisent ? *Congr. Sci. France*, Paris, **22**, (1), p. 261-276.
- BELIAJEVA (E.I.), 1954. — Les Rhinocéros de l'Oligocène supérieur de Mongolie. *Trav. Inst. Pal. Moscou*, **55**, p. 190-205, 8 fig., 2 pl. (en russe).
- BLAINVILLE (H.M. Ducrotay de), 1864. — Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles. Paris, Atlas, 4 vol.
- BONIS (L. de), 1969a. — Les vertébrés fossiles de Saint-Paul des Landes. *Rev. Haute Auvergne*, p. 1-8, 5 pl.
- BONIS (L. de), 1969b. — Mise au point sur la répartition stratigraphique des grands Rhinocéros oligocènes. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **269**, p. 316-318.
- BONIS (L. de), 1970. — Contribution à l'étude des Rhinocerotidés aquitaniens d'Europe occidentale. *C. R. Séanc. Acad. sci.*, Paris, **270**, p. 764-766.
- BONIS (L. de), 1973. — Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitaniens de l'Agenais. Rongeurs - Carnivores - Périssodactyles. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, **28**, p. 1-192, 50 fig., 14 pl.
- BORISSIAK (A.A.), 1915. — Sur les restes d'*Epiaceratherium turgaicum* n.sp. *Bull. Acad. Sci. Saint-Petersbourg*, (6), **9**, p. 781-787.
- BORISSIAK (A.A.), 1918. — Sur l'ostéologie de l'*Epiaceratherium turgaicum* nov. sp. — *Soc. Pal. Russie*, **1**, p. 1-82, 17 fig., 3 pl. (en russe, résumé en français).
- BORISSIAK (A.A.), 1921. — On the lower jaw of a small rhinoceros from the Indricotherium beds of Turgai region. *Annuaire Soc. Pal. Russie*, **4**, p. 39-44, 1 fig.
- BORSUK-BIALYNICKA (M.), 1968. — *Allacerops minor* Beliajeva, 1954 (Rhinocerotidae) from the Oligocene of Ulan Ganga, western Gobi desert. *Pal. Polonica*, Varsovie, **19**, p. 153-159, 2 pl.

