

CRYPTOMERYX SCHLOSSER, 1886, TRAGULIDÉ DE L'OLIGOCÈNE D'EUROPE; RELATIONS DU GENRE ET CONSIDÉRATIONS SUR L'ORIGINE DES RUMINANTS

par
Jean SUDRE*

SOMMAIRE

	Pages
Résumé, Abstract	2
Historique	2
Systématique	5
Genre <i>Cryptomeryx</i> SCHLOSSER, 1886	5
<i>Cryptomeryx gaudryi</i> (FILHOL, 1877)	6
<i>Cryptomeryx matsoui</i> n. sp.	13
? <i>Cryptomeryx decedens</i> (STEHLIN, 1910)	14
Comparaisons	15
<i>Iberomeryx</i> GABOUNIA, 1964	19
<i>Gobiomeryx</i> TROFIMOV, 1957	20
Origine du genre <i>Cryptomeryx</i>	21
Biotope des Tragulidés oligocènes	22
Les Tragulidés oligocènes et la paléogéographie	22
Considérations sur l'origine des Ruminants	23
Conclusions	28
Remerciements	29
Bibliographie	30

*Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34000 Montpellier Cedex.

RÉSUMÉ

Le genre *Cryptomeryx* SCHLOSSER, 1886, longtemps resté inusité a été découvert dans des gisements du Quercy de l'Oligocène inférieur et moyen. La description du nouveau matériel ainsi que celle d'échantillons référables à *Cryptomeryx* identifiés dans les anciennes collections du Quercy a permis de préciser la définition de ce genre et de confirmer son appartenance à la famille des Tragulidae.

L'espèce-type du genre, *C. gaudryi* (= *Lophiomeryx gaudryi* FILHOL, 1877), est représentée dans plusieurs localités de la base de l'Oligocène moyen (Itardies, Roqueprune 2, La Plante 2, Herrlingen 1, Soulce). Une forme nouvelle *C. matsoui* n. sp. a été définie dans le gisement plus ancien du Mas de Got (sommet de l'Oligocène inférieur). Il est possible que l'espèce *Pseudamphimeryx decedens* STEHLIN, 1910, soit un représentant du même genre. Il faut également référer aux Tragulidés le genre monospécifique *Iberomeryx* (*I. parvus* GABOUNIA, 1964) de l'Oligocène supérieur du Bénara (Géorgie, URSS) avec lequel *Cryptomeryx* est apparenté. Ces genres ne se situent pas dans l'ascendance directe des Tragulidés miocènes, leur présence dans l'Oligocène d'Europe occidentale correspondant à une première vague d'immigration de la famille.

Ces Tragulidés qui constituent l'un des groupes les plus archaïques de Ruminants pourraient être issus d'une souche primitive ayant réalisé en Asie la condition sélénodonte de la denture.

SUMMARY

The genus *Cryptomeryx* SCHLOSSER, 1886, inusited during a long period, has been discovered in Lower and Middle Oligocene localities of the Quercy region (South-West France).

This new material, as well as specimens from the old collections referred to *Cryptomeryx*, are described; their study, allows us precisng the definition of the genus, and confirming its allocation to the Tragulidae family.

The type species of the genus, *Cryptomeryx gaudryi* (= *Lophiomeryx gaudryi* FILHOL, 1877), occurs in several localities at the base of the Middle Oligocene (Itardies, La Plante 2, Roqueprune 2, Soulce, Herrlingen 1). The new species *C. matsoui* n. sp. has been defined in the older locality of Mas de Got (top of Lower Oligocene). It is possible that the species *Pseudamphimeryx decedens* STEHLIN, 1910 pertains to the same genus.

Also to the Tragulids must be referred the monospecific genus *Iberomeryx* (*I. parvus* GABOUNIA, 1964) from Upper Oligocene of Benara (Georgie, URSS), with which *Cryptomeryx* is related. These genera are not direct ancestors of Miocene tragulids; their occurrence in the Western European Oligocene results from a first immigration wave of the family. These Tragulids are one of the most archaic groups of Ruminants. They are probably derived from a primitive stock which had acquired in Asia the selenodont condition of the dentition.

HISTORIQUE

La classification des Ruminants primitifs au sein de l'Infra-ordre Tragulina Flower a subi bien des vicissitudes. Dans un travail récent consacré à l'étude d'*Archaeomeryx*, Webb et Taylor (1980) ont dressé un historique extrêmement complet sur cette question et considéré que ces Tragulina comprenaient les trois familles suivantes : Hypertragulidae Cope 1879, Leptomerycidae Zittel 1893 et Tragulidae Milne-Edwards 1864. C'est plus précisément des Tragulidés qu'il va être question ici. Cette famille dans laquelle ont été parfois inclus plusieurs genres de Ruminants primitifs de l'Oligocène d'Europe (Matthew, 1934 ; Colbert, 1941) s'avère avoir un contenu beaucoup plus restreint; selon la plupart des travaux des systématiciens parus au cours des cinquante dernières années, les Tragulidés comprendraient seulement deux genres néogènes (*Dorcatherium* KAUP et *Dorcabune* PILGRIM, 1910) et deux genres actuels (*Hyaemoschus* GRAY, 1845 et *Tragulus* BRISSON, 1762). Notre étude permet de montrer que ce petit groupe est également représenté au Paléogène puisque deux genres oligocènes doivent lui être rapportés.

Les nombreux travaux consacrés à l'anatomie ou à la physiologie des Tragulidés ont toujours mis l'accent sur l'individualité de cette famille relativement aux autres groupes de Ruminants (liste de ces travaux in Webb et Taylor, *o.c.*, p. 123); des études plus

récentes concernant les comparaisons immunologiques, l'étude des chromosomes (Yong, 1973; Todd, 1975), l'éthologie (Dubost, 1965; 1968) ont en outre fourni un faisceau d'arguments confirmant l'origine très ancienne de ces animaux. Ainsi les Tragulidés ont longtemps prétendu, avec les Hypertragulidés, connus dès l'Eocène supérieur en Amérique du Nord, au titre de plus anciens Ruminants. De ces deux groupes, les Hypertragulidés ont été les plus précocement différenciés (Colbert, 1941; Webb *et al.*, *o.c.*). L'hypothèse suivant laquelle ces Hypertragulidés ont eu une souche autochtone (Stock, 1934, p. 628; Gazin, 1955, p. 45) a conduit récemment Webb *et al.* (*o.c.*, p. 153) à spéculer que les Tragulidés pouvaient également être issus à l'Eocène supérieur d'un stock nord-américain. Ces Tragulidés se seraient ensuite diversifiés en Eurasie, domaine où ils sont connus à l'état fossile et où ils étaient attestés de façon certaine à partir du Miocène inférieur. A partir de l'Eurasie ils ont également atteint l'Afrique au cours du Miocène. L'absence de ces animaux, inféodés de nos jours à des milieux des latitudes tropicales, dans les gisements oligocènes, était mise sur le compte de conditions climatiques et d'environnement défavorables.

Ces questions nous amènent à nous pencher sur le cas du genre Oligocène *Cryptomeryx*. Ce genre fut établi par Schlosser (1886, p. 94, pl. 5, fig. 7, 16, 22, 24 et pl. 6 fig. 6, 7) à partir de l'espèce *Lophiomeryx gaudryi* initialement décrite par Filhol à partir d'une mandibule incomplète trouvée dans la Poche à phosphate de Raynal dans le Quercy (Filhol, 1877, p. 447, fig. 279-280). Schlosser rapportait au genre *Cryptomeryx* une nouvelle espèce *C. major* définie également d'après un spécimen du Quercy. Cet auteur considéra qu'en raison des particularités de sa denture *Cryptomeryx* était un Tragulidé; ce genre devait donc être exclu du groupe formé par les autres Ruminants de l'Oligocène européen (*Gelocus*, *Prodremotherium*, *Lophiomeryx*, *Bachitherium*) pour lesquels était créée la famille des Gelocidae (Schlosser *o.c.*). Postérieurement *Bachitherium* fut exclu des Gélocidés (Lavocat 1946) et attribué aux Leptomerycidés (Taylor *et al.*, 1976).

Schlosser supposa que la molaire supérieure de *Cryptomeryx* présentait une muraille externe identique à celle des molaires de Cervidés et paradoxalement un cinquième croissant antérieur (Schlosser, *o.c.*, pl. 6, fig. 9); tous les autres Ruminants ont en effet des molaires supérieures à quatre tubercules sélénodontes. Nous verrons que cette interprétation reprise par Friant dans une synthèse sur l'évolution des molaires de Ruminants (Friant, 1962, p. 114; Friant, 1967, p. 96) est erronée.

Postérieurement aux travaux de Schlosser, peu d'auteurs se sont intéressés au genre *Cryptomeryx* qui, trop mal connu, a vu sa position systématique diversement appréciée ou même parfois totalement ignorée. Pour Zittel (1894), *Cryptomeryx*, dont les molaires inférieures ressemblent à celles de *Lophiomeryx*, appartient aux Gelocidés; si cette attribution est retenue par Simpson (1945) et par Romer (1966), aucune mention du genre n'est faite dans les systématiques de Viret (1961) et de Thenius (1969).

Récemment quelques travaux ont fait état de la découverte de restes de *Cryptomeryx* dans les gisements d'Allemagne du Sud (Herrlingen et Ehingen) sans qu'il soit question de l'appartenance familiale du genre (Palmowski et Wachendorf 1966, pl. 15, fig. 7; Heissig, 1978, p. 274). *C. gaudryi* avait aussi été identifié par Stehlin dans le gisement suisse de Soultce d'après deux demi-mandibules (Gaudant, 1979, p. 889) mais ces pièces n'avaient pas été étudiées; Gaudant, qui décrit et figura ces spécimens, supposa que la P/1 de cet animal était caniniforme, justifiant ainsi l'attribution de celui-ci aux Hypertragulidés (Gaudant, *o.c.*, p. 890-891, fig. 17, 18).

Webb *et al.* (*o.c.*, p. 124) ont bien évoqué la position de *Cryptomeryx* au sein des Tragulidés — comme l'avait auparavant envisagé Carlsson (1926) — mais selon ces auteurs, la connaissance trop incomplète du genre ne permettait pas de statuer à son sujet.

Des restes de *Cryptomeryx* ayant été découverts dans plusieurs gisements exploités au cours des quinze dernières années, il est possible de revenir sur ces différents points. L'espèce *C. gaudryi* a été identifiée à Itardies, Roqueprune 2 et La Plante 2, localités parfaitement datées grâce aux rongeurs (= niveau-repère de Montalban, base de l'Oligocène moyen). Une nouvelle espèce *C. matsoui* n. sp. est définie dans le gisement un peu plus ancien de Mas de Got (= niveau-repère de Villebramar).

Il est possible que l'espèce *Pseudamphimeryx decedens* créée par Stehlin (Stehlin 1910, p. 988) représente un stade plus archaïque encore de la lignée de *Cryptomeryx*. La description de ces documents, ainsi que celle d'échantillons inédits récoltés dans le Quercy au siècle dernier (Coll. Mus. Bâle) nous permet d'établir une définition précise du genre et de dégager les critères justifiant son attribution aux Tragulidés.

Cryptomeryx n'est pas le seul Tragulidé oligocène connu en Eurasie. Il convient de rattacher à cette famille le genre *Iberomeryx* GABOUNIA (Gabounia, 1964) de l'Oligocène supérieur de Benara (Géorgie, Union Soviétique) avec lequel *C. gaudryi* est apparenté. En ce qui concerne le genre *Gobiomeryx* TROFIMOV de l'Oligocène inférieur d'Erguil-Obo (Mongolie) rattaché parfois aux Tragulidés (Trofimov, 1957), nous pensons qu'il s'agit plutôt d'un Leptomerycidé.

Afin de faciliter la compréhension du paragraphe concernant les comparaisons de *Cryptomeryx* avec les autres genres du Ruminants, nous présentons ici la classification que nous avons adoptée (reprise de Webb et Taylor, 1980); nous avons mentionné les genres intervenant dans les discussions, à l'exception des genres à denture sélénodonte de l'Eocène supérieur d'Europe (Amphimerycidés et Xiphodontidés) qui, selon nous, n'appartiennent pas aux Néosélénodontes.

Neoselenodontia WEBB et TAYLOR, 1980

Tylopoda ILLIGER, 1811

Protoceratidae MARSH, 1891

Poebromylus PETERSON, 1931

Ruminantia SCOPOLI, 1877

Tragulina FLOWER, 1883

Hypertragulidae COPE, 1879

Hypertragulus COPE, 1873

Simimeryx STOCK, 1934

Tragulidae MILNE-EDWARDS, 1864

Cryptomeryx SCHLOSSER, 1886

Iberomeryx GABOUNIA, 1964

Dorcatherium KAUP, 1833

Dorcabune PILGRIM, 1910

Hyaemoschus GRAY, 1845

Tragulus BRISSON, 1762

Leptomerycidae ZITTEL, 1893

Archaeomeryx MATTHEW et GRANGER, 1925

Bachitherium FILHOL, 1882

Gobiomeryx TROFIMOV, 1957

Miomeryx MATTHEW et GRANGER, 1925

Pecora LINNÉ, 1758

Moschina WEBB et TAYLOR, 1980

Gelocidae SCHLOSSER, 1886

Indomeryx PILGRIM, 1928

- Notomeryx* QIU, 1978
Gelocus AYMARD, 1855
Prodremotherium FILHOL, 1877
Lophiomeryx POMEL, 1854
 Moschidae GRAY, 1821
Eupecora WEBB et TAYLOR, 1980
 Cervidae GRAY, 1821
Amphitragulus POMEL, 1846
 ? *Rutitherium* FILHOL, 1876
Lagomeryx ROGER, 1904

SYSTÉMATIQUE

Famille TRAGULIDAE MILNE-EDWARDS, 1864

La diagnose de cette famille, principalement établie à partir des Tragulidés récents, fait état de nombreuses particularités anatomiques (Viret, 1961, p. 997). En l'absence de documents adéquats nous ne pouvons savoir si ces particularités s'appliquaient également aux plus anciens représentants de la famille. Il n'est pas évident que certains des caractères mentionnés, notamment la réduction des doigts latéraux à la patte antérieure, la soudure de l'extrémité distale du péroné sur le tibia, ou la soudure des métatarsiens médians à la patte postérieure s'appliquent aux plus primitifs des Tragulidés connus; de la même façon, l'absence d'éléments appropriés ne permet pas de savoir si la perte des incisives supérieures était déjà réalisée chez les genres oligocènes décrits ici, *Cryptomeryx* et *Iberomeryx*.

