

RELATIONS PHYLETIQUES DE *BACHITHERIUM* FILHOL, RUMINANT DE L'OLIGOCENE D'EUROPE OCCIDENTALE

par

Denis GERAADS*, Geneviève BOUVRAIN** et Jean SUDRE***

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	44
I. Introduction	45
A. Contexte géologique	45
B. Cadre systématique	46
II. Description du squelette de Céreste	46
A. Crâne	46
a. calvarium	46
b. mandibule	47
c. denture	47
d. dimensions	48
B. Colonne vertébrale	48
C. Ceintures et membres	48
III. Comparaisons	49
A. Crâne	50
a. face	50
b. arrière-crâne	51
B. Denture	51
a. dentition supérieure	51
1. incisives	51
2. canines	52
3. prémolaires	52
4. molaires	54
5. prémolaires de lait	54

* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université de Paris VI, 4 place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05, et UA 49 du CNRS

** *idem* et UA 720 du CNRS

*** Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, UA 327 du CNRS, USTL, Place Eugène Bataillon 34060 MONTPELLIER Cedex

Mots-clés : Mammalia, Artiodactyla, Ruminantia, *Bachitherium*, Oligocène, France, Analyse cladistique

Key-words : Mammalia, Artiodactyla, Ruminantia, *Bachitherium*, Oligocene, France, Cladistic Analysis

Palaeovertebrata, Montpellier, 17 (2) : 43-73, 47 fig., 1 pl.

(Reçu le 17 Juillet 1986, accepté le 15 Septembre 1986, publié le 20 Juin 1987)

b. dentition inférieure	55
1. incisives et canines	55
2. prémolaires	56
3. molaires	58
4. prémolaires de lait	60
C. Squelette post-crânien	62
a. axis	63
b. humérus	63
c. radio-ulna	63
d. carpe	63
e. métapodes	63
f. fibula	63
g. articulation astragalo-calcanéenne	64
h. cubo-naviculaire	64
i. ecto-mésocunéiforme	64
j. proportions des segments des membres	64
IV. Conclusions	65
Remerciements	70
Abréviations	71
Références bibliographiques	71
Légende de la Planche 1	73

RESUME

Une étude comparative détaillée d'un squelette complet de *Bachitherium* et une analyse cladistique nous amènent à proposer un cladogramme et une nouvelle classification des Neoselenodontia.

ABSTRACT

A detailed comparative study of a complete skeleton of *Bachitherium* and a cladistic analysis of the sub-order Neoselenodontia lead us to propose a cladogram and a new classification of this group. The Tylopoda are the sister-group of the Ruminantia, which are chiefly defined by the fusion of the cuboid and navicular. Within this infra-order, *Amphimeryx* is the sister genus of a tetraselenodont group, in which the Hypertragulidae are well-separated group from a monophyletic group defined by the loss of trapezium, fusion of capitatum and trapezoid, and the isolation of the hypoconid on lower molars. The most primitive genera of this group, *Lophiomeryx* and *Iberomeryx* still have an open trigonid on the lower molars, but this is lingually closed in *Archaeomeryx*, sister-genus of the higher Ruminantia which have fused metatarsals and more evolved milk teeth. We divide them into two parvorders : Tragulina (including the recent and miocene Tragulidae, and the North-American Leptomerycidae), and Pecora, with reduced lateral metacarpals and a new crest (telocristid) on the lower premolars. Within the Pecora, the upper molars of *Gelocus* are more primitive than those of *Bachitherium* (a genus with many autapomorphies in the dentition) itself more primitive than the group *Prodremotherium* + *Eupecora*, with fused metacarpals. We consider the *Eupecora* (including several genera without frontal appendages) to be monophyletic.

I. INTRODUCTION

Dans une note précédente, nous signalions (Bouvrain et Geraads, 1985) la découverte par M. Loggia d'un squelette en connexion de *Bachitherium* cf. *insigne* FILHOL dans les calcaires lacustres oligocènes de Céreste (Alpes de Haute-Provence). Nous nous proposons maintenant d'en donner une description plus détaillée et de discuter ses relations avec les autres Ruminants primitifs.