- BRAVARD (A.), 1844. - Considérations sur la distribution des mammifères terrestres fossiles dans le département du Puy-de-Dôme. *Ann. Sci. lit. indus. Auvergne*, Clermont-Ferrand, **16**, p. 402-439.
- BREUNING (S.), 1923. - Beiträge zur Stammesgeschichte der Rhinocerotidae. *Verh. Zool. Bot. Ges.*, Wien, **73**, p. 5-46, 36 fig.
- BRUNET (M.) & GUTH (Chr.), 1968. - Découverte d'un crâne de Rhinocerotidé, *Ronzotherium filholi*, dans le Stampien inférieur de Villebramar (Lot-et-Garonne). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **266**, p. 573-575, 1 pl.
- BRUNET (M.), 1970. - Villebramar (Lot-et-Garonne): très important gisement de vertébrés Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Séanc. acad. Sci.*, Paris, **270**, p. 2535-2538.
- BUTLER (P.M.), 1952a. - The milk-molars of *Perissodactyla*, with remarks on molar occlusion. *Proc. Zool. Soc. London*, **121**, p. 777-817, 16 fig.
- BUTLER (P.M.), 1952b. - Molarization of the premolars in the *Perissodactyla*. *Proc. Zool. soc. London*, **121**, p. 819-843, 93 fig.
- CROIZET (J.B.), 1842. - Découvertes paléontologiques dans les terrains tertiaires lacustres de l'Auvergne. *Congr. Sci. France*, Paris, **9**, (1), p. 78-79 (1841).
- DAL PIAZ (G.B.), 1930. - I mammiferi dell'Oligocene veneto *Trigonias ombonii*. *Mém. Ist. Geol. Univ. Padova*, **9**, p. 1-63, 1 fig., 20 pl.
- DENINGER (K.), 1903. - *Ronzotherium reichenau* aus dem Oligozän von Weinheim bei Alzey. *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges.*, Berlin, **55**, p. 93-97, pl. VI-VII.
- FILHOL (H.), 1877. - Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Ann. sci. Géol.*, Paris, **8**, (1), p. 1-340, 28 pl.
- FILHOL (H.), 1881. - Etude des mammifères fossiles de Ronzon (Haute-Loire). *Bibl. Ecole Hautes Etudes*, Paris, **24**, (4), p. 1-270, fig. 1 à 191.
- FILHOL (H.), 1884. - Description de quelques mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. *Ann. Soc. Sci. Phys. et Nat.*, Toulouse, p. 1-46, 13 pl.
- GIGNOUX (M.), 1928. - Sur la découverte d'un Rhinocerotidé (*Acerotherium* cf. *filholi* Osborn) dans les couches pétrolifères oligocènes de Pechelbronn (Bas-Rhin). *Bull. Serv. Carte Géol. Alsace-Lorraine*, Strasbourg, **1**, p. 145-152, 3 fig., 1 pl.
- GINSBURG (L.), 1969. - Une faune de Mammifères terrestres dans le Stampien marin d'Etampes (Essonne). *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **268**, p. 1266-1268.
- HEISSIG (K.), 1969. - Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Abh. Bayer. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl., N.F.*, **138**, p. 1-133, 24 tabl., 34 fig., 5 pl.
- JENNY (F.), 1905. - Fossilreiche oligozänablagerungen am Südhang des Blauen. *Verh. Naturf. Ges.*, Basel, **18**, p. 119-129, 1 fig., 1 pl.
- KOCH (A.), 1911. - Rhinocerotiden-reste aus dem Mitteloligozänen Schichten der Gegend von Kolozsvár. *Ann. Mus. Nat. Hungar.*, **9**, p. 371-387, 1 fig., 1 pl.
- KRETZOÏ (M.), 1940. - Alttertiäre *Perissodactylen* aus Ungarn. *Ann. Mus. Nat. Hungar. (Miner. Geol. Pat.)*, **33**, p. 87-97, pl. III.
- LAVOCAT (R.), 1951. - Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Paris, edit. Sciences et Avenir, p. 1-153, 26 pl.
- LYDEKKER (R.), 1886. - Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History). London, **3**, p. 1-186.
- MATTHEW (W.D.), 1931. - Critical observations on the phylogeny of the rhinoceroses. *Univ. Calif. Publ. Dept. Geol. Sci.*, Berkeley, **20**, p. 1-9, 2 fig.
- MORET (L.), 1944. - Nouvelles trouvailles des restes des Rhinocerotidés (*Acerotherium filholi* Osborn) dans l'Oligocène des Déserts (Savoie). *Trav. Lab. Géol. Grenoble*, **24**, p. 69-76, 2 fig., 2 pl.
- OSBORN (H.F.), 1898. - The extinct Rhinoceroses. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New-york, **1**, (3), p. 75-164, 49 fig.
- OSBORN (H.F.), 1900. - Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New-York, **13**, p. 229-267, 16 fig., 9 pl.
- PAVLOV (M.), 1892. - Etudes sur l'histoire paléontologique des Ongulés. VI. - Les Rhinocerotidae de la Russie et le développement des rhinocerotidae en général. *Bull. Soc. Natural. Moscou*, (2), **6**, p. 137-215, pl. III-V.
- PICTET (F.J.), 1853. - Traité de Paléontologie ou Histoire naturelle des animaux fossiles. Paris, J.B. Baillière edit., **1**, p. 1-584.
- RADINSKY (L.B.), 1966. - The families of the Rhinocerotidae (Mammalia, *Perissodactyla*). *Jour. Mamm.*, Baltimore, **47**, (4), p. 631-639, 3 fig.
- RADINSKY (L.B.), 1967a. - *Hyrachyus*, *Chasmothorium*, and the early Evolution of Helatetid Tapiroids. *Amer. Mus. Novit.*, New York, **2313**, 23 p., 4 fig.
- RADINSKY (L.B.), 1967b. - A review of the rhinocerotoid family *Hyracodontidae* (*Perissodactyla*). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **136**, p. 1-46, 25 fig., 1 pl.
- RAMES (J.B.), 1826. - Note sur l'âge des argiles du Cantal et sur les débris fossiles qu'elles ont fournies. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (3), **14**, p. 357-360, pl. XVII.
- ROGER (O.), 1898. - Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg*, Augsburg, **33**, p. 1-46, pl. I-III.
- ROMAN (F.), 1910. - Sur les rhinocerotidés de l'Oligocène d'Europe et leur filiation. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **150**, p. 1558-1560.
- ROMAN (F.), 1912. - Les Rhinocerotidés de l'Oligocène d'Europe. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **11**, p. 1-92, 21 fig., 9 pl.