Genres attribués :

- *Cryptomeryx* SCHLOSSER, 1886; Oligocène moyen d'Europe occidentale;
- *Iberomeryx* GABOUNIA, 1964; Oligocène supérieur de Géorgie (Union Soviétique);
- *Dorcatherium* KAUP, 1853; Miocène inférieur-Pontien d'Europe
Mio-Pliocène d'Asie
Miocène d'Afrique;
- *Dorcabrune* PILGRIM, 1910; Miocène supérieur d'Asie (Zone Chinji);
- *Hyaemoschus* GRAY, 1845; Pléistocène-récent d'Afrique tropicale;
- *Tragulus* BRISSON, 1762; Pléistocène-récent d'Asie du Sud-Est.

Genre *CRYPTOMERYX* SCHLOSSER, 1886

Diagnose : animal dont la taille est inférieure à celle du Tragule actuel.

Formule dentaire $\frac{?}{3} \frac{?}{1} \frac{4(?)}{4} \frac{3}{3}$

Mandibule gracile; incisives modérément proclives et de tailles sensiblement identiques. C accolée à I/3 et indifférenciée; P/1 réduite monoradiculée séparée à la fois de C et de P/2 par de courts diastèmes. P/2 et P/3 simples, présentant un paraconide antérieur et, sur l'arête postérieure, un éperon lingual plus ou moins développé. P/4 dont la partie arrière est formée d'une dépression triangulaire limitée latéralement par des murailles à peu près planes.

Molaires inférieures plus étroites au niveau du trigonide que du talonide; tubercules inclinés vers l'avant; paralophide orienté vers l'avant; Pli *Dorcatherium* sur le flanc postérieur du métaconide; présence d'un bourrelet labial entre le protoconide et l'hypoconide.

P2/ et P3/ courtes, simples, présentant un très faible talon interne médian; P4/ de taille réduite. Molaires supérieures sur lesquelles les tubercules sont inclinés vers l'arrière, le lobe postérieur est moins développé que le lobe antérieur; parastyle, paracône et mésostyle formant des costulations sur l'ectolophe. Cingulum autour du protocône.

Espèce-type : *Cryptomeryx gaudryi* (FILHOL, 1877)

Autres espèces : *Cryptomeryx major* SCHLOSSER, 1886

Cryptomeryx sp.; Mayo, 1983, p. 906

Cryptomeryx matsoui n. sp.

? *Cryptomeryx decedens* (STEHLIN, 1910)

Remarques au sujet des espèces *Cryptomeryx major* et *Cryptomeryx* sp.

► L'espèce *C. major* est imparfaitement connue; elle repose sur un unique fragment de mandibule avec une molaire (M/1 ou M/2) récolté dans le Quercy au siècle dernier; cette pièce perdue à l'heure actuelle n'a jamais été figurée. Selon Schlosser *C. major* se caractérise seulement par une taille un peu plus grande que *C. gaudryi* (dimensions de cette molaire : L=7,2 mm; l=3,3 mm). Aucun tragulidé de cette taille n'ayant été redécouvert dans les gisements oligocènes du Quercy, ni identifié parmi le matériel des anciennes collections, il n'a pas été possible de préciser les relations de cette espèce.

► *Cryptomeryx* fut signalé dans le gisement suisse de Mümliswil-Hardberg (*Cryptomeryx* sp., in Mayo, 1983, p. 906) qui est beaucoup plus récent que les localités à *Cryptomeryx* considérées dans notre étude. N'ayant eu que très tardivement connaissance de l'existence de cette forme, et ne sachant pas sur quoi repose sa détermination, nous ne pouvons apprécier ses affinités et savoir en particulier si celle-ci se rapproche de *C. major*. Pour ces raisons *Cryptomeryx* sp. et *C. major* sont conservés en tant que taxons distincts. Par sa position biochronologique (Mayo, 1983, p. 905) Mümliswil-Hardberg est, à notre connaissance, le niveau oligocène le plus élevé dans lequel est reconnu le genre *Cryptomeryx*.

Cryptomeryx gaudryi (FILHOL, 1877)

(Fig. 1 à 9)

Synonymie

1877 - *Lophiomeryx gaudryi* FILHOL, p. 447, fig. 279, 280.

1886 - *Cryptomeryx gaudryi* (FILHOL); Schlosser *pars.*; pl. II, fig. 13, 14; *non* Pl. 6, fig. 9.

1926 - *Cryptomeryx gaudryi* (FILHOL); Carlsson, p. 69.

1962 - *Cryptomeryx* SCHLOSSER; Friant, p. 114, 115.

1966 - cf. *Cryptomeryx gaudryi* (FILHOL); Palmowski et Wachendorf, p. 241, pl. 15, fig. 7.

1967 - *Cryptomeryx* SCHLOSSER; Friant, p. 96.

1973 - *Bachitherium* ? sp. ; de Bonis *et al.*, tb. 2 (4).

1978 - *Cryptomeryx gaudryi* (FILHOL); Heissig, p. 271, 274.

1979 - *Cryptomeryx gaudryi* (FILHOL); Gaudant, p. 889, fig. 17, 18, p. 19, 20.

1980 - *Cryptomeryx* SCHLOSSER; Webb et Taylor, p. 124.

Type de l'espèce : mandibule gauche portant la série P/4-M/3; (Filhol, 1877; p. 227, fig. 279, 280) : 00.

Localité-type : Raynal (Phosphorites du Quercy).

Autres localités : Herrlingen 1, Ehingen I (Heissig 1978); Soulce (Gaudant 1979); Itardies; Roqueprune 2; La Plante 2.

Diagnose de l'espèce : *Cryptomeryx* dont les molaires présentent un parastyle et un mésostyle pincés en colonnettes, un paracône costulé, un métacône à muraille externe plane et une très forte post-protocrête venant buter sur la face antérieure du métacône; métastyle absent; cingulum lingual très fort autour du protocône. Mandibule au corps gracile; le premier des trous mentonniers est situé sous l'ouverture de l'alvéole de P/1; le deuxième sous la partie médiane de P/2.

Rapport Longueur M/1-M/3 sur Longueur P/2-P/4 = 1,4.

Age de cette espèce : l'âge de *C. gaudryi* peut être précisé maintenant, puisqu'à Itardies, Roqueprune 2, La Plante 2, et Herrlingen 1, l'espèce est associée à des rongeurs; dans l'échelle biochronologique établie à partir des représentants de ce groupe, Itardies, Roqueprune 2 et La Plante 2 correspondent au niveau-repère de Montalban (de Bonis *et al.*, 1973; Vianey-Liaud, 1979, p. 230, 231). La localité de Herrlingen 1 a probablement un âge voisin (Suévien plutôt supérieur; Heissig, 1978; Russell *et al.*, 1982). Il y a lieu de souligner ici que Herrlingen 1 et Itardies sont les gisements où *C. gaudryi* se trouve associé à l'Anoplotheriinae *Diplobune minor* (Sudre, sous presse).

L'âge du gisement de Soulce est moins clairement établi; les rares éléments ayant permis de dater ce gisement (Stampien assez élevé selon Gaudant, 1979) n'excluent pas pour celui-ci un âge un peu plus ancien. Nous conviendrons donc que *C. gaudryi* caractérise la base de l'Oligocène moyen.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ A L'ESPÈCE

Quercy

— Anciennes récoltes

- ★ mandibule type figurée par Filhol (1877, fig. 279, 280).
- ★ pièces figurées par Schlosser (1886)
 - mandibule gauche avec P/4-M/1; pl. V, fig. 7.
 - mandibule droite avec alvéole de P/1-P/2-P/3 et série P/4-M/3; pl. V, fig. 16.
 - fragment de mandibule avec DP/3-DP/4 M/1; pl. V, fig. 22, fig. 24.
- ★ Collections du Musée de Bâle
 - QB 29 : mandibule avec P/4-M/3.
 - QB 32 : mandibule avec P/3-M/3 alvéoles de P/2 et P/1.
 - QB 197 : mandibule avec P/2-P/3-P/4 M/1 alvéole de P/1 de C et des 3 incisives.
 - QB 296 : maxillaire avec M/1-M/2.
 - QB 540 : mandibule avec M/2-M/3.

— Nouvelles récoltes (Collections U.S.T.L. Montpellier)

- ★ Itardies
 - ITD 27 : M2/ supérieure gauche.
 - ITD 28-29 : 2 M/3 inférieures droites.
 - ITD 907 : maxillaire gauche avec M1/ et M2/ détériorée.
 - ITD 908 : P/3 inférieure gauche.
 - ITD 909 : maxillaire droit avec M2/ et M3/ détériorées.
 - ITD 910 : maxillaire gauche avec DP4/-M3/.
 - ITD 911 : maxillaire droit avec M1/ détériorée, M2/ et M3/.
 - ITD 912 : maxillaire gauche avec P2/ détériorée et P3/.

- * La Plante 2
PLA 2-1160 : M1/ supérieure gauche.
- * Roqueprune 2
ROQ 2-331 : M2/ supérieure gauche.
ROQ 2-332 : M2/ supérieure gauche détériorée.
ROQ 2-333 : maxillaire droit avec la série M1/-M3/.
ROQ 2-334 : maxillaire gauche avec P4/ détériorée M1/ et M2/.

Autres gisements

- * Herrlingen 1 : mandibule avec M/1-M/2 (Palmowski et Wachendorf, 1966, pl. 15, fig. 7).
- * Soulce : mandibule droite avec M/1-M/3 (Gaudant 1979, p. 892, fig. 17, 18); Coll. Musée de Bâle.

Dimensions des spécimens (en mm)

— Dents supérieures

ITD 27	M2	5,1 × 5,1
ITD 907	M1	4,5(?) × 5,2
ITD 910	DP4	4,4 × 4,2
	M1	4,7 × 5,4
	M2	5,5 × 6,2
	M3	5,7 × 6,7
ITD 911	M1	5,2(?) × 6,1
	M2	6 × 6,1
	M3	6,1 × 6,8
ITD 912	P2	4,3 × 2
	P3	4,2 × 3
QB 296	M2	5,8 × 6,4
ROQ 2-331	M2	6 × 6,9
ROQ 2-333	M1	4,8 × 5
	M2	5,9 × 6
	M3	6,2 × 6,3
ROQ 2-334	M1	? × 5,9
	M2	? × 7
PLA 2-1160	M1	5,5 × 6

— Dents inférieures

Type de l'espèce (d'après Filhol 1877); Quercy

P4	4 × 2
M1	4,5 × 2,5
M2	5 × 3
M3	7 × 3

Pièces figurées par Schlosser (d'après Schlosser 1886): Quercy.

	DP3	4,3 × 1,3
	DP4	5,5 × 2
	P4	4,4 × ?
	M1	4,8 × ?
	M2	5 × ?
	M3	7,5 × ?
ITD 908	P3	6,6 × 3
ITD 28	M3	8,1 × 3,5
ITD 29	M3	8,5 × 4,4
QB 29	P4	4 × 1,8
	M1	4,4 × 2,5
	M2	5,1 × 3,1
	M3	7,7 × 3,5

Longueur P/4-M/3 : 28 mm

QB 32	P3	5,5 × 1,5
	P4	5 × 1,9
	M1	5,5 × 3
	M2	5,5 × 3,1
	M3	8,5 × 3,7

Longueur P/3-M/3 : 28 mm

QB 54	longueur M/2-M/3 : 14,5 mm	
SC. 118	(d'après Gaudant, 1979).	
	P2	3,8 × ?
	P3	4,2 × ?
	P4	3,9 × ?
	M1	4,6 × 2,9
	M2	5 × 3,5
	M3	8,1 × 3,4

DESCRIPTION DE LA DENTURE

Denture supérieure

Δ Prémolaires (fig. 2)

Le fragment de maxillaire ITD 912 détérioré, qui porte seulement P2/ incomplète et P3/ ne permet pas de connaître les particularités de la région antérieure de la denture.

P2/ plus allongée et plus compliquée que celle de *Simineryx hudsoni* (spécimen n° 1764 et 1354 de la Sespe Formation; Stock 1934, p. 627, pl. 1, fig. 1, 3) porte trois tubercules : un paracône antérieur modérément développé et caréné sur son flanc lingual ; un tubercule médian plus important caréné postérieurement et dont la muraille externe est pratiquement plane ; enfin un denticule postérieur peu développé ; même si le talon interne n'est pas conservé l'orientation des bords linguaux suggère l'existence d'un très faible talon médian probablement non cuspidé.

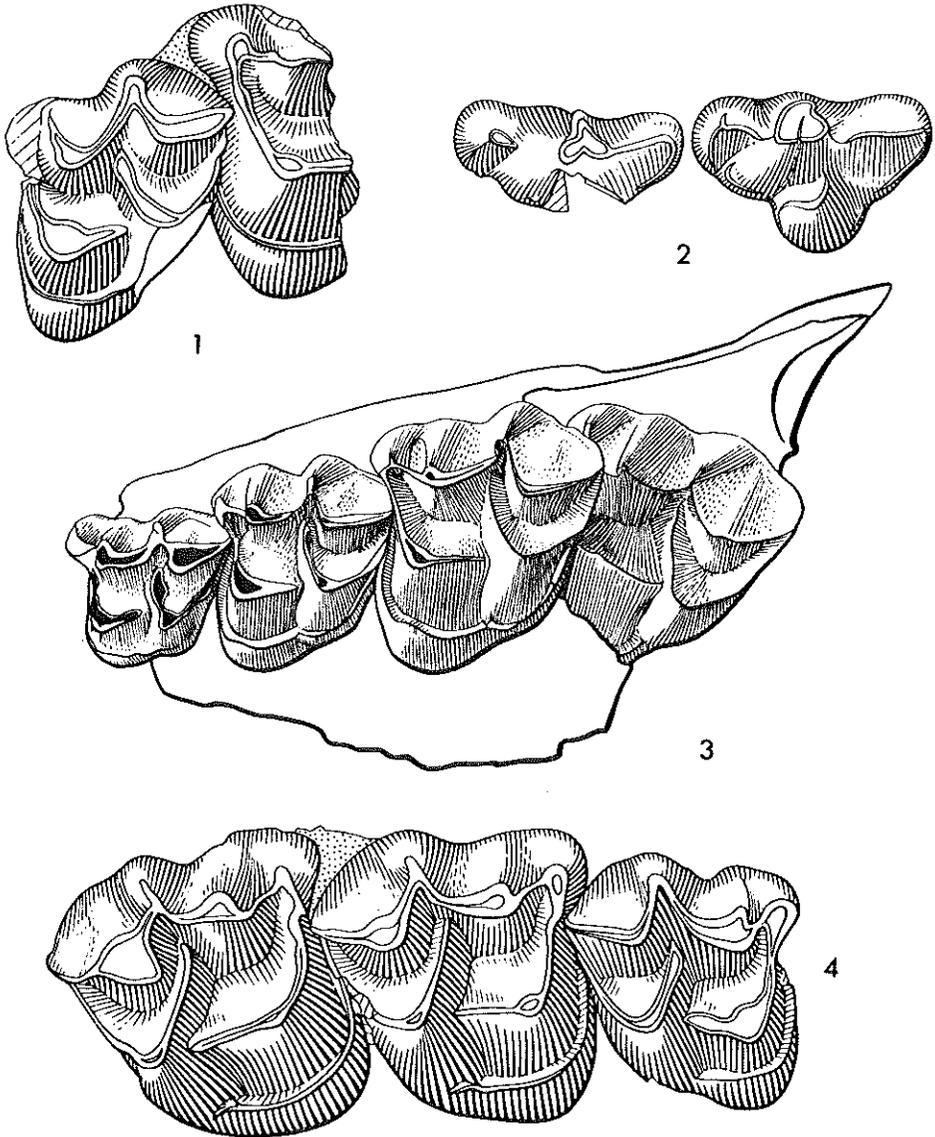
P3/ ressemble à P2/ par sa forme générale mais le talon interne et le paracône sont ici plus puissants ; du tubercule postéro-externe, bas, comprimé transversalement et assez mal individualisé, se détache une arête n'atteignant pas le tubercule principal. Le talon interne supporte un tubercule conique, peu élevé, ne présentant aucune trace d'arêtes latérales.