- SAVAGE (D.E.), RUSSEL (D.E.), & LOUIS (P.), 1966. — Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) from the lower Eocene Paris Basin, France. *Univ. Calif., Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.*, Berkeley, **66**, p. 1-38, 28 fig.
- SCHLOSSER (M.), 1902. — Beiträge zur Kenntniss der Säugethierreste aus den Süddeutschen Bohnerzen. *Geol. Pal. Abh.*, Jena, (N.F.), **5**, (3), p. 117-258, pl. VI-X.
- SCOTT (W.B.), 1941. — The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part. V : Perissodactyla. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, **28**, p. 747-963, 157 fig., 22 pl.
- STEHLIN (H.G.), 1909. — Remarques sur les faunes de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, **9**, (4), p. 488-520.
- STEHLIN (H.G.), 1925. — Catalogue des ossements de mammifères tertiaires de la collection Bourgeois à l'École de Pont-Levoy (Loir-et-Cher), avec la collaboration de H. Helbing (Bâle) pour l'ordre des carnassiers. *Bull. Soc. Hist. Nat. Loir-et-Cher*, Blois, **18**, p. 7-205, 31 fig.
- STEHLIN (H.G.), 1930. — Bemerkungen zur Vordergebissformel der Rhinocerotiden. *Eclogae Geol. Helvetiae*, Lausanne, **23**, p. 644-648, 3 fig.
- THENIUS (E.), 1955. — Die Verknöcherung der Nasenscheidewand bei Rhinocerotiden und ihr systematischer Wert. Zum Geschlechtsdimorphismus fossiler Rhinocerotiden. *Schweiz. Pal. Abh.*, Bâle, **71**, 17 p., 21 fig., 1 pl.
- VIRET (J.), 1958. — Perissodactyla in *Traité de Paléontologie*. Paris, Masson Edit., **6**, (2), p. 368-475, 112 fig.
- WOOD (H.E.), 1927. — Some early Tertiary Rhinoceroses and Hyracodonts. *Bull. Amer. Pal.*, New York, **13**, (50), p. 3-89, 8 tabl., pl. I-VII.
- WOOD (H.E.), 1932. — Status of Epiacetherium (Rhinocerotidae). *Jour. Mamm.*, Baltimore, **13**, p. 169-171.
- WOOD (H.E.), 1937. — Perissodactyls sub-orders. *Jour. Mamm.*, Baltimore, **18**, p. 106.
- CHOW (M.), 1958. — A record of the earliest sabretoothed cats from the Eocene of Lushih, Honan. *Sci. Record, New Ser.*, Pékin, **2**, (10), p. 347-349, 2 fig.
- DEHM (R.), 1935. — Über tertiäre spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. *Abh. Bayer. Akad. wiss. math.-naturwiss. Abt., N.F.*, **29**, p. 1-86, 10 fig., 5 pl.
- DIETRICH (W.O.), 1930. — Beiträge zur Kenntniss der bohnerzformation in Schwaben. 3. - Raubtiere aus der bohnerzablagerungen der Ulmer und der Eishstätter Alb. *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.*, Stuttgart, Abt. B, **62**, p. 121-150, 1 fig., 5 pl.
- FILHOL (H.), 1873. — Note relative à la découverte dans les gisements de phosphate de chaux du Lot d'un mammifère fossile nouveau. *Bull. Soc. Sci. Phys. Nat.*, Toulouse, p. 205-208, 1 pl.
- FILHOL (H.), 1888. — Caractères de la face de Machairodus bidentatus. *Bull. Soc. Philom. Paris*, (7), **12**, p. 129-134.
- GERVAIS (P.), 1873. — Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements du Tarn-et-Garonne et du Lot. *Jour. Zool. Paris*, **2**, p. 356-380, 3 fig., 2 pl.
- GERVAIS (P.), 1975. — Nouvelle espèce de Machairodus. *Jour. Zool. Paris*, **4**, p. 419-420.
- GREGORY (J.), 1942. — Pliocene vertebrates from Big Spring Canyon, South Dakota. *Univ. Calif. Publ., Bull. dept. Geol. Sci.*, Berkeley, **26**, p. 307-446, 54 fig., 3 pl.
- HATCHER (J.B.), 1895. — Discovery, in the Oligocene of South Dakota, of Eusmilus, a genus of sabre-toothed cats new to North America. *Amer. Natural.*, **29**, p. 1091-1093.
- HOUGH (J.), 1952. — Auditory region in North-american Fossil Felidae : its significance in phylogeny. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, Washington, **243-G**, p. 95-115, 9 fig.
- JEPSEN (G.L.), 1933. — American eusmiloid sabretoothed cats of the Oligocene epoch. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, **72**, p. 355-369, 1 fig., 4 pl.
- KOKEN (E.), 1905. — Führer durch die Sammlungen des Geologisch-mineralogischen Instituts in Tübingen. Stuttgart, 110 p., 6 pl.
- KRETZOÏ (M.), 1929. — Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroïdeen. *X<sup>e</sup> Congr. Internat. Zool.*, Budapest, **2**, p. 1293-1355, 2 pl.
- LANGE (B.), 1970. — Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge oligocène inférieur dans les Phosphorites du Quercy. *C. R. Soc. Géol. France*, Paris, **1970**, (5), p. 151-152.
- MATTHEW (W.D.), 1910. — The phylogeny of the Felidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **28**, p. 289-316, 15 fig.
- PIVETEAU (J.), 1931. — Les chats des Phosphorites du Quercy. *Ann. Pal.*, Paris, **20**, p. 106-163, 15 fig., 7 pl.
- PIVETEAU (J.), 1961. — Carnivora in *Traité de Paléontologie*. Paris, Masson edit., **6**, (1), p. 641-802, 182 fig.

### Felinoïdea - gende *Eusmilus*

- BARBOUR (E.H.) & COOK (H.J.), 1914. — A new sabre-toothed cat from Nebraska. *Neb. Geol. Surv.*, Lincoln, **4**, (17), p. 235-238, 4 fig., 1 pl.
- BRUNET (M.), 1967. — Contribution à la connaissance des genres *Dinicis* et *Hoplophoneus* (Carnivora - Felidae). *Trav. Inst. Géol. Anthropol. préhist. Fac. Sci. Poitiers*, **8**, p. 1-37, 28 fig., 8 pl.
- BRUNET (M.), 1970. — Villebramar (Lot-et-Garonne) : très important gisement de Vertébrés Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **270**, p. 2535-2538.
- BRUNET (M.), 1972. — Mise en évidence du mode de remplacement de la canine supérieure chez *Eusmilus bidentatus* filhol : félin machairodonte de l'Oligocène. *Bull. Sci. Ter. Univ. Poitiers*, **12**, 4 p., 1 fig., 1 pl.