D'après le maxillaire ROQ 2-333, la P4/, triangulaire, peu développée antéro-postérieurement, est de taille réduite relativement à la M1/. Le protocône bordé lingualement d'un léger cingulum porte deux faibles crêtes latérales ; cette morphologie rappelle d'assez près celle de la P4/ de *S. hudsoni*.

Δ Molaires (fig. 1, 3, 4)

Les molaires de *Cryptomeryx* sont tétratuberculées comme celles des autres Ruminants ; leurs couronnes sont basses et leur taille s'accroît fortement depuis M1/ à M3/. Relativement peu développées vestibulo-lingualement, elles montrent un lobe postérieur plus étroit que le lobe antérieur, ce qui explique la forme triangulaire de certains spécimens. En raison de l'implantation oblique de ces dents dans la rangée dentaire, l'ectolophe débordé largement du côté labial celui de la dent qui précède. Post-protocrête et prémétacrête sont puissantes ; la postprotocrête vient buter sur le flanc antérieur du métaconule. Le paracône est fortement costulé du côté externe mais non le métacône dont la muraille est à peu près plane ; sur le métacône de M3/ (maxillaire ITD 910, fig. 3) une costulation est à peine ébauchée. Les styles (parastyle et mésostyle) sont

modérément excavés et un cingulum puissant ceinture le flanc lingual du protocône. Une situation analogue est connue chez *Lophiomeryx chalaniati*, mais dans ce cas le cingulum présente une forte concavité entre le protocône et le métaconule.



Cryptomeryx gaudryi (FILHOL, 1877)

Fig. 1. — M1/ et M2/ (détériorée) gauches; ITD 907, coll. U.S.T.L. Itardies (Quercy); × 5.

Fig. 2. — P2/ (détériorée) et P3/ gauches; ITD 912, coll. U.S.T.L. Montpellier; Itardies (Quercy); × 5.

Fig. 3. — maxillaire gauche avec DP4/-M3/; ITD 910, coll. U.S.T.L. Montpellier; Itardies (Quercy); × 5.

Fig. 4. — maxillaire droit avec M1/-M3/; ROQ 2-333 Coll. U.S.T.L. Montpellier; Roqueprune 2(Quercy); × 6.

Malgré le petit nombre d'échantillons disponibles certaines variations morphologiques ont été observées au niveau du parastyle, particulièrement saillant antérieurement sur les spécimens PLA 2-1160 et ROQ 2-331, et plus profondément excavé que le mésostyle. En outre, la colonne du paracône qui est large sur la M2/ROQ-331 est beaucoup plus étroite sur les M2/ PLA 2-1160 et ROQ 2-333.

Le spécimen ITD 910 (fig. 3) consiste en un fragment de maxillaire portant la M1/ associée à une M2 détériorée et montrant les alvéoles de la M3/. Cette M1/ est très singulière d'abord par sa forme triangulaire et par le fait que le cingulum lingual remonte vers l'arrière sur le flanc du métaconule; bien que la dent soit légèrement détériorée le métaconule occupe une position assez inhabituelle puisqu'il est situé pratiquement sur le bord distal de la dent; le paracône ne présente pas ici de costulation externe. Cette configuration suggère la proximité d'un ancêtre chez lequel la forme triangulaire de la molaire et la disposition des tubercules correspond à la condition trigonodonte des plus anciens artiodactyles.

La DP4/ ressemble à une molaire mais le paracône et le métacône sont plus arrondis et les styles globuleux et très saillants du côté externe (fig. 3).

Denture inférieure (fig. 5, 6, 7, 8, 9)

Quelques spécimens du Quercy récoltés au siècle dernier (conservés au musée de Bâle) nous fournissent de précieuses informations sur la partie antérieure de la denture de *Cryptomeryx*.

Le spécimen QB 197 (fig. 7) qui montre les alvéoles des incisives, de la canine, de la P/1, et la série P/2-M/1 ressemble à la mandibule type de l'espèce (Filhol, 1877, pl. 13, fig. 281). Le corps mandibulaire est gracile mais moins élevé semble-t-il sous M/3 sur les pièces QB 197 ou QB 32 (fig. 6) que sur l'échantillon décrit par Filhol; l'arrière de la symphyse se situe à l'aplomb de la partie distale de P/2.

D'après l'orientation et l'importance relative des alvéoles, les incisives étaient modérément proclives et de taille probablement très proches; l'alvéole de I/3 à peine plus grand que ceux de I/1 et I/2 laisserait même supposer que cette I/3 était un peu plus forte. La canine était accolée aux incisives et probablement incisiforme, son alvéole étant comparable à celui de I/3.

Δ Prémolaire

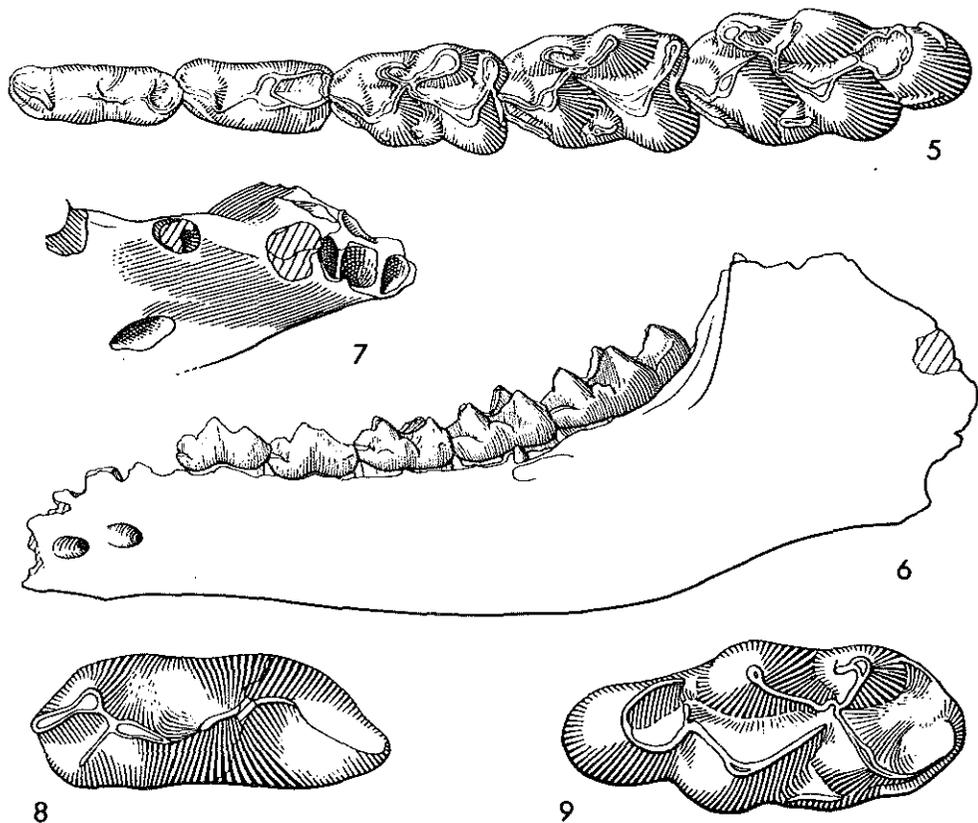
Sur la mandibule de *C. gaudryi* Schlosser avait constaté que la P/1 était séparée à la fois de C et de P/2 par de courts diastèmes (Schlosser, 1886, pl. V, fig. 16). Cette situation se retrouve sur les spécimens QB 32 et QB 197 du Quercy (fig. 6, 7) ainsi que sur la mandibule de Soulce (Gaudant *o.c.*, fig. 17). Sur cet échantillon, Gaudant a supposé, d'après le profil alvéolaire et l'existence d'un fragment osseux inclus dans le sédiment nettement au-dessus du plan dentaire, que la P/1 était caniniforme chez cet animal, justifiant ainsi son attribution aux Hypertragulidés. La taille réduite de l'alvéole, ainsi que le faible diamètre de la racine de cette P/1, identiques sur les pièces QB 32 et QB 197, amènent à penser que cette dent était de petite taille et non caniniforme.

P/2 et P/3 sont courtes et étroites à l'avant. Le paraconide est réduit et situé dans l'axe de la carène antéro-postérieure sur P/2; il occupe une position plus linguale sur P/3, la carène formant ici un crochet bien ouvert. Le protoconide, central et dilaté vestibulo-lingualement sur P/2, est accolé à un métaconide sur P/3, la face postérieure montrant un sillon de séparation entre les deux tubercules (QB 197); ce sillon est inexistant sur la P/3 du spécimen QB 32, protoconide et métaconide étant ici fusionnés. De l'entoconide se détache un diverticule lingual; réduit sur P/2 (QB 197), il est variable

sur P/3; il peut être court et perpendiculaire à la carène principale (QB 32), ou bien étendu vers l'arrière, de façon à déterminer avec cette carène une boucle fermée.

La P/4 est totalement différente des dents qui précèdent. A partir du tubercule central très dilaté vestibulo-lingualement (métaconide et protoconide coalescents) se développent des murailles latérales planes; ces murailles délimitent comme sur la P/4 de *Bachitherium* une profonde dépression triangulaire légèrement ouverte dans l'angle postéro-interne de la dent (Sc 118 Gaudant *o.c.* fig. 18); une situation analogue est connue sur la P/4 du *Dorcatherium crassum* de Sansan (Sa 1013 Mus. Nat. Hist. Nat. Paris), sa muraille linguale présente toutefois une gouttière verticale déterminant le repli de l'entoconide.

La figure du type de *C. gaudryi* (Filhol *o.c.*, fig. 279, 280) n'est pas suffisamment fidèle pour être comparée valablement avec nos spécimens; on peut douter en effet que la forme oblongue et la taille extrêmement réduite de P/4 reflètent réellement les caractères du spécimen.



Cryptomeryx gaudryi (FILHOL, 1877)

Fig. 5. — série dentaire avec P/3-M/3 gauches; vue occlusale; QB 32, coll. Musée de Bâle; Quercy (anciennes récoltes); $\times 5$.

Fig. 6. — même spécimen; vue labiale; $\times 5$.

Fig. 7. — détail de la partie antérieure d'une hémimandibule gauche montrant les alvéoles des incisives, de la canine, et de la P/1; QB 197; coll. Musée de Bâle; Quercy (anciennes récoltes).

Fig. 8. — P/3 inférieure gauche; ITD 908, coll. U.S.T.L., Montpellier; Itardies (Quercy); $\times 6$.

Fig. 9. — M/3 inférieure droite; ITD 28, coll. U.S.T.L., Montpellier; Itardies (Quercy); $\times 6$.

Δ Les molaires (fig. 5, 6, 9)

Comme l'ont souligné Filhol, puis Schlosser, les molaires de *Cryptomeryx* présentent de grandes ressemblances avec celles de *Lophiomeryx chalanati*. Sur le trigonide, le paralophide est dirigé vers l'avant et l'angle qu'il forme avec le protolophide est largement ouvert. Le métaconide montre un flanc postérieur déprimé en raison de l'existence d'un repli qui n'est autre que le Pli *Dorcatherium* propre aux Tragulidés; *Dorcatherium* possède également, selon Mottl (1961), un repli sur le flanc postérieur du protoconide, pli auquel a été donné le nom de Pli *Palaeomeryx*. Ces structures s'accroissent selon cet auteur au cours de l'évolution des Tragulidés. Si le Pli *Palaeomeryx* est absent sur les molaires de *Cryptomeryx*, le Pli *Dorcatherium* est déjà très prononcé; il se traduit par un aileron postérieur faisant une boucle resserrée avec l'arête reliant le métaconide et l'entoconide. Ce caractère justifie à nos yeux l'attribution de *Cryptomeryx* aux Tragulidés.

Tous les spécimens étudiés portent un puissant ectostylide (Gaudant *o.c.*), ébauche de colonnette interlobaire située sur le flanc labial entre le protoconide et l'hypoconide; sur le talonide, l'entoconide est caréné seulement à l'avant. L'inclinaison prononcée des colonnes de molaires vers l'avant a pour conséquence l'absence de relations entre le bras postérieur de l'hypoconide et la base arrondie de l'entoconide; un hypoconulide est présent sur M/1 et sur M/2. Sur M/3 l'hypoconulide est à l'origine de deux crêtes d'égale hauteur, plus (ITD 28) ou moins (ITD 30) séparées.

Cryptomeryx matsoui n. sp.

(Fig. 10)

Derivatio nominis : de Ma-Tsou divinité chinoise signifiant l'ancêtre-mère.

Type de l'espèce : maxillaire droit portant la série P4/-M3/ (MGB 1182, coll. U.S.T.L., Montpellier).

Localité-type : Mas de Got (= niveau-repère de Villebramar; Vianey-Liaud, 1979, p. 229).

Diagnose de l'espèce : *Cryptomeryx* dont les molaires supérieures présentent un parastyle et un mésostyle massifs et arrondis, une colonne labiale du paracône épaisse, un métastyle sur M3/; un cingulum lingual faible et discontinu au bas du protocône.

Dimensions (en mm) : L P4/-M3/ : 18,2 mm

P4/ : 4 × 4,8

M1/ : 5 × 5,6

M2/ : 5,3 × 6,6

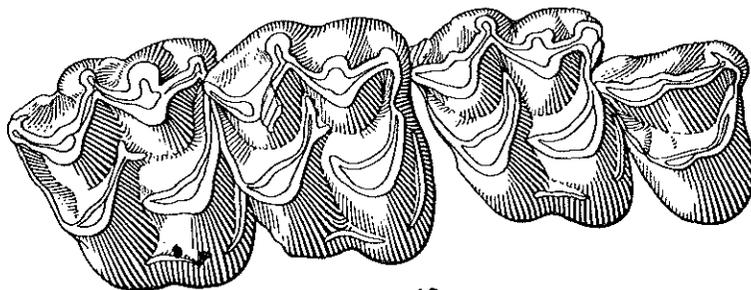
M3/ : 5,8 × 6,6

La localité du Mas de Got (= niveau repère de Villebramar) précédant chronologiquement celles d'Itardies, de La Plante 2, de Roqueprune 2 (cf. Tableau de corrélation des gisements in Vianey-Liaud, 1979, p. 229), *C. matsoui* est interprété comme le stade ancestral de *C. gaudryi* dans la lignée de *Cryptomeryx*.

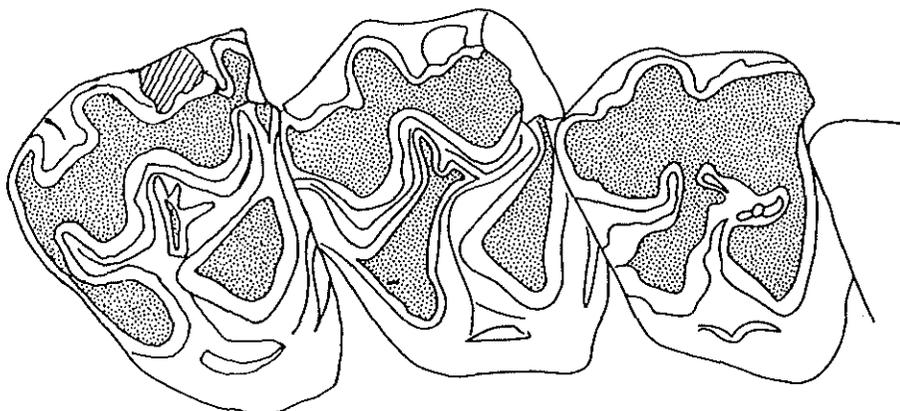
La P4/ de cette nouvelle espèce est comme celle de *C. gaudryi*, réduite et très comprimée mésio-distalement; protocône et tubercule externe sont élevés et bien carénés; le flanc labial de ce tubercule montre une colonne épaisse bordée latéralement de gouttières peu profondes; le parastyle arrondi est saillant vers l'avant.

Les molaires, par leurs tubercules arrondis et faiblement sélénodontes sont plus primitives que celles de *C. gaudryi*; cela est particulièrement net au niveau de l'ecto-

lophe où parastyle, paracône et mésostyle se matérialisent par d'épaisses colonnettes; en outre la postprotocrête s'abaisse ici régulièrement vers le fond de la vallée transverse alors qu'elle bute sur la face antérieure du métaconule sur les molaires de *C. gaudryi*. La M3/ se singularise par l'existence d'un métastyle.



10



11

Fig. 10. — *Cryptomeryx matsoui* n. sp.; maxillaire avec la série P4/-M3/; MGB 1182, coll. USTL, Montpellier; Type de l'espèce; Mas de Got (Quercy); $\times 5,5$.

Fig. 11. — ? *Cryptomeryx decedens* (STEHLIN, 1910); maxillaire avec M1/-M3/ gauches; QA 457, coll. Mus. de Bâle; type de l'espèce; Quercy (anciennes récoltes); le spécimen porte également les trois prémolaires P2/, P3/, P4/; $\times 6$.

? *Cryptomeryx decedens* STEHLIN 1910

(Fig. 11)

L'espèce *Pseudamphimeryx decedens* fut créée par Stehlin à partir d'une portion de crâne portant la série P2/-M2/ (QA 457, Musée de Bâle) récoltée dans le Quercy au siècle dernier (Stehlin, 1910, p. 988, fig. 183). Cette forme se différencie principalement des autres espèces de *Pseudamphimeryx* par ses prémolaires courtes, et une taille supérieure; l'usure prononcée de ses molaires ne permettait pas de reconnaître la structure caractéristique à cinq croissants des Amphimerycides. Stehlin (*o.c.*) souligna à propos de cet animal que l'orbite était anormalement grande, que le frontal était cintré entre les

orbites, et qu'existait chez celui-ci une fosse en avant du lacrymal, de façon identique à ce qui est connu chez les Cervidés.

Dechaseaux, ayant étudié et reconstitué les crânes d'*Amphimeryx* et *Pseudamphimeryx* contesta — en raison des nombreuses différences constatées — que l'espèce *decedens* puisse appartenir au genre *Pseudamphimeryx* et supposa que les molaires de cette forme étaient tétratuberculées (Dechaseaux 1974, p. 85, 86). Nous avons nous-même, à partir de la configuration des facettes d'usure confirmé ce dernier point et envisagé que l'espèce *decedens* était un petit Ruminant (Sudre 1978, p. 144, 145, pl. 22, fig. 1).

Le seul Ruminant de cette taille connu à l'Oligocène est *Cryptomeryx*. L'espèce *decedens* dont les dimensions (L. P2/-M3/ : 27 mm, d'après Stehlin, *o.c.*) sont comparables à celles de *C. gaudryi*, partage avec cette espèce des prémolaires (P3/ et P4) courtes. Il n'est pas possible toutefois d'assimiler à l'espèce *decedens* l'une ou l'autre des espèces de *Cryptomeryx* décrites en raison de la morphologie des molaires. Si, chez l'espèce *decedens*, l'usure prononcée des tubercules ne permet pas une bonne observation, le contour relativement triangulaire de ces molaires et leur développement vestibulo-lingual important, la robustesse du paracône et du mésostyle et la faiblesse du cingulum autour du protocône (celui-ci est pratiquement absent sur M1/) suffisent à montrer qu'il s'agit d'une forme différente des autres espèces.

Compte tenu des tendances évolutives observées entre les stades *C. matsoui* n. sp. et *C. gaudryi*, ces caractères pourraient s'appliquer à un stade plus archaïque de la lignée; ainsi justifions-nous notre détermination. Il n'est pas interdit de penser que ces Tragulidés aient pu immigrer avant le niveau-repère de Villebramar, en même temps que la plupart des autres familles qui apparaissent juste après la Grande-Coupure. La rareté de ces animaux pourrait expliquer le fait qu'on ne les ait encore jamais rencontrés dans les gisements de cette période.

COMPARAISONS

Cryptomeryx sera comparé à quelques-uns des représentants des trois familles incluses dans l'Infra-Ordre des Tragulina : Hypertragulidae, Tragulidae et Leptomerycidae.

En raison de ses ressemblances avec *Lophiomeryx*, *Cryptomeryx* sera aussi comparé aux Gelocinés, groupe attribué par Webb *et al.* (*o.c.*) aux Pecora.

HYPERTRAGULIDÉS

Cette famille nord-américaine généralement interprétée comme le groupe de Ruminants le plus précocement différencié comprend des formes caractérisées par une P/1 caniniforme, des prémolaires courtes et très simples et des traits primitifs de leur squelette appendiculaire. A défaut de données anatomiques pour *Cryptomeryx*, on constate que la denture inférieure de ce genre européen diffère de celle d'*Hypertragulus calcaratus* (Webb *et al.* 1980, p. 138, fig. 7a).

Le genre *Simimeryx* STOCK (sp. *S. hudsoni*; Stock 1934, p. 627, pl. 1, fig. 1, 3) de la Sespe Formation (Eocène supérieur), considéré par de nombreux auteurs comme le plus ancien des Hypertragulidés (Gazin, 1955, p. 45; Golz, 1976, p. 27), est également très différent de *Cryptomeryx*; ses prémolaires sont simples, et sur ses molaires pourvues d'un paraconule, le paracône et le métacône ne sont pas encore sélénodontes, si bien qu'il n'y a pas de repli central correspondant au mésostyle. En raison de ces caractères primitifs et de la configuration du talon de M/3 Emry hésite à inclure *Simimeryx* dans

cette famille des Hypertragulidés (Emry 1978, p. 1005). Qiu Zhuding a attribué avec réserves aux Hypertragulidés le nouveau genre *Notomeryx* (espèce *N. besensis* QIU) ainsi que le genre *Indomeryx* PILGRIM avec lequel il se trouve associé (Qiu-Zhuding 1978, p. 8-12, pl. 1 et 2) dans l'Eocène supérieur du bassin de Baise (Kwangsi). *N. besensis* et *Indomeryx youjiangensis* sont mentionnés comme Tragulidés ou Hypertragulidés dans l'inventaire des faunes de mammifères de l'Eocène supérieur d'Asie (Savage *et al.*, 1983, p. 111). Ces deux formes sont assimilées à une seule et même espèce *N. youjiangensis* du groupe des Gelocidés par Savage *et al.* (à paraître).

Chez *Notomeryx*, les molaires supérieures, avec leurs tubercules externes encore bunodontes présentent un cachet très primitif; les molaires inférieures sont, autant que permettent de l'apprécier les figures, très différentes de celles de *Cryptomeryx*: l'émail est ridé; l'ectostylide et le Pli *Dorcatherium* du métaconide sont absents; un cingulum externe est présent et le paralophide vient s'appuyer directement à l'avant du métaconide; enfin sur les flancs de l'entoconide la carène est double. Il est clair que ces caractères n'évoquent en rien les Tragulidés. Nous ne pouvons discuter ici plus longuement, et seulement à partir des figurations, l'opinion de Qiu Zhuding qui, si elle devait être confirmée, étendrait à l'Asie le domaine de répartition des Hypertragulidés.

LEPTOMERYCIDÉS

Les Leptomerycidés, de répartition holarctique, caractérisés par une P/1 caniniforme et des traits dérivés de leur squelette appendiculaire se seraient détachés du tronc original après les Tragulidés. Nous avons déjà souligné l'étroite ressemblance entre la P/4 de *Cryptomeryx* et celle du Leptomerycidé européen *Bachitherium*, ces deux genres apparaissant dans les mêmes niveaux. Alors que P/2 et P/3 sont construites de façon identique à P/4 chez *Bachitherium*, c'est très différent chez *Cryptomeryx*; sur les molaires inférieures de *Bachitherium*, ectostylide et Pli *Dorcatherium* sont absents; à la denture supérieure, P3/ relativement allongée porte un talon interne situé en retrait; sur les molaires le paracône est fortement caréné et le cingulum interne peu puissant (fig. 12).

Le genre asiatique *Archaeomeryx* (sp. *A. optatus* de Shara Murun, Eocène supérieur) qui a longtemps prétendu au titre de plus ancien Ruminant (Matthew et Granger, 1925; Colbert, 1941) est maintenant attribué aux Leptomerycidés (Webb *et al.*, *o.c.*). *A. optatus* diffère de *C. gaudryi* par sa taille supérieure, des prémolaires relativement plus allongées (rapport longueurs P2/-P4/ sur longueur M/1-M/3 : 1,38 pour *A. optatus*, contre 1,45 pour *C. gaudryi*), une P/1 caniniforme et des molaires supérieures plus quadrangulaires, leur lobe postérieur étant à peu près équivalent au lobe antérieur; en outre sur la P2/ d'*A. optatus*, qui est dépourvue de talon interne, le paracône est indifférencié.

GÉLOCIDÉS

Il sera surtout question du genre *Lophiomeryx* dont l'espèce-type est *L. chalaniati* Pomel du gisement d'Antoingt et auquel ont été par la suite attribuées plusieurs autres espèces asiatiques (*L. angarae* et *L. gobiae* de Mongolie; *L. benarensis* de Benara en Georgie, Union Soviétique; *L. turgaicus* du Kazakhstan). Notre référence à *Lophiomeryx* concerne plus précisément le *L. chalaniati* (ou formes affines) bien documenté grâce au matériel du Quercy (fig. 13) plutôt que les espèces asiatiques du genre dont les molaires diffèrent (*L. gobiae* notamment) de celles de l'espèce d'Auvergne.

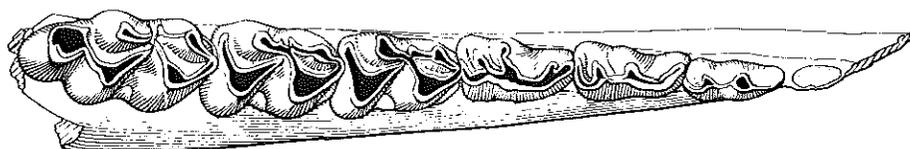
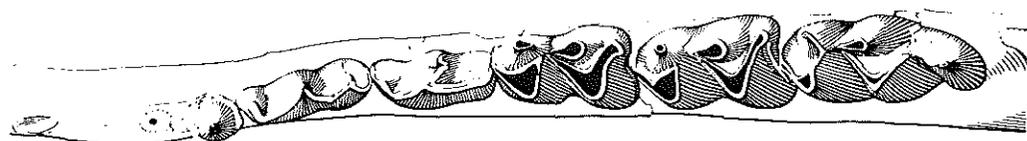
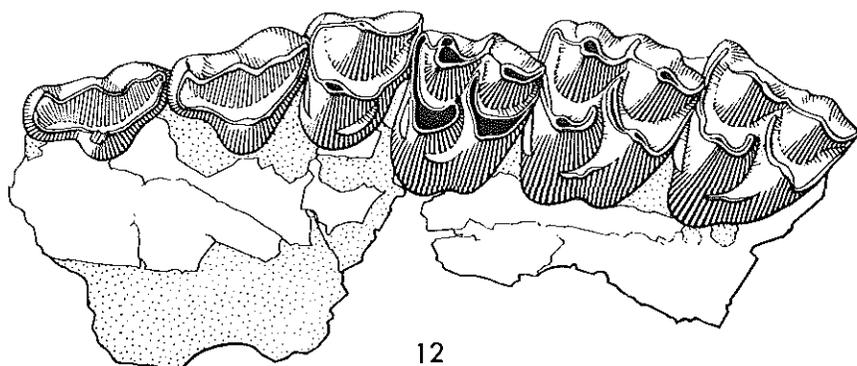


Fig. 12. — *Bachitherium curtum* (FILHOL, 1877); maxillaire droit avec la série P2/-M3/; ITD 803; coll. USTL, Montpellier; Itardies (Quercy); $\times 2,8$.