- SCHLOSSER (M.), 1891. - Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs. *Beitr. Pal. Osterr. Ung.*, Wien, 8, (3), p. 1-107, 21 pl.
- SCHLOSSER (M.), 1902. - Beiträge zur Kenntniss der Säugethierreste aus den Süddeutschen Bohnerzen. *Geol. Pal. Abh.*, Jena (N.F.), 5, (3), p. 117-258, pl. VI-X.
- SCOTT (W.B.) & JEPSEN (G.L.), 1936. - The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part I. - Insectivora and Carnivora. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, 28, p. 1-153, 7 fig., 22 pl.
- SCOTT (W.B.), 1937. - A history of land mammals in the western Hemisphere. New York, The Macmillan Co, XIV + 786 p., 420 fig.
- SINCLAIR (W.J.) & JEPSEN (G.L.), 1927. - The skull of *Eusmilus*. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, 66, p. 391-407, 8 fig.
- THENIUS (E.), 1959. - Handbuch der stratigraphischen Geologie, Bd III. - Tertiär, Wirbeltierfaunen. Stuttgart, Ferdinand Enke verlag, 2, 328 p., 32 tabl., 12 fig., 10 pl.
- WEIGER (K.), 1908. - Beiträge zur Kenntniss der Spaltenfüllungen im weissen Jura auf der Tübinger, Uracher und Kirchheimer Alb. *Jahresh. Ver. Naturk. Württemberg*, Stuttgart, 64, p. 187-248, 10 fig., 1 pl.

## TABLE DES MATIÈRES

Introduction .....	9
Cadre paléogéographique .....	10
Cadre stratigraphique .....	11
Cadre paléontologique .....	11

### CHAPITRE I : ENTELODONTOIDEA

I. Introduction .....	14
II. Super-famille des Entelodontoidea LYDEKKER, 1883 .....	16
A. Famille des Achaenodontidae ZITTEL, 1893 .....	16
B. Famille des Entelodontidae LYDEKKER, 1883 .....	16
1. Liste des espèces d'Entelodontes citées à ce jour .....	16
2. Genre : <i>Entelodon</i> AYMARD, 1846 .....	17
a. <i>E. magnus</i> AYMARD, 1846 .....	18
a1. Généralités .....	18
a2. Principaux caractères .....	19
a3. Description du matériel de Lagny-Thorigny .....	19
a4. Description de la mandibule de Bournoncle-St-Pierre .....	22
a5. Description de la dent de Montans .....	22
a6. Description des dents des Hamstead beds de l'île de Wight .....	22
a7. Description du matériel des Phosphorites du Quercy .....	23
a8. Description de la dent de Espinosa de Henares .....	25
a9. Description de la dent de Merisor-Krivadia (Roumanie) .....	25
b. <i>E. antiquus</i> REPELIN, 1919 .....	26
b1. Généralités .....	26
b2. Description du matériel de Soumailles .....	26
b3. Description de la dent de Glimmerode .....	28
c. <i>E. deguilhemi</i> REPELIN, 1918 .....	28
c1. Généralités .....	29
c2. Description du matériel de Villebramar .....	30
- Anatomie du crâne .....	30
- Mandibule .....	37
- Denture supérieure .....	39
- Denture inférieure .....	42
- Anatomie des membres .....	44
c3. Description de la mandibule du Mas d'Agenais .....	52
c4. Description du matériel de Lobsann .....	53
c5. Description d'une M <sub>3</sub> de Murs .....	54
c6. Description du matériel des Phosphorites du Quercy .....	54
d. <i>E. aff. deguilhemi</i> REPELIN, 1918 .....	57
d1. Description du matériel des Phosphorites du Quercy .....	57
d2. A propos de <i>E. deguilhemi</i> mut. <i>zachariensis</i> REPELIN, 1919 .....	58
d3. Description du matériel de Banffyhungyad .....	59
e. Affinités avec <i>E. magnus</i> .....	59
f. <i>E. major</i> BIRIOUKOV, 1961 .....	61
g. <i>E. gobiensis</i> (TROFIMOV), 1952 .....	62
h. <i>E. diconodon</i> TROFIMOV, 1952 .....	64
i. <i>E. orientalis</i> DASHZEVEG, 1965 .....	65
j. <i>E. ordosius</i> (YOUNG et CHOW), 1956 .....	65
k. <i>E. dirus</i> MATTHEW et GRANGER, 1923 .....	67
l. <i>Entelodon</i> ? sp. de petite taille .....	67



3. Genre : <i>Eoentelodon</i> CHOW, 1958	68
a. <i>E. yunnanensis</i> CHOW, 1958	68
4. Genre : <i>Paraentelodon</i> GABUNJA, 1964	68
a. <i>P. intermedius</i> GABUNJA, 1964	69
5. Genre : <i>Neoentelodon</i> BAJANOV, 1958	70
6. Genre : <i>Archaeotherium</i> LEIDY, 1850	72
a. <i>A. Mortoni</i> LEIDY, 1850	76
b. <i>A. crassum</i> (MARSH), 1873	76
c. <i>A. marshi</i> TROXELL, 1920	77
d. <i>A. scotti</i> SINCLAIR, 1921	77
e. <i>A. wanlessi</i> SINCLAIR, 1921	77
f. <i>A. coarctatum</i> (COPE), 1889	79
7-10. Les Entelodontes de l'Oligocène sup. d'Amérique du Nord	80
7. Genre : <i>Megachoerus</i> TROXELL, 1920	80
a. <i>M. zygomaticus</i> TROXELL, 1920	80
b. <i>M. ? praecursor</i> SCOTT, 1941	82
c. <i>M. latidens</i> TROXELL, 1920	82
8. Genre : ? <i>Scaptohyus</i> SINCLAIR, 1921	82
a. <i>S. altidens</i> SINCLAIR, 1921	83
9. Genre : ? <i>Choerodon</i> TROXELL, 1920	83
a. <i>C. caninus</i> TROXELL, 1920	83
b. <i>C. ? calkinsi</i> (SINCLAIR), 1905	84
10. Genre : <i>Pelonax</i> COPE, 1874	84
a. <i>P. ramosus</i> (COPE), 1874	84
b. <i>P. potens</i> (MARSH), 1893	85
c. <i>P. lemleyi</i> MACDONALD, 1951	85
d. <i>P. ? aff. lemleyi</i> MACDONALD, 1951	85
e. Affinités des espèces du genre <i>Pelonax</i>	86
11-14. Les Entelodontes du Miocène inférieur (Arikareean) d'Amérique du Nord	87
11. Genre : <i>Daeodon</i> COPE, 1878	88
a. <i>D. shoshonensis</i> COPE, 1878	88
b. <i>D. ? minor</i> LOOMIS, 1932	89
12. Genre : ? <i>Boochoerus</i> COPE, 1879	89
a. <i>B. humerosus</i> COPE, 1879	89
b. <i>B. ? angustus</i> LOOMIS, 1932	90
13. Genre : <i>Ammodon</i> MARSH, 1893	90
a. <i>A. leidymanus</i> MARSH, 1893	90
14. Genre : <i>Dinohyus</i> PETERSON, 1905	90
a. <i>D. hollandi</i> (PETERSON), 1905	91
b. <i>D. ? mento</i> ALLEN, 1926	91
C. Formes attribuées par erreur à la famille des Entelodontidae	92
1. « <i>Entelodon depereti</i> REPELIN, 1918 »	92
2. « <i>Bugitherium grandincisivum</i> PILGRIM, 1908 »	93
III. Conclusions	94
<i>E. deguilhemi</i> : Liste du matériel récolté à Villebramar et conservé au Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de Poitiers	99

## CHAPITRE II : RHINOCEROTOIDEA

I. Introduction	101
II. Super-famille des Rhinocerotidea OWEN, 1845	102
A. Famille des Rhinocerotidae OWEN, 1845	102
A1. Sous-famille des Caenopinae COPE, 1887	102
1. Genre : <i>Ronzotherium</i> AYMARD, 1854	102
a. Historique des espèces	103
b. <i>Ronzotherium filholi</i> (OSBORN), 1900	105
b1. Généralités	105
b2. Description du matériel de Villebramar	106
- Denture de lait	106

- Denture définitive .....	114
- Mandibule .....	128
- Crâne .....	131
- Anatomie des membres .....	136
c. <i>Ronzootherium velaunum</i> (AYMARD), 1853 .....	152
c1. Généralités .....	152
c2. Description du matériel de Ronzon .....	153
c3. Description du matériel de Lagny-Thorigny .....	153
d. <i>Ronzootherium romani</i> KRETZOÏ, 1940 .....	154
d1. Généralités .....	154
d2. Description du matériel .....	155
d3. Remarques à propos de la liste de synonymie .....	155
e. Différences anatomiques et répartition stratigraphique des genres <i>Ronzothe-</i> <i>rium</i> AYMARD et <i>Brachypotherium</i> Roger .....	156
f. Conclusions et phylogénie .....	156
<i>Ronzootherium filholi</i> (OSBORN) : Liste du matériel provenant du gisement de Villebramar (Bassin d'Aquitaine) .....	159
B. Famille des Hyracodontidae COPE, 1879 .....	161
Sous-famille des Eggysodontinae VIRET, 1958 .....	161
1. Genre ; <i>Eggysodon</i> ROMAN, 1910 .....	162
a. Description de l' <i>Eggysodon</i> de Villebramar .....	163
- Denture .....	164
- Squelette appendiculaire .....	166
b. Description de l' <i>Eggysodon</i> de Soumailles .....	171
c. Conclusions .....	171
<i>Eggysodon</i> sp. : Liste du matériel provenant du gisement de Villebramar (Bassin d'Aquitaine) .....	172

## CHAPITRE III : FELINOIDEA

Genre <i>Eusmilus</i> .....	173
A propos des espèces du genre <i>Eusmilus</i> .....	173
Conclusions .....	174