Fig. 13. — *Lophiomeryx chalaniati* POMEL, 1853; hémimandibule droite avec l'alvéole de P/1 et la série P/2-M/3; GAR 16; coll. USTL, Montpellier; Garouillas (Quercy); $\times 1,4$.

Fig. 14. — *Rutitherium nouleti* FILHOL, 1877; mandibule droite avec l'alvéole de P/1 et la série P/2-M/3 droites; PDS 1803; coll. USTL, Montpellier; Pech Desse (Quercy); $\times 2$.

Les ressemblances entre *C. gaudryi* et *L. chalaniati* constatées surtout au niveau des molaires inférieures (Filhol, 1877) peuvent être étendues à la forme de la mandibule, à la position de P/1, et probablement aussi à l'importance relative de la canine. Les incisives sont modérément proclives mais la I/1 est prédominante chez *L. chalaniati*. La position de P/1 est variable au sein des Gelocinés : réduite et séparée de P/2 chez l'espèce précédente (comme *Cryptomeryx*) elle est accolée à P/2 chez *Gelocus* et *Prodremotherium*. Les prémolaires de ces gelocinés diffèrent de celles de *Cryptomeryx*, les différences les plus nettes pouvant être observées au niveau de P/4.

Les similitudes entre les molaires inférieures de *Cryptomeryx* et de *Lophiomeryx* ont souvent servi d'argument pour considérer que ces deux genres appartenaient à la même famille; les molaires de *L. chalaniati* ne possèdent pas de Pli *Dorcatherium*, ni d'ectostylide. Sur la M/3, l'hypoconulide, très pincé, supporte une forte crête élevée, accompagnée d'une crête interne peu exprimée et beaucoup plus basse que celle de la M/3 de *Cryptomeryx*.

Il faut évoquer ici le cas du genre *Rutitherium* créé par Filhol en 1876 à partir de l'espèce *R. nouleti* (Filhol, 1876, p. 289). Ayant cru reconnaître en cette espèce un Tragulidé, Filhol décida l'année suivante de la nommer *Dorcatherium nouleti* (Filhol 1877, p. 245, fig. 281, 282). L'espèce est mentionnée ensuite par Schlosser (1886) puis dans le traité de Zittel (1894, p. 396) sous son nom initial de *R. nouleti*, ces auteurs considérant qu'elle est plutôt apparentée au groupe des *Gelocus* et *Prodremotherium*. Depuis lors aucune systématique ne fait état de *Rutitherium*. Au cours des quinze dernières années l'espèce *R. nouleti* a été retrouvée dans quelques gisements de l'Oligocène assez élevé (voisins du niveau repère de Boningen); elle fut en particulier signalée à Pech du Fraysse tout d'abord sous le nom d'*Amphitragulus ? nouleti* (Crochet, 1972; de Bonis *et al.*, 1973) puis sous le nom de « Dremotheriidé » sp. de taille moyenne (Brunet *et al.*, 1981, p. 355).

Si, chez *R. nouleti* (fig. 14), la position de P/1 (séparée de P/2 par un court diastème) où la morphologie des prémolaires évoquent d'assez loin certains *Dorcatherium* (*D. nauii* notamment; Mottl, 1961, pl. 7, fig. 10), on constate que ces prémolaires sont très différentes de celles de *C. gaudryi* ou du *Dorcatherium crassum* de Sansan (cf. Sa 1013, Mus. Nat. Hist. nat. Paris), leurs caractères rappelant plutôt les gélocidés. Les molaires de *R. nouleti* montrent des tubercules peu sélénodontes, un ectostylide, un Pli *Palaeomeryx* et un pli en arrière du métaconide; situé à la base du métaconide au niveau de la confluence du protolophide et de l'arête supportée par le flanc postérieur du métaconide, ce pli n'est pas homologue du Pli *Dorcatherium* des Tragulidés; il est présent chez le Cervidé miocène *Lagomeryx*. Il est donc clair que *R. nouleti* n'est pas un Tragulidé.

TRAGULIDÉS

Cryptomeryx n'est pas le seul genre de Tragulidé connu dans l'Oligocène d'Europe; d'après nos comparaisons il faut inclure dans la même famille le genre *Iberomeryx* GABOUNIA de la faune de Benara (Oligocène supérieur).

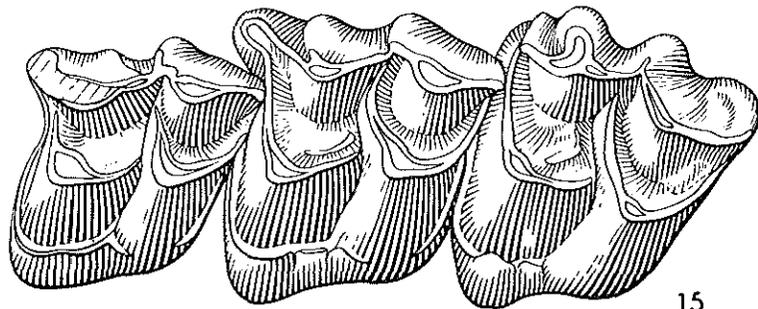
Le genre *Gobiomeryx* TROFIMOV d'Erguil Obo (Oligocène inférieur) parfois attribué aux Tragulidés, est plus probablement un Leptomerycidé (v. ci-après).

Les caractères partagés entre *Cryptomeryx* et *Dorcatherium* intéressent plus spécialement les molaires inférieures. Ces dents sur lesquelles les tubercules arrondis ne sont pas encore franchement sélénodontes possèdent un paralophide dirigé vers l'avant un épais bourrelet tuberculé labial (ectostylide) situé entre le protoconide et l'hypoconide et un repli sur le flanc postérieur du métaconide. Ce Pli *Dorcatherium*, faible il est vrai chez *Cryptomeryx*, est très prononcé sur les molaires du genre miocène. Absent chez les autres genres de Ruminants oligocènes, il constitue à nos yeux un caractère déterminant pour considérer que *Cryptomeryx* est bien un Tragulidé.

Comme chez *Cryptomeryx*, la P/1 est présente chez certains *Dorcatherium* mais elle peut être accolée ou séparée de P/2 (Mottl, 1961); cette P/1 est sans doute absente sur un spécimen de *D. crassum* de Sansan (Sa 1013, coll. Mus. Nat. Hist. nat. Paris). Les prémolaires inférieures de *Dorcatherium*, malgré une assez grande variabilité, sont dans l'ensemble plus primitives que celles de *Cryptomeryx*; cela est particulièrement net pour la P/4; si la P/4 du *D. crassum* de Sansan présente à l'arrière — comme celle de *C. gaudryi* — deux murailles latérales à peu près planes, sa muraille linguale n'atteint pas

l'angle postéro-interne de la dent; de même sur P/3, le denticule postérieur ne porte pas de carène distale comme c'est le cas chez *C. gaudryi*; de la même façon les tubercules des molaires de *D. crassum* ont un aspect plus bunodonte que ceux des molaires de *Cryptomeryx*. Il semble donc que *Cryptomeryx* ne puisse, en raison surtout des caractères précocement dérivés de ses prémolaires, constituer l'ancêtre autochtone de *Dorcaetherium*. Ainsi l'apparition de ce genre dans les gisements du Miocène inférieur d'Europe occidentale correspond-elle à une nouvelle vague d'immigration de ces Tragulidés (la deuxième?) sur ce territoire.

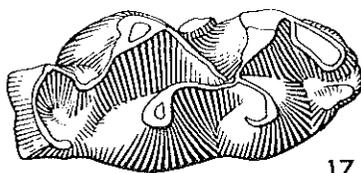
Le cas du genre *Iberomeryx* GABOUNIA, 1964 (fig. 15, 16, 17)



15



16



17

Iberomeryx parvus GABOUNIA, 1964

Fig. 15. — maxillaire gauche avec M1/-M3/.

Fig. 16. — fragment de mandibule droite avec P/4-M/2.

Fig. 17. — M/3 droite.

Ces figures ont été réalisées d'après moulages. Les pièces originales ont été figurées par L.K. Gabounia (Gabounia, 1964, p. 182, fig. 82, 83); coll. Université de Tbilissi; Benara (Géorgie, U.R.S.S.), $\times 6$.

Ce genre monospécifique est fondé sur l'espèce *I. parvus* de la faune de Benara (Georgie méridionale, Union Soviétique) datée de l'Oligocène supérieur. Cet animal de petite taille (Gabounia, 1964, p. 182, fig. 82, 83), considéré comme tout à fait isolé au point de vue systématique, fut interprété comme l'un des représentants les plus archai-

ques des Cervidés pouvant éventuellement être rapproché des Palaeomerycinés (Palaeomerycinae? in Gabounia *o.c.*). Des ressemblances ont aussi été évoquées entre *Iberomeryx* et le genre *Eumeryx* (sp. *E. culminis*) de Hsanda Gol (Gabounia 1966, p. 868) susceptible de s'inscrire d'après Matthew et Granger dans l'ascendance des Cervidés (Matthew et Granger, 1924, p. 4, fig. 3), et que l'on attribue aux Gélocidés.

Iberomeryx est très individualisé par rapport aux autres genres oligocènes de Ruminants; il partage avec *Cryptomeryx* de si nombreux caractères : petite taille, morphologie des prémolaires (P/4) et des molaires, qu'il n'est pas douteux qu'il faille les considérer comme des genres directement apparentés. *I. parvus* est connu d'après des fragments de denture supérieure (avec P4/-M3/) et inférieure (avec P/4-M/3). La P/4 formée dans sa partie distale de murailles latérales planes délimitant une dépression triangulaire profonde est comparable à celle de *C. gaudryi*; elle se singularise par sa faible largeur et un paraconide relativement plus développé que chez l'espèce du Quercy.

Les molaires montrent des tubercules inclinés vers l'avant, un paralophide orienté mésio-distalement, un bourrelet interlobaire externe (ectostylide) très puissant et un Pli *Dorcatherium* très pincé. L'espèce de Benara se différencie de *G. gaudryi* par : 1/ un trigonide relativement plus étroit; 2/ un pincement plus fort des angles formés par les crêtes issues du protoconide et de l'hypoconide; 3/ un entoconide redressé et comprimé vestibulo-lingualement; 4/ un pincement plus fort du Pli *Dorcatherium*, son aile linguale étant très saillante; 5/ l'existence sur le bourrelet labial d'un véritable tubercule pointu émettant vers l'arrière un diverticule en forme de lame.

Les molaires supérieures d'*I. parvus* (fig. 15), de forme quadrangulaire, présentent comme celles de *Cryptomeryx* un bord lingual très fuyant vers l'arrière; chez l'espèce de Benara les tubercules sont plus élevés, le paracone montre une costulation étroite sur toute sa hauteur, les styles (parastyle et mésostyle) sont pincés en colonnettes, et le cingulum lingual est plus puissant. Les deux genres précédents étant les seuls qui, parmi les sélénodontes oligocènes, partagent un tel ensemble de caractères sont à notre avis directement apparentés. La morphologie de *Iberomeryx* traduit un état dérivé et indique une voie de spécialisation différente de celle du *Dorcatherium*. *Iberomeryx* est en effet beaucoup plus éloigné morphologiquement de ce genre miocène que ne l'est le genre *Cryptomeryx* plus ancien.

Le cas de *Gobiomeryx* TROFIMOV, 1957 (fig. 18)

Le genre monospécifique *Gobiomeryx* qui repose sur l'espèce *G. dubius* d'Erguil Obo (Oligocène inférieur) fut attribué par Trofimov aux Tragulidés (Trofimov, 1957, fig. 6, 7). L'espèce *G. dubius* est également connue dans l'Oligocène du Kazakhstan (Musakulova, 1963, 1971). Ses molaires, qui se caractérisent par leur faible développement transverse et des tubercules fortement inclinés vers l'avant, possèdent un tubercule accessoire sur le flanc postérieur du métaconide; ce tubercule est très puissant sur la M/3 (Musakulova, 1963, p. 23, fig. 2). *Gobiomeryx* diffère de *Cryptomeryx* par ses molaires inférieures qui montrent un métaconide et un entoconide très comprimés transversalement et bien carénés (surtout à l'avant) (fig. 18); les bras issus du protoconide enserrant totalement le métaconide; sur le talonide, il n'y a pas d'ouverture entre la postcristide et l'entoconide; en outre il n'existe pas de cingulum ou de tubercule inter-lobaire du côté labial, ni aucune trace du Pli *Palaeomeryx* sur le flanc du protoconide. Il y a lieu de souligner ici que le denticule accessoire situé en arrière du métaconide n'est pas l'homologue du Pli *Dorcatherium* des molaires de *Cryptomeryx* ou *Iberomeryx*; par sa position très basse et son importance, ce denticule rappelle plutôt le

métastylide observé chez certains Leptomerycidés (*Pseudoparablastomeryx* particulièrement; voir *P. francescita*, in Taylor et al., 1976, p. 18, fig. 7). Ainsi pensons-nous que c'est plutôt auprès de cette famille qu'il faut rechercher les affinités de *Gobiomeryx*.

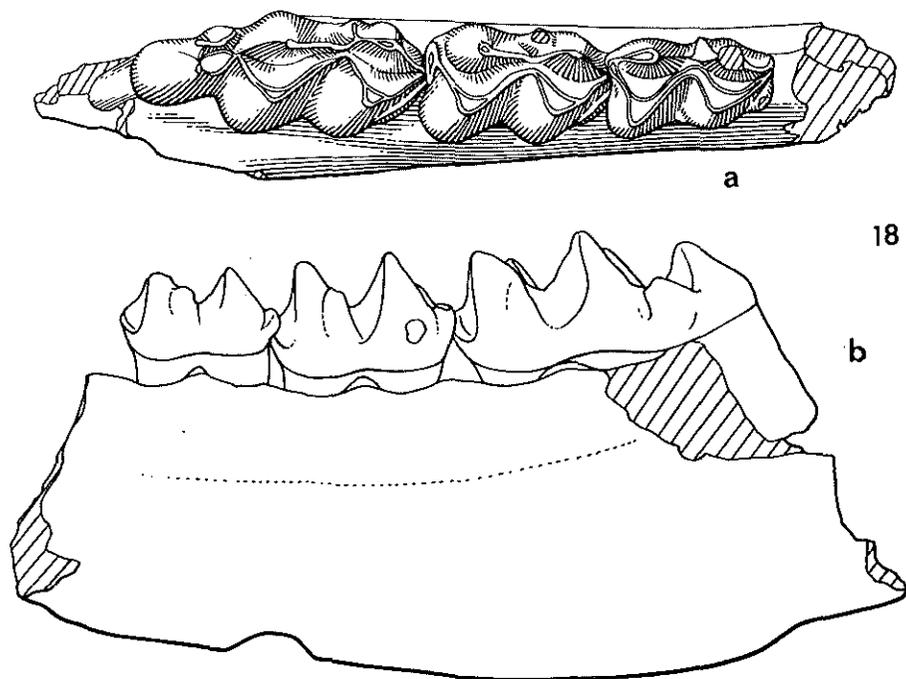


Fig. 18. — *Gobiomeryx dubius* TROFIMOV, 1957; mandibule droite avec M/1-M/3; type de l'espèce; a : vue occlusale; b : vue linguale; figures réalisées d'après moulage; original figuré par Trofimov (Trofimov 1957, fig. 6, 7); coll. Université de Moscou; Erguil Obo (Mongolie); $\times 3$.