## CHAPITRE IV : BIOSTRATIGRAPHIE

I. Faune mammalienne et horizons du sommet de l'Eocène .....	175
II. La « grande coupure » et les horizons-repères de l'Oligocène inférieur .....	177
III. Oligocène moyen .....	181
IV. Oligocène supérieur .....	183

CONCLUSION GÉNÉRALE .....	187
---------------------------	-----

## BIBLIOGRAPHIE

- Géologie et biostratigraphie .....	189
- Entelodontoidea .....	191
- Rhinoceroidea .....	194
- Felinoidea .....	196

DIAGRAMMES .....	209
------------------	-----

PLANCHES .....	225
----------------	-----

## INDEX DES TABLEAUX

1. <i>E. magnus</i> : Mesurations des incisives de Lagny-Thorigny .....	20
2. <i>E. antiquus</i> : Mesurations des dents jugales de Soumailles .....	27
3. <i>E. magnus</i> et <i>E. antiquus</i> : Mesurations des dents jugales supérieures des divers gisements stratifiés .....	28
4. <i>E. magnus</i> et <i>E. antiquus</i> : Mesurations des dents jugales inférieures des divers gisements stratifiés .....	29
5. Mesurations du crâne chez les Entelodontes d'Europe et d'Amérique du Nord .....	37
6. Mesurations de la mandibule chez les Entelodontes d'Europe et d'Amérique du Nord .....	38
7. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des M <sup>2</sup> isolées de Villebramar .....	41
8a. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des incisives inférieures de Villebramar .....	43
8b. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des canines inférieures de Villebramar .....	43
9. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des prémolaires inférieures isolées de Villebramar .....	43
10. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des molaires inférieures isolées de Villebramar .....	44
11. Mesurations de la scapula chez les Entelodontes .....	44
12. Mesurations de l'humérus chez les Entelodontes .....	45
13. Mesurations du radio-cubitus chez les Entelodontes .....	46
14. Mesurations des MC III-MC IV chez les Entelodontes .....	48
15. Mesurations du fémur chez les Entelodontes .....	49
16. Mesurations du tibia chez les Entelodontes .....	50
17. Mesurations du calcanéum chez les Entelodontes .....	51
18. Mesurations du MT III chez les Entelodontes .....	52
19. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des incisives de Lobsann .....	53
20. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des canines de Lobsann .....	53
21. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations des deux M <sup>3</sup> des Phosphorites .....	55
22. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations de deux P <sub>4</sub> des Phosphorites .....	55
23. <i>E. deguilhemi</i> : Mesurations d'une Md. des Phosphorites .....	56
24. <i>E. aff. deguilhemi</i> : Mesurations de trois M <sup>2</sup> des Phosphorites .....	58
25. Mesurations des dents jugales supérieures des Entelodontes européens .....	60
26. Mesurations des dents jugales inférieures des Entelodontes européens .....	60
27. Mesurations du crâne chez <i>E. deguilhemi</i> & <i>E. major</i> .....	62
28. Mesurations des molaires supérieures chez <i>E. orientalis</i> , <i>E. gobiensis</i> , <i>E. major</i> , <i>E. magnus</i> ..	65
29. Mesurations des molaires de <i>E. ordosius</i> . Comparaison avec celles des autres espèces du genre <i>Entelodon</i> .....	66
30a. Mesurations des dents chez <i>Neoentelodon dzhungaricus</i> .....	71
30b. Mesurations des dents jugales supérieures des Entelodontes asiatiques .....	71
31. Mesurations des dents jugales inférieures des Entelodontes asiatiques .....	72
32. Mesurations des dents jugales supérieures chez les espèces du genre <i>Archaeotherium</i> .....	78
33. Mesurations des dents jugales inférieures chez les espèces du genre <i>Archaeotherium</i> .....	78
34. Mesurations des dents jugales supérieures chez les Entelodontes de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Amérique du Nord .....	81
35. Mesurations des dents jugales inférieures chez les Entelodontes de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Amérique du Nord .....	81
36. Répartition géographique et stratigraphique des Entelodontidae .....	96
37. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sup>1</sup> de Villebramar .....	107
38. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sup>2</sup> de Villebramar .....	108
39. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sup>3</sup> de Villebramar .....	109
40. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sup>4</sup> de Villebramar .....	109
41. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sub>1</sub> de Villebramar .....	111
42. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sub>2</sub> de Villebramar .....	112
43. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sub>3</sub> de Villebramar .....	113
44. <i>R. filholi</i> : Mesurations des D <sub>4</sub> de Villebramar .....	113
45. <i>R. filholi</i> : Mesurations des I <sup>2</sup> de Villebramar .....	114
46. <i>R. filholi</i> : Mesurations des I <sup>1</sup> de Villebramar .....	114
47. <i>R. filholi</i> : Mesurations des I <sub>2</sub> de Villebramar .....	114

48. <i>R. filholi</i> : Mensurations des dents jugales supérieures de Villebramar .....	117
49. <i>R. filholi</i> : Mensurations des dents jugales inférieures de Villebramar .....	123
50. <i>R. romani</i> : Mensurations des dents jugales inférieures de La Ferté-Alais .....	128
51. Mensurations de la mandibule chez les Ranzothères européens .....	129
52. Mensurations des crânes de <i>R. filholi</i> (Villebramar et Pernes) et de <i>R. romani</i> (Vendée) .....	134
53. <i>R. filholi</i> : Os du membre antérieur récoltés à Villebramar .....	136
54. <i>R. filholi</i> : Os du membre postérieur récoltés à Villebramar .....	136
55. <i>R. filholi</i> : Mensurations des scapulas de Villebramar .....	137
56. <i>R. filholi</i> : Mensurations des humérus de Villebramar .....	138
57. <i>R. filholi</i> : Mensurations des radius de Villebramar .....	138
58. <i>R. filholi</i> : Mensurations des cubitus de Villebramar .....	139
59. <i>R. filholi</i> : Mensurations des scaphoïdes de Villebramar .....	139
60. <i>R. filholi</i> : Mensurations des semi-lunaires de Villebramar .....	140
61. <i>R. filholi</i> : Mensurations du pyramidal de Villebramar .....	140
62. <i>R. filholi</i> : Mensurations du trapézoïde de Villebramar .....	141
63. <i>R. filholi</i> : Mensurations du magnum de Villebramar .....	141
64. <i>R. filholi</i> : Mensurations des MC II de Villebramar .....	142
65. <i>R. filholi</i> : Mensurations des MC III de Villebramar .....	143
66. <i>R. filholi</i> : Mensurations des MC IV de Villebramar .....	143
67. <i>R. filholi</i> : Mensurations des fémurs de Villebramar .....	145
68. <i>R. filholi</i> : Mensurations des tibias de Villebramar .....	145
69. <i>R. filholi</i> : Mensurations des péronés de Villebramar .....	146
70. <i>R. filholi</i> : Mensurations des astragales de Villebramar .....	146
71. <i>R. filholi</i> : Mensurations des calcanéums de Villebramar .....	147
72. <i>R. filholi</i> : Mensurations des MT III de Villebramar .....	148
73. Mensurations des os du membre antérieur chez les Rhinocéros oligocènes .....	150
74. Indices des divers segments du membre antérieur chez les Rhinocéros oligocènes .....	151
75. Mensurations des os du membre postérieur chez les Rhinocéros oligocènes .....	151
76. Indices de divers segments du membre postérieur chez les Rhinocéros oligocènes .....	152
77. Mensurations des dents inférieures de lait chez <i>Eggysodon</i> sp. (Villebramar) et <i>Aceratherium albigense</i> (Saint-Henri) .....	166
78. Mensurations de la scapula chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>Hyracodon</i> .....	167
79. Mensurations de l'humérus chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>hyracodon</i> .....	167
80. Mensurations du MC III chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>Hyracodon</i> .....	168
81. Mensurations du fémur chez <i>Eggysodon</i> et <i>Hyracodon</i> .....	169
82. Mensurations du tibia chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>Hyracodon</i> .....	169
83. Mensurations du MT II chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>Hyracodon</i> .....	170
84. Indices des divers segments du membre antérieur chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>Hyracodon</i> .....	170
85. Indices des divers segments du membre postérieur chez <i>Eggysodon</i> , <i>Epiaceratherium</i> et <i>Hyracodon</i> .....	170
86. Répartition des espèces du genre <i>Palaeotherium</i> à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène inférieur .....	177
87. Répartition des grands mammifères dans le Stampien inférieur et moyen .....	183
88. Biochronologie de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène d'Europe - Corrélations des principaux gisements de Mammifères .....	185

## INDEX DES FIGURES

1. - Squelette d'Entelodontidae d'Amérique du Nord .....	15
2. - <i>Entelodon deguilhemi</i> REPELIN. Reconstitution de la tête osseuse - Face latérale .....	31
3. - <i>Entelodon deguilhemi</i> REPELIN. Reconstitution de la tête osseuse - Face occipitale .....	33
4. - <i>Entelodon deguilhemi</i> REPELIN. Arrière-crâne - Face inférieure .....	35
5. - <i>Entelodon deguilhemi</i> REPELIN. Maxillaire .....	41
6. - Phylogénie des Entelodontidae .....	95
7. - Terminologie trituberculaire des dents jugales supérieures des Rhinocerotidés .....	106
8. - Terminologie des dents jugales inférieures des Rhinocerotidés .....	110
9. - Les différents stades de molarisation des prémolaires supérieures chez le genre <i>Ronzotherium</i> .....	116
10. - Comparaison des M <sup>2</sup> , M <sup>3</sup> chez les genres <i>Ronzotherium</i> et <i>Brachypotherium</i> .....	119
11. - <i>Ronzotherium filholi</i> (OSBORN). Mandibule - Face latérale .....	124
12. - <i>Ronzotherium filholi</i> (OSBORN). Mandibule - Face occlusale .....	126
13. - <i>Ronzotherium filholi</i> (OSBORN). Reconstitution de la tête osseuse .....	132
14. - <i>Ronzotherium filholi</i> (OSBORN). Crâne - Face inférieure .....	133
15. - <i>Ronzotherium romani</i> KRETZOÏ. Reconstitution de la tête osseuse .....	135
16. - Le troisième métacarpien chez les cinq genres de Rhinocéros Oligocène d'Europe .....	142
17. - Longueurs comparées des différents segments des membres chez : <i>Eggysodon</i> , <i>Ronzotherium</i> , <i>Trigontias</i> , <i>Caenopus</i> et <i>Brachypotherium</i> .....	150
18. - <i>Eggysodon</i> sp. de Villebramar. Arrière-crâne - Face inférieure .....	164
19. - Répartition géographique et migrations des Entelodontidae .....	187