ORIGINE DE CRYPTOMERYX

D'après la morphologie de ses molaires supérieures et inférieures *Cryptomeryx* peut être considéré comme extrêmement proche de l'archétype du plus primitif des Ruminants. Sur la molaire supérieure, le lobe postérieur est peu développé en raison de la position en retrait du métaconule. Sur le maxillaire ITD 907, la M1/ triangulaire qui présente un métaconule peu développé est, à ce propos, particulièrement intéressante à analyser, et mérite d'être comparée à celle de *Simimeryx*, genre souvent considéré comme le plus ancien des Hypertragulidés connus. Emry (1978) hésite à l'inclure dans cette famille.

Les auteurs ont envisagé que ce genre *Simimeryx* connu du Duchesnean de Californie et de l'Utah, pouvait dériver d'un dichobunide homacodonte voisin de *Mésomeryx* du Uinta B (Stock, 1934, p. 628; Gazin 1955, p. 45; Golz, 1976, p. 27). Si l'on s'accorde à considérer les Homacodontes comme des dichobunidés ayant déjà acquis des molaires quadrangulaires sur lesquelles le métaconule est détaché dans l'angle postéro-interne,

on peut difficilement concevoir une souche analogue pour *Cryptomeryx* au vu de la M1/ du maxillaire ITD 907 (fig. 1). D'après cette dent on peut envisager que la sélénodontie a pu être acquise à partir d'une molaire sur laquelle le métaconule n'aurait pas encore migré dans la partie postéro-interne de la dent. Suivant cette hypothèse, la forme ancestrale serait, non pas un dichobunide homacodonte, mais un dichobunide plus primitif, c'est-à-dire à molaire triangulaire et sur laquelle aurait été précocement réalisée une fusion pratiquement complète du paraconule sur la préprotocrête.

Il est intéressant de rappeler à ce propos le parallèle établi par Rose à propos du degré de spécialisation anatomique de certain *Diacodexis* de l'Eocène inférieur et des Tragulidés actuels (Rose 1982).

Le fait que la molaire inférieure de *Cryptomeryx* ait conservé un cachet primitif avec un paralophide orienté vers l'avant et totalement détaché de la base du métaconide s'accorde avec cette interprétation. On remarque en effet qu'à l'exception de *Lophiomeryx*, tous les Ruminants (ainsi que les sélénodontes de l'Eocène supérieur) ont des molaires sur lesquelles paralophide et protolophide forment un angle assez peu ouvert et viennent enserrer le métaconide.

Cette hypothèse qui demanderait à être confirmée par la découverte d'autres sélénodontes de ce type renouvelle quelque peu nos conceptions sur l'origine des Ruminants, ceux-ci ne dérivant pas nécessairement de groupes sélénodontes connus.

BIOTOPE DES TRAGULIDÉS OLIGOCÈNES

Récemment a été évoqué l'environnement de la faune d'Itardies, qui comprend, outre *C. gaudryi*, l'anoplotheriinae *Diplobune minor* (Sudre, sous presse); cet environnement était probablement constitué par la juxtaposition de paysages ouverts et de plages forestières en bordure de rivières ou de points d'eau; c'est ce milieu que devait occuper *Cryptomeryx gaudryi*, et l'on peut supposer que cet animal de petite taille avait une nourriture composée de feuilles tendres d'arbrisseaux ou de fruits.

Cette hypothèse s'accorde d'assez près avec celle formulée par Heissig, qui suppose que *Cryptomeryx* vivait dans un milieu humide au voisinage de la forêt (Heissig, 1978).

Un milieu franchement forestier est évoqué pour l'*Iberomeryx* de Benara; dans une remarquable approche paléoécologique de cette faune, Gabounia envisage en effet qu'*I. parvus* vivait dans un milieu de bois et de forêts humides.

Ces différentes hypothèses s'accordent donc pour considérer que les niches écologiques de *Cryptomeryx* et *Iberomeryx*, constituées de milieux touffus au voisinage de points d'eau, ressemblent sans doute d'assez près à celles des Tragulidés actuels. *Hyaemoschus aquaticus* d'Afrique, par exemple, vit le long des rivières et des fleuves dans la forêt dense ombrophile; nocturne, il mène une vie semi-aquatique en prenant refuge dans l'eau lorsqu'il y a danger, et se nourrit aussi bien de fruits, de feuilles, de graines que de matière animale.

LES TRAGULIDÉS OLIGOCÈNES ET LA PALÉOGÉOGRAPHIE

Cryptomeryx et *Iberomeryx* sont à ce jour les seuls genres de Ruminants oligocènes pouvant être attribués avec certitude aux Tragulidés. Nous contestons (cf. ante) l'appartenance de *Gbiomeryx* à cette famille.

Cryptomeryx, qui est connu dans l'Oligocène inférieur et à la base de l'Oligocène

moyen en Europe occidentale (sud de la France, Suisse, sud Allemagne), est le plus archaïque de ces Tragulidés. Pour nombre de ses caractères (petite taille, diastèmes courts entre C et P/1 et entre P/1 et P/2, morphologie des molaires) ce genre pourrait répondre au schéma ancestral théorique des autres Tragulidés miocènes de type *Dorcatherium*. Il semble toutefois que les caractères dérivés de sa P/4 et des tubercules de ses molaires interdisent de le placer dans l'ascendance directe de ces derniers. Ainsi peut-on supposer que l'apparition de ces *Cryptomeryx* à l'Oligocène inférieur, correspond à une première vague d'immigration du groupe, l'arrivée de *Dorcatherium* à la base du Miocène correspondant à une deuxième vague d'immigration.

Iberomeryx est connu dans l'Oligocène supérieur de Géorgie méridionale, zone paléogéographiquement rattachée au domaine balkano-caucasien; Gabounia (1966) a montré que l'individualité des faunes de cette province plus ou moins isolée se traduisait à l'Oligocène supérieur par la persistance de formes européennes disparues d'Europe occidentale vers la fin de l'Oligocène moyen (comme *Entelodon*, *Anthracotherium*, *Lophiomeryx* pour les artiodactyles) et la présence d'éléments strictement asiatiques; cette province constitue en effet l'avancée la plus occidentale des Rhinocéros géants (par exemple *Benaratherium*).

Iberomeryx est beaucoup plus éloigné des Tragulidés miocènes que ne l'est *Cryptomeryx*; ses nombreux caractères dérivés indiquent bien que le genre se trouve sur une voie de spécialisation particulière.

La distribution géographique et chronologique des Tragulidés *Cryptomeryx* et *Iberomeryx*, ainsi que leurs relations évidentes de parenté (de type ancêtre descendant dans la plus simple hypothèse) pourraient éventuellement argumenter l'existence d'une communication par le sud entre l'Europe et le domaine balkano-caucasien au cours de l'Oligocène. Il est possible en effet qu'une telle communication évoquée par Heissig (1979) pour expliquer le peuplement d'Europe occidentale à la base de l'Oligocène ait fonctionné (peut-être épisodiquement ou à la façon d'un pont filtrant) au cours de l'Oligocène. L'identité des Entelodontidés (au niveau spécifique) entre l'Europe occidentale et la Roumanie (domaine balkanique) ont permis à Brunet d'établir que ces communications avaient existé entre ces deux régions à l'Oligocène inférieur (Brunet, 1979).

Il est possible aussi qu'*Iberomeryx* soit le témoin d'un groupe de Tragulidés originaire d'Asie ou d'un autre centre de dispersion (Heissig, 1979) ayant peuplé le domaine balkano-caucasien antérieurement à l'Oligocène supérieur. Alors que ces Tragulidés auraient pu disparaître d'Europe occidentale à la suite d'une détérioration climatique (V. Krutsch 1967), ils auraient persisté en Géorgie méridionale à la faveur d'un climat et d'une végétation plus propices; les conditions sédimentaires de la série d'Akhalzikhé affleurant dans la région de Benara suggèrent selon Gabounia des dépôts lagunaires formés dans des conditions de climat subtropical humide, conditions probablement différentes de celles qui régnaient en Europe à la même époque.

CONSIDÉRATIONS SUR L'ORIGINE DES RUMINANTS

L'origine des Ruminants est l'objet de nombreuses spéculations : et si l'on envisage habituellement que les Tragulina dérivent d'autres artiodactyles sélénodontes à l'Eocène supérieur, leur centre de radiation initial reste incertain et discuté. Tous les auteurs admettent par contre que les Pecora sont originaires d'Asie. Après avoir brièvement rappelé les hypothèses concernant l'origine des Tragulina, quelques observations

seront formulées au sujet des sélénodontes de l'Eocène supérieur d'Europe, certains d'entre eux (les Amphimerycidés) ayant été rattachés à cet infra-ordre.

— La découverte d'*Archaeomeryx optatus* dans l'Eocène supérieur de Mongolie (Matthew et Granger, 1925) situait pour de nombreux auteurs le centre originel des premiers Ruminants (Centre Asie ? in Colbert, 1941). Issus de cette souche asiatique, les Hypertragulidés auraient peuplé l'Amérique du Nord et s'y seraient diversifiés, alors que les Tragulidés (incluant alors les Gelocinés de l'Oligocène européen) auraient occupé l'Eurasie. Les Gelocinés sont maintenant exclus des Tragulidés (cf. ante).

— A la suite de l'étude des nombreux fossiles récoltés dans l'Eocène supérieur nord-américain, plusieurs auteurs ont envisagé que le plus ancien des Hypertragulidés, *Simimeryx* Stock du Duchesnéan de Californie et de l'Utah, a pu avoir pour ancêtre une forme proche du dichobunide Homacodonte *Mesomeryx* du Uinta B (Stock 1934, p. 628 : Gazin 1955, p. 45 ; Golz 1976, p. 27). Adoptant ce point de vue, Webb *et al.* (o.c.) spéculent que les Tragulidés sont également de souche nord-américaine ; inconnus sur ce territoire, ils auraient gagné l'Eurasie et s'y seraient diversifiés. Ces premiers Ruminants ayant pu constituer dans ce cas, le groupe frère des Tylopodes, le nouveau terme de Neoselenodontia était introduit pour regrouper ces deux ensembles systématiques (Webb et Taylor, 1980, p. 148).

— Le cas des sélénodontes de l'Eocène supérieur d'Europe.

L'éventualité d'une origine des Ruminants dans le Vieux Monde a aussi été évoquée mais cette question est directement liée au statut et aux relations des deux familles de sélénodontes de l'Eocène supérieur d'Europe, les Amphimerycidés et les Xiphodontidés (Webb *et al.*, o.c., p. 153).

Si les premiers ont été parfois considérés comme des Ruminants primitifs, et les seconds comme des Tylopodes (Simpson 1945 ; Dechaseaux 1963, 1967 ; Sudre 1978), les relations de ces familles avec les autres groupes de sélénodontes restent problématiques voire même pour certains totalement exclues. Ainsi Gazin, par exemple, qui n'avait trouvé aucun argument permettant de rapprocher ces formes européennes des sélénodontes nord-américains, envisageait que la sélénodontie avait progressé indépendamment dans plusieurs rameaux d'artiodactyles (Gazin, 1955, p. 15). Cette opinion est implicitement reconnue par Viret (1961), cet auteur associant les Amphimerycidés et les Xiphodontidés dans une superfamille des Xiphodontoidea au sein des Bunosenodontia. Golz (1976) puis Black (1978) ont bien proposé des cladogrammes concernant les radiations des grands groupes de sélénodontes mais seuls étaient concernés les sélénodontes nord-américains. Récemment Amphimerycidés et Xiphodontidés, considérés comme des unités systématiques proches, ont été rattachés avec de sérieuses réserves aux Tylopodes (Webb *et al.* 1980, p. 150).

Nous doutons en fait que ces deux familles, qui partagent de nombreux caractères primitifs et dérivés, puissent être associées à l'histoire des Ruminants et des Tylopodes. Si leur attribution à l'un ou l'autre de ces infra-ordres fut établie principalement à partir de considérations anatomiques, l'accent a été rarement mis sur la spécificité de leurs dentures respectives.

Voyons plus spécialement le cas des Amphimerycidés que l'on a parfois attribués aux Ruminants Tragulina en raison des caractères de la patte postérieure d'*Amphimeryx murinus* Cuvier. Webb *et al.* (o.c., p. 124) reconnaissent que ce seul caractère ne peut constituer une base suffisante pour une telle appréciation. Cette espèce communément représentée dans les gisements de l'Eocène terminal possède un cuboïde soudé au naviculaire, des métapodes médians allongés mais non soudés dans leur partie distale et

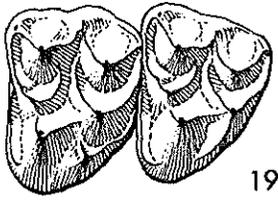
des métapodes latéraux réduits (Sudre, 1978, p. 158, pl. 21, fig. 1-6). Ses molaires supérieures à cinq tubercules sélénodontes indiquent une condition primitive mais ses prémolaires allongées et l'existence d'un diastème entre P/2 et P/3 attestent un état dérivé. Ces conditions de la denture s'appliquent (à l'exclusion du diastème) au genre plus ancien *Pseudamphimeryx*, assez peu différent du précédent et dont l'évolution peut être analysée durant l'Eocène supérieur entre le niveau repère d'Egerkingen (*P. schlosseri*) et celui de Perrière (*P. pavloviae*); chez l'espèce ancienne le caractère sélénodonte des tubercules est toutefois moins franchement exprimé (fig. 19, 20). Cette évolution permet de constater qu'il y a sur les molaires supérieures de ces animaux, non pas tendance à la réduction du paraconule (processus intervenant nécessairement dans la réalisation de la molaire tétrasélénodonte de type Ruminant), mais au contraire indépendance et importance accrue de la structure sélénodonte rattachée à ce tubercule relativement au croissant supporté par le protocône.