## INDEX DES DIAGRAMMES

- Répartition des dents jugales en fonction du rapport I/L chez les Entelodontidae eurasiatiques.	
D.1 à D.7. - Prémolaires et Molaires supérieures .....	210
D.8 à D.14. - Prémolaires et Molaires inférieures .....	216
- Diagrammes Longueur-largeur des séries dentaires types des diverses espèces d'Entelodontidae eurasiatiques.	
D.15. - Maxillaires-types .....	222
D.16. - Mandibules-types .....	223

## INDEX DES PLANCHES

### Genre *Entelodon* AYMARD, 1846

- I. - *Entelodon magnus* AYMARD. Maxillaire et mandibule type; Ronzon (Haute-Loire).  
- *Entelodon antiquus* REPELIN. Dents isolées (syntypes) provenant de Soumailles (Lot-et-Garonne) et M<sup>2</sup> de Glimmerode (Hesse, R.F.A.).
- II. - *Entelodon magnus* AYMARD. Dents isolées provenant de Lagny-Thorigny (Bassin de Paris), Ile de Wight (Angleterre), Espinosa de Henares (Espagne), Ronzon (Haute-Loire).  
- *Entelodon* aff. *deguilhemii* REPELIN. Dents isolées provenant des Phosphorites du Quercy.  
- *Entelodon deguilhemii* REPELIN. Dents isolées provenant des Phosphorites du Quercy, de Lobsann (Alsace) et Murs (Vaucluse).
- III. - *Entelodon deguilhemii* REPELIN. Crâne provenant de Villebramar (Lot-et-Garonne).
- IV. - *Entelodon deguilhemii* REPELIN. Mandibule-type et crâne provenant de Villebramar.  
- *Entelodon magnus* AYMARD. Mandibule provenant de Bournoncle-Saint-Pierre (Auvergne).
- V. - *Entelodon deguilhemii* REPELIN. Mandibules provenant de Villebramar et du Mas d'Age-nais (Lot-et-Garonne).
- VI. - *Entelodon deguilhemii* REPELIN. Dents isolées provenant de Villebramar.
- VII. - *Id.* Scapula, humérus et radio-cubitus provenant de Villebramar.
- VIII. - *Id.* Fémur, tibia, calcanéum et MT III provenant de Villebramar.  
- *Anthracotherium magnum* CUVIER. Mandibule de Saint-Martin-de-Casselvi (Tarn).

### Genre *Ronzotherium* AYMARD, 1854

- IX. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN). Crâne provenant de Villebramar.
- X. - *Id.* Crâne et mandibules provenant de Villebramar.
- XI. - *Id.* Dents de lait supérieures provenant de Villebramar.

- XII. - *Id.* Mandibules et incisives inférieures provenant de Villebramar.
- XIII et XIV. - *Id.* Maxillaires, dents jugales et incisives supérieures provenant de Villebramar.
- XV. - *Ronzotherium velaunum* (AYMARD). Lectotype, Mandibule et dents isolées provenant de Ronzon.
- XVI. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN). Holotype, Maxillaire provenant des Phosphorites du Quercy.  
- *Ronzotherium romani* KRETZOÏ. Dents isolées (Lectotype et paralectotypes) provenant de la Ferté-Alais (Essonne).
- XVII et XVIII. - *Ronzotherium romani* KRETZOÏ. Crâne et mandibule provenant de Vendèze (Cantal).
- XIX. - *Ronzotherium velaunum* AYMARD. Dents isolées provenant de Lagny-Thorigny (Seine-et-Marne).  
- *Ronzotherium romani* KRETZOÏ. Dents isolées provenant d'Etampes (Essonne).  
- *Ronzotherium filholi* (OSBORN) - *Ronzotherium romani* KRETZOÏ - *Brachypotherium* aff. *lemanense* (POMEL). Comparaison de quelques dents jugales supérieures et inférieures.
- XX. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN). Scapula et humérus provenant de Villebramar.
- XXI. - *Id.* Humérus, radius et cubitus provenant de Villebramar.
- XXII. - *Id.* Carpiens et tarsiens provenant de Villebramar.
- XXIII. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN). Métacarpiens provenant de Villebramar.
- XXIV et XXV. - *Ronzotherium filholi* (OSBORN). Fémur, tibia, péroné et métatarsiens provenant de Villebramar.

### Genre *Eggysodon* ROMAN, 1910

- XXVI. - *Eggysodon* sp. - Arrière crâne, mandibule avec dents de lait, dents définitives et scapula provenant de Villebramar et D<sub>3</sub> provenant de Soumailles.
- XXVII. - *Id.* Humérus, tibia et métapodes provenant de Villebramar.
- XXVIII. - *Id.* Fémurs provenant de Villebramar.