Certaines ressemblances ont été évoquées entre les molaires des Amphimerycides et celles de Protocératidés (Webb *et al.* 1980, p. 124), groupe nord-américain de Tylopodes (Patton *et al.*, 1973) apparu dans le Chadronien inférieur mais dont l'origine n'est pas résolue (Golz, 1976, p. 25). A notre avis, ces ressemblances reflètent un phénomène de convergence car il ne saurait y avoir une quelconque analogie entre l'épais cingulum lingual des molaires supérieures de Protocératidés (voir en particulier *Poebromylus golzi* in Black, 1978, p. 253, fig. 27) et le croissant interne des molaires de *Pseudamphimeryx* ou *Amphimeryx*, croissant supporté comme nous l'avons vu par le protocône. Est exclue en effet l'éventualité que les molaires de ces deux genres, qui sont morphologiquement très proches, soient construites suivant des plans totalement différents. En effet, si le puissant cingulum lingual des molaires de Protocératidés était analogue au croissant antéro-interne des molaires d'*Amphimeryx*, il faudrait supposer que celui-ci ait pu se réduire pour donner un cingulum, voire même disparaître, et conduirait à interpréter le tubercule antéro-interne des molaires de Protocératidés (et des Ruminants) comme un paraconule.

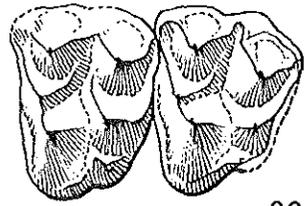
La réduction du protocône n'ayant jamais été observée le puissant cingulum lingual observé sur les molaires de nombreux néosélénodontes (Protocératidés; Tragulidés, *Cryptomeryx*; Leptomerycisé *Archaeomeryx*; Gelociné *Lophiomeryx*) doit probablement être interprété comme une acquisition secondaire; cette structure adaptative reproduirait par convergence hétérochrone le croissant du protocône des molaires de certains sélénodontes archaïques comme *Amphimeryx* ou *Pseudamphimeryx*. On constate d'ailleurs que ce cingulum se renforce sur les molaires supérieures de *Cryptomeryx*, entre les stades *C. matsoui* et *C. gaudryi*.

Pour ces raisons, nous pensons que les Amphimerycides ne partagent pas de proche parenté avec les sélénodontes d'Amérique du Nord; ils n'en partagent pas non plus avec les sélénodontes de l'Eocène supérieur d'Asie, toutes les formes connues étant plus avancées morphologiquement puisque leurs molaires tétrasélénodontes sont de type Ruminant.

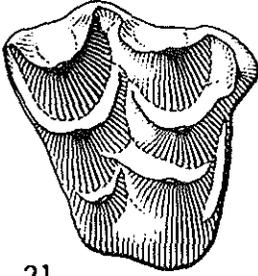
La forme triangulaire des molaires supérieures de *Pseudamphimeryx* (et à un degré moindre chez *Amphimeryx*; fig. 24, 25) est en relation avec la distance séparant le protocône du paraconule; il s'agit là d'une configuration bien différente de celle observée chez les Dacrytheriidés, groupe européen également, comprenant des formes à molaires quadrangulaires sur lesquelles le paraconule est rapproché du protocône; il est à peu près clairement établi maintenant que les Dacrytheriidés sont issus de Dichobunidés dès l'Eocène inférieur (Sudre *et al.*, 1983). Si l'on n'a pu encore préciser quelle est l'origine des Amphimerycides, un point important nous paraît devoir être signalé au



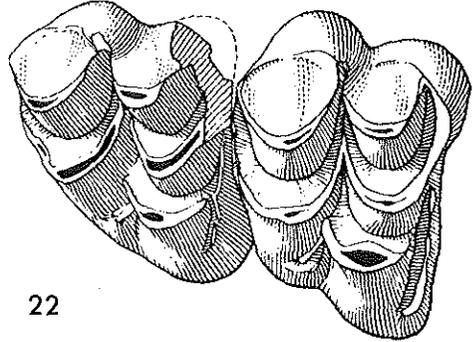
19



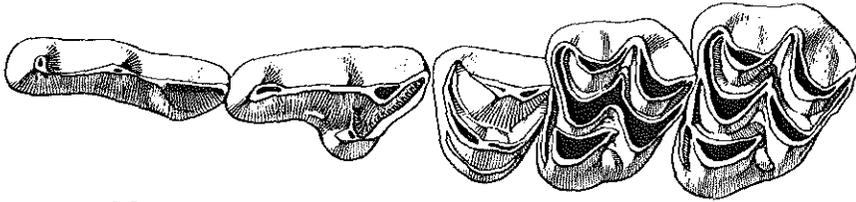
20



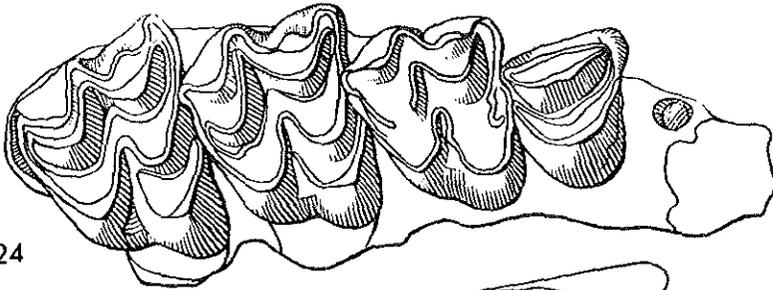
21



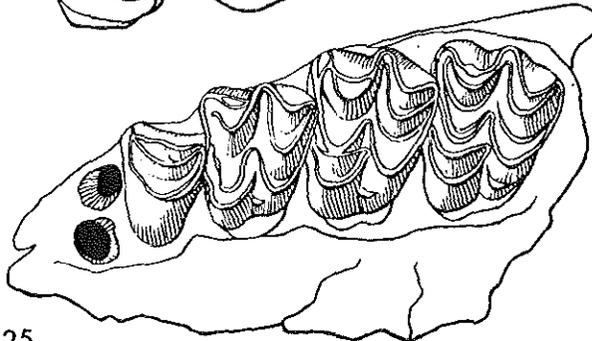
22



23



24



25

sujet des DP4/ de ces animaux; ces dents connues en grand nombre pour l'espèce *P. renevieri* porte régulièrement un hypocône plus ou moins développé montrant même souvent un début de sélénodontie (fig. 21). La présence d'une telle structure, ainsi que la disposition des tubercules, qui évoque quelque peu une molaire de type *Hyperdichobune* devenue sélénodonte, pourrait, semble-t-il, suggérer pour *Pseudamphimeryx*, la proximité d'une souche dichobunide primitive; ceci est suggéré par la forme des molaires des premiers *Pseudamphimeryx* (*P. schlosseri*; Sudre, 1972, p. 151, fig. 17); la morphologie des prémolaires qui sont simples ne s'oppose pas à une telle interprétation, leur allongement ayant été réalisé secondairement.

Remarques : les mêmes problèmes s'appliquent aux Xiphodontidés et plus précisément au genre *Xiphodon* dont on a maintes fois souligné les ressemblances avec le Tylopoïde nord-américain *Prebrotherium* : ressemblances dans la forme du crâne (Matthew 1929) dans la figuration du néopallium (Dechaseaux 1963) et présence chez les deux genres de structures endocrâniennes de type Tylopoïde (Dechaseaux 1967). *Xiphodon* est pourtant différent de *Prebrotherium* par sa denture ou la morphologie de ses extrémités appendiculaires. Chez le genre européen les molaires sont archaïques à cinq tubercules sélénodontes, mais l'allongement des prémolaires (observé dès l'apparition du genre) traduit un état dérivé. Ces molaires de *Xiphodon* sont très proches de celles du Dacrytheriidé *Leptotheridium*, à tel point d'ailleurs qu'une distinction entre les deux genres est malaisée (Hartenberger *et al.*, 1974, p. 182). Stehlin (1910, p. 1980) n'avait-il pas envisagé que *Xiphodon* pourrait être issu d'un stade ancestral théorique « *Proxiphodon* » probablement très proche de *Leptotheridium*.

Les deux autres genres attribués aux Xiphodontidés ont la particularité d'avoir des molaires supérieures tétrasélénodontes; chez *Haplomeryx*, certaines molaires possèdent encore un paraconule résiduel; cela a pu être observé chez *H. aff. picteti* du Breton (Hartenberger *et al.*, *o.c.*, p. 187). Si les molaires de ces animaux rappellent, par leur schéma général le type Ruminant, on remarquera qu'elles possèdent toujours un mésostyle profondément excavé et très large. Ce caractère évoque davantage les molaires de Dacrytheriidés que celles des Ruminants.

Même si nous ne sommes pas en mesure d'établir quelle était l'origine des Amphimerycidés et des Xiphodontidés, on constate que les observations concernant la denture argumenteraient plutôt l'hypothèse d'une origine autochtone de ces groupes. On peut rappeler à ce propos que les communications entre l'Europe et l'Asie — domaine

Fig. 19, 20. — *Pseudamphimeryx schlosseri* (RÜTIMEYER, 1891);

19 : composite avec M2/M3/ droites; Li 1012;

20 : composite avec M2/M3/ gauches; Li 1013; coll. Fac Sc. Lyon; Lissieu × 6.

Fig. 21. — *Pseudamphimeryx renevieri* (PICTET et HUMBERT, 1869); DP4/ droite, F4 282; coll. USTL, Montpellier; Fons 4; × 6.

Fig. 22. — *Pseudamphimeryx renevieri* (PICTET et HUMBERT, 1869); maxillaire droit avec M2/-M3/, Euz. 138; coll. USTL, Montpellier; Euzet; × 9.

Fig. 23. — *Pseudamphimeryx pavloviae* STEHLIN, 1910; maxillaire gauche avec la série P2/-M3/, PRR 1052; coll. USTL, Montpellier; Perrière; × 5.

Fig. 24. — *Amphimeryx murinus* (CUVIER, 1822); maxillaire droit avec la série P4/-M3/, SNB 658; coll. USTL, Montpellier; Ste-Néboûle; × 5.

Fig. 25. — *Amphimeryx* ? sp.; maxillaire gauche avec la série P4/-P3/, SNB 659; coll. USTL, Montpellier; Ste-Néboûle; × 5.

intervenant nécessairement dans l'origine ou la radiation initiale des Ruminants — à la base de l'Eocène supérieur (époque d'apparition des Amphimerycidés et des Xiphodontidés) ne sont pas établies. L'endémisme des faunes européennes s'est accentué à cette période (Hartenberger 1973), et même si l'apparition de quelques rares taxons a conduit récemment Sigé et Legendre (à paraître) à suggérer des échanges restreints et sporadiques entre l'Europe et « quelque territoire adjacent » nous n'avons à ce jour aucune confirmation de ces échanges. Par contre des échanges se sont certainement produits à la même époque entre l'Asie et l'Amérique du Nord (apparition des Leporidés et des Rhinocerotidés dans le Uinta C; Golz, 1976, p. 25).

Ainsi, comme le suggérait Gazin (*o.c.*) serions-nous plutôt enclins à considérer la sélénodontie comme un grade structural acquis indépendamment et de façon à peu près synchronique (à l'Eocène supérieur) par plusieurs rameaux d'artiodactyles. Dans ce cas la présence d'un tarse de type Ruminant chez les Amphimérycidés conforterait l'idée spéculée par Webb *et al.* (*o.c.*, p. 124) selon laquelle la fusion du cuboïde et du scaphoïde a pu être réalisée dans des groupes phylogénétiquement distincts. Bien entendu, l'acquisition de la sélénodontie doit, selon cette hypothèse, être étendue aux Artiodactyles qui occupaient l'Asie à l'Eocène supérieur.

Les Ruminants proprement dits pénètrent en Europe occidentale au voisinage de la Grande Coupure, terme créé par Stehlin (1909) désignant le renouvellement faunique survenu en Europe approximativement à la transition Eo-Oligocène; le caractère brutal assigné anciennement à ce phénomène doit être tempéré maintenant après les nombreuses études détaillées consacrées aux faunes de cette période (Sigé et Vianey-Liaud 1979; Hartenberger 1983).

Nous avons de bonnes raisons de penser que les premiers Ruminants gélocinés sont apparus un peu avant la Grande Coupure; les autres groupes de Ruminants doivent, si l'on se base sur leur première occurrence dans les gisements, arriver un peu plus tardivement que la Grande Coupure proprement dite; c'est le cas pour le Gélocidé *Lophiomeryx*, pour les Leptomerycidés (*Bachitherium*), et peut-être aussi pour le Tragulidé *Cryptomeryx*. L'origine asiatique de nombreux groupes apparus à la Grande Coupure (Suidés, Entelodontidés, Anthracotheridés, Rhinocerotidés par exemple, pour les grands mammifères) étant clairement établie, il est raisonnable de penser que ces Ruminants (dont *Cryptomeryx*) sont aussi originaires d'Asie.

Doit-on pour cela envisager, suivant le scénario proposé par Webb *et al.* (*o.c.*) que ces Tragulidés dérivent d'une souche nord-américaine, l'Asie ne constituant qu'une zone intermédiaire de passage entre l'Amérique du Nord et l'Europe, ou bien ces Tragulidés dérivent-ils d'un stock asiatique ayant réalisé la sélénodontie à l'Eocène supérieur? Bien que plus favorable à cette deuxième hypothèse, nous sommes conscients que l'état actuel des connaissances ne permet pas de répondre catégoriquement à l'une ou l'autre de ces questions.

CONCLUSION

La découverte de restes de *Cryptomeryx* SCHLOSSER dans plusieurs gisements européens a permis de préciser la définition de ce genre longtemps resté en désuétude et de montrer que celui-ci devait être attribué, conformément à l'opinion originelle de Schlosser, à la famille des Tragulidés.

C. matsoui n. sp. représente l'archétype des représentants de cette famille de Ruminants; encore partiellement connue, cette espèce définie à Mas de Got (niveau-repère de

Villebramar) est en effet la plus archaïque rapportée avec certitude au genre *Cryptomeryx*. Il est possible toutefois que l'espèce originellement décrite par Stehlin (1910) sous le nom de *Pseudamphimeryx decedens*, soit une forme plus ancienne du même genre. *C. gaudryi* (FILHOL) est au contraire bien documenté grâce au matériel recueilli dans les localités quercynaises d'Itardies, de La Plante 2, de Roqueprune 2, localités correspondant au niveau-repère de Montalban; ce niveau-repère fixe généralement la partie basale de l'Oligocène moyen. *C. gaudryi* est connue aussi dans des gisements sensiblement contemporains : Soulce (Suisse) et d'Ehingen (Allemagne).

Postérieurement au niveau de Montalban, on ne connaît en Europe occidentale aucun autre Tragulidé avant le début du Miocène; nos recherches n'ont pas permis de confirmer l'existence du *Cryptomeryx major* défini par Schlosser d'après un spécimen unique et non daté du Quercy.

L'absence présumée de ces animaux durant la plus grande partie de l'Oligocène dans les gisements d'Europe occidentale pourrait, comme l'ont récemment suggéré Webb *et al.* (1980) être une conséquence des conditions climatiques qui régnaient alors sur cette partie de l'Europe, celles-ci n'étant pas nécessairement favorables au maintien de ces animaux inféodés plutôt aux latitudes sub-tropicales.

Cryptomeryx n'est pas le seul genre de Tragulidé connu dans l'Oligocène d'Europe. Il apparaît en effet que ce genre est directement apparenté à *Iberomeryx* (sp. *I. parvus*) de l'Oligocène supérieur de Bénara. Les spécialisations acquises par *Iberomeryx* indiquent que ces formes ne se situent pas dans l'ascendance directe des Tragulidés du Miocène inférieur. Leur présence dans l'Oligocène doit donc être interprétée comme une première vague d'immigration du groupe.

L'apparition de *Cryptomeryx* à l'Oligocène inférieur, simultanément avec le Leptomerycidé *Bachitherium*, ou le Gélociné *Lophiomeryx*, juste après l'arrivée en Europe occidentale d'un contingent important de mammifères originaires d'Asie, accrédite l'idée que ces Tragulidés sont aussi originaires d'Asie. Ils pourraient en effet être issus d'une souche ayant réalisé là-bas la condition sélénodonte de la denture au début ou au cours de l'Eocène supérieur.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier pour l'aide matérielle ou les informations fournies en cours d'étude, et pour les conseils et critiques exprimés lors de la rédaction de ce travail, M. le Professeur J. Hurzeler et le D^r B. Engesser (auteur de la fig. 11) du Musée de Bâle, le P^r L.K. Gabounia de l'Institut de Paléontologie de l'Académie des Sciences de Géologie à Tbilissi, MM. L. Ginsburg et D.E. Russell du Museum National d'Histoire naturelle de Paris, M. J. Gaudant de l'Université de Paris VII, Mme M. Vianey-Liaud et MM. J. Michaux, J.-L. Hartenberger et M. Godinot du Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier. L'illustration, réalisée par Mme A. Faure-Boyer, a bénéficié aussi de l'aide de M. J. Martin photographe.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du L.A. 327 «Institut des Sciences de l'Evolution».

BIBLIOGRAPHIE

- BLACK C.-C., 1978. — Paleontology and Geology of the Badwater Creek area, Central Wyoming. Part. 14; The artiodactyls. *Ann. Carn. Mus. Nat. Hist.*, 47 (10) : 223-259, 29 fig.
- BRUNET M., 1979. — Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Eocène-Oligocène en Europe. Editions de la fondation Singer-Polignac, Paris : 1-283, 19 fig., 28 pl.
- BRUNET M., HUGUENY M., JEHENNE Y., 1981. — Cournon les Soumérois : Un nouveau site à vertébrés d'Auvergne ; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. *Géobios*, 14 (3) : 323-359, 71 fig., 10 tabl.
- CARLSON A., 1926. — Über die tragulidae und ihre beziehungen zu den Ubrigen artiodactyla. *Acta Zoologica*, Bd VII : 69-100, 18 fig.
- COLBERT E.H., 1941. — The osteology and relationships of *Archaeomeryx*, an ancestral ruminant. *Am. Mus. Nov.*, n° 1135 : 1-24, fig. 1-6.
- CROCHET J.-Y., 1972. — Les Vertébrés de l'Oligocène supérieur de Pech du Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de St-Projet, Tarn-et-Garonne). *C.R. som. Soc. géol. France*, fasc. 9 : 316-317.
- DECHASEAUX C., 1963. — Une forme européenne du groupe des chameaux (Tyloposes) : le genre *Xiphodon*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 256 : 5607-5609, 1 fig.
- DECHASEAUX C., 1965. — Artiodactyles des phosphorites du Quercy. I. Etude sur le genre *Dichodon*. *Ann. Pal. Vertébrés*, Paris, 51 (2) : 189-208, 1 pl.
- DECHASEAUX C., 1967. — Artiodactyles des Phosphorites du Quercy; II. Etude sur le genre *Xiphodon*. *Ann. Pal. Vert.*, Paris, 53 (1) : 26-47, 11 fig.
- DECHASEAUX C., 1974. — Artiodactyles primitifs des phosphorites du Quercy. *Ann. Pal. Vertébrés*, Paris, 60 (1) : 59-100, 28 fig., 1 tabl.
- DUBOST G., 1965. — Quelques traits remarquables du comportement de *Hyaemoschus aquaticus*. *Biologia Gabonica*, 1 (3) : 282-287.
- DUBOST G., 1968. — Les niches écologiques des forêts tropicales sud-américaines et africaines sources de convergence remarquables entre rongeurs et artiodactyles. *La Terre et la Vie*; 1 : 3-28, 17 fig.
- DUWE A.E., 1969. — The relationships of the chevrotaïn *Tragulus javanicus*, to other artiodactyla based on skeletal muscle antigens. *Jour. Mamm.*, 50 (1) : 137-140.
- EMRY R.-M., 1978. — A new hypertragulid (Mammalia, Ruminantia) from the early chadronian of Wyoming and Texas. *Journal of Paleontology*, 52 (5) : 1004-1014, 2 fig.
- FILHOL H., 1876. — Mammifères fossiles nouveaux provenant des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 82 : 288-289.
- FILHOL H., 1877. — Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Ann. Sc. Geol.*, 8 : 1-340.
- FRIANT M., 1962. — De l'évolution des molaires chez les Ruminants (ongulés, artiodactyles sélénodontes) *Bull. Group. Int. Rech. Sc. Stomat.*, 5 : 108-118, 4 fig.
- FRIANT M., 1967. — La morphologie des molaires chez les Ruminants (ongulés, artiodactyles sélénodontes) d'Europe. Son évolution phylogénique. *Acta Zool.*, 48 : 87-101.
- FRICK Ch., 1937. — Horned Ruminants of North America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 69 : 1-669, 68 fig., 8 tabl.
- GABOUNIA L., 1964. — Benara fauna of oligocene vertebrates; Tbilissi. "Metsniereba" Press : 1-267, 94 fig., 12 pl., 23 tabl.
- GABOUNIA L., 1966. — Sur les mammifères oligocènes du Caucase. *Bull. Soc. Geol. France*, 7 (8) : 857-869, 11 fig.
- GAUDANT J., 1979. — Contribution à l'étude des Vertébrés oligocènes de Soule (canton du Jura). *Eclogae geol. Helv.*, 72 (3) : 871-895, 20 fig.
- GAZIN C.-L., 1955. — A review of the Upper Eocene artiodactyla of North America. *Smithson. Misc. Coll.*, 128 (8) : 1-96, 18 pl.
- GOLZ D.-J., 1976. — Eocene artiodactyla of southern California. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles, Sci. Bull.*, 26 : 1-85, 47 fig., 39 tabl.
- HARTENBERGER J.-L., 1973. — Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe. Leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 3^e sér., 132, Sc. Terre, 24, 49-70.
- HARTENBERGER J.-L., 1983. — La Grande Coupure. Pour la Science, 67 : 26-38, 10 fig.
- HEISSIG K., 1978. — Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. *Mitt. Bay. Staatssamm. Palaont. Hist. geol.*, 18 : 237-288, 7 fig.
- HEISSIG K., 1979. — Die Hypothetische rolle Südosteuropas bei den Säugetierwanderungen im Eozän und Oligozän. *Neues Jahrb. Geol. Palaont.*, Stuttgart, 2 : 83-96, 5 fig.
- KRUTZSCH W., 1967. — Der Florenwechsel im Alttertiär Mittel europas auf Grund von sporen-paläontologischen Untersuchungen. *Abh. Bentr. geol. Inst.*, 10 : 17-37.
- LAVOCAT R., 1946. — Observation sur le genre *Bachitherium* et sur l'extension géographique des Hypertragulidés. *C.R. Som. Soc. Geol. France* : 116-117, fig.
- MAYO N.A., 1983. — Neue Archaeomyiinae Lavocat 1952 (Rodentia, Mammalia) der Schweizer Molasse. Biostratigraphie und evolution. *Eclog. geol. Helv.*, 76 (3) : 827-910, 56 fig., 14 tabl.
- MUSAKULOVA L. T., 1963. — *Gobiomeryx* from the Paleogene of Kazakhstan. *Akad. Nauk. Kaz. SSR, Inst. Zool., Mater. Fauny i Flory*, IV : 201-203, 3 fig., 2 tabl. (Russian).
- MUSAKULOVA L. T., 1971. — Localities of fossils Tragulids in Kazakhstan. *Akad. Nauk. Kaz. SSR, Inst. Zool., Mater. Fauny i Flory*, V : 52-56, 1 fig. (Russian).

- MATTHEW W.D., 1934. — A phylogenetic chart of the artiodactyla. *Jour. Mammal.*, 15 : 207-209.
- MATTHEW W.D. and GRANGER W., 1924. — New insectivores and ruminants from the tertiary of Mongolia, with remarks on the correlation. *Am. Mus. Nov.*, 105 : 1-7, 3 fig.
- MOTTL M., 1961. — Neue Säugetierfunde aus dem Jungtertiär der Steiermark. Die Dorcatherien der Steiermark. *Mittel. des Mus. für Burgbau, Geol. and Techn. am Landesmuseum "Joanneum"*, Graz, 22 : 21-71, 8 pl., 6 tabl.
- PALMOSWSKI von J. et WACHENDORF H., 1966. — Eine unter oligozäne Wirbeltierfauna aus einer Spaltenfüllung in Herrlingen/Blau (Württ). *Mitt. Bay. Staatsamml. Paläont. hist. geol.*, 6 : 229-245, 2 fig., 1 pl.
- PATTON TH. and TAYLOR B.E., 1973. — The Protoceratinae (Mammalia, Tylopoda Protoceratidae) and the systematics of the Protoceratidae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 150 (4) : 347-414, 15 fig., 8 tabl.
- QIU Z., 1978. — Late Eocene Hypertragulids of Baise Basin, Kwangsi. *Vertebrata Palasiatica*, Peking, 16 (1) : 7-12, 2 pl.
- ROMER A., 1966. — Vertebrate Paleontology. 3^e edit. *The Univ. of Chicago Press* : 1-468, 443 fig.
- ROSE K., 1982. — Skeleton of *Diacodexis*, Oldest Known Artiodactyl. *Science*, 216 (7) : 621-623, 2 fig.
- RUSSELL D.E., HARTENBERGER J.-L., POMEROL Ch., SEN S., SCHMIDT-KITTLER N. and VIANEY-LIAUD M., 1982. — Mammals and stratigraphy: the Paleogene of Europe. *Palaeovertebrata*, Montpellier, *Mém. extraord.* 1982 : 1-77, 23 fig.
- SAVAGE D.E. and RUSSELL D.E., 1983. — Mammalian Paleofaunas of the world. Addison Wesley Publishing Co., London : 1-431, fig.
- SAVAGE D.E., ZHAI RENJI, TON YONGSHENG and CIOCHON R.L. (à paraître). — Concerning the small artiodactyls from the late eocene and early oligocene of Burma and south China.
- SCHLOSSER M., 1886. — Beiträge zur Kenntniss der Stammesgeschichte der Huftiere und versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. *Morphol. Jahrb.*, 12 : 1-136, 5 pl.
- SIGÉ B. et VIANEY-LIAUD M., 1979. — Impropriété de la Grande Coupure de Stehlin comme support d'une limite Eocène-Oligocène. *Newsl. Stratigr.*, 8 (1) : 79-82.
- SIGÉ B. et LEGENDRE S. (à paraître). — L'histoire des peuplements de Chiroptères du bassin méditerranéen : l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluviolacustres. (Note présentée au 2^e Colloque international de Biospéléologie, Béziers, septembre 1982).
- SIMPSON G.-G., 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85 : 1-350.
- STEHLIN H.-G., 1909. — Remarques sur les faunes de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 9 (4) : 448-520.
- STOCK C., 1934. — A Hypertragulid from the Sespe Uppermost Eocene, California. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 20 (12) : 625-629, 1 pl.
- SUDRE J., 1978. — Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale ; systématique et évolution. *Mém. Trav. E.P.H.E. Montpellier*, 7 : 1-229, 28 fig., 33 pl., 20 tabl.
- SUDRE J., RUSSELL D.E., LOUIS P. et SAVAGE D.E., 1983. — Les Artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe. *Bull. du Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4^e sér., 5, section C, n° 3 et 4 : 281-365, 20 fig.
- SUDRE J. (sous presse). — Interprétation de la denture et des éléments appendiculaires de l'espèce *Diplobune minor* (FILHOL, 1877) ; apports à la connaissance de l'anatomie des Anoplotheriinae. *Colloque Cuvier*, Montbéliard, 1982.
- THENIUS E., 1969. — Handbuch der Zoologie. Walter de Gruyter, Berlin, 8 (2) : 1-722, 715 fig.
- TODD N.B., 1975. — Chromosoma mechanisms in the evolution of artiodactyls. *Paleobiology*, 1 (2) : 175-188.
- TROFIMOV B.A., 1957. — Nouvelles données sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie. *Cursillos y conferencia, Inst. «Lucas Mallada»*, 4 : 137-141, 12 fig.
- VIRET J., 1961. — Artiodactyla in *Piveteau, Traité de Paléontologie*, 6 (1) : 887-1021, 119 fig., 1038-1084, 30 fig.
- WEBB D. and TAYLOR B.E., 1980. — The Phylogeny of Hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bull. of the Am. Mus. Nat. Hist.*, 167 (3) : 117-158, 11 fig., 4 tabl.
- YONG H.S., 1973. — Complete robertsonian fusion in the Malaysian lesser mouse deer (*Tragulus javanicus*). *Experientia*, 29 (3) : 366-367.
- ZITTEL K.A., 1894. — Traité de Paléontologie, IV, Mammalia : 1-804, 590 fig.