Avant d'aborder l'étude proprement dite, il est utile de rappeler dans quel contexte géologique se situent les découvertes de mammifères fossiles faites dans la région de Céreste qui appartient à un bassin oligocène communément nommé Bassin d'Apt Forcalquier Manosque.

A. LE CONTEXTE GEOLOGIQUE

Plusieurs travaux consacrés à la géologie du Bassin d'Apt Forcalquier, ainsi que la découverte de plusieurs niveaux fossilifères à micromammifères ont fourni récemment des éléments déterminants pour la compréhension et la datation des différentes formations de ce bassin qui s'échelonnent de l'Oligocène inférieur à l'Oligocène supérieur (principales références bibliographiques *in* Ducreux *et al.*, 1985).

Si le site de Céreste est connu dans la littérature pour avoir livré de nombreux documents paléontologiques incluant plusieurs espèces de mammifères, l'origine stratigraphique de certaines de ces espèces n'est pas connue de façon précise : c'est en particulier le cas du *Bachitherium* étudié ici. Nous nous bornerons à mentionner les mammifères décrits sous l'appellation d'origine Céreste en insistant sur le fait qu'ils proviennent très probablement d'horizons chronologiquement distincts.

La découverte du squelette de *Bachitherium* faite par M. Loggia porte à quatre le nombre d'espèces de mammifères identifiées dans la région de Céreste.

Du début du siècle date la description des restes dentaires d'un Anthracotheriidé du genre *Elomeryx* (Depéret et Douxami, 1902) déterminé plus tard par Schaub *Elomeryx minor* et considéré par cet auteur d'âge aquitainien (Schaub, 1948). L'origine de ce fossile doit vraisemblablement être recherché dans les niveaux de l'Oligocène supérieur qui affleurent dans la partie nord du Bassin de Céreste (Sigé, 1971).

Les calcaires feuilletés situés au sud de Céreste, célèbres pour avoir fourni des empreintes végétales (de Saporta, 1891), des poissons (Sauvage, 1880), des insectes (Théobald, 1937), des coprolithes et des plumes d'oiseaux, ont aussi livré un fragment de squelette de chauve-souris (Molossidé du genre *Tadarida* ; Sigé, 1971) ainsi que le squelette d'un rongeur Theridomyidae identifié comme étant *Pseudotynomys gaillardi* (Schmidt-Kittler et Storch, 1985). La présence de cette espèce, connue des niveaux-repères de Villebramar et Montalban, confirmerait semble-t-il l'âge stampien inférieur attribué généralement à ces assises fossilifères (Destombes, 1962).

Nous ignorons quelle est l'origine stratigraphique du squelette étudié ici qui appartient à un *Bachitherium* de grande taille. Une récente étude consacrée à ce genre a permis de montrer que *Bachitherium* évoluait suivant deux lignées - au moins - durant une grande partie de l'Oligocène, et que les formes de grande taille étaient connues dans des niveaux plus récents que les niveaux-repères de Villebramar et Montalban (Sudre, 1986). Pour cette raison, nous supposons, avant d'avoir la preuve formelle de l'existence d'une troisième lignée de *Bachitherium* de grande taille dans un Oligocène

ancien, que le squelette du *Bachitherium* de Céreste provient de niveaux fossilifères plus élevés dans la série que ceux ayant livré le chiroptère et le squelette de rongeur.

B. CADRE SYSTEMATIQUE

Dans la faune actuelle, les Ruminants qui forment un groupe bien défini par la structure de l'estomac comprennent les Tragulidés et les Pecora (*Moschus*, Antilocapridés, Cervidés, Giraffidés et Bovidés). Les Tylopodes sont considérés comme le groupe-frère des Ruminants. S'il n'existe pas d'ambiguïté concernant les relations de parenté des grands groupes actuels, il n'en est pas de même des formes fossiles dont la structure de l'estomac est évidemment inconnue. Plusieurs auteurs ont donc recherché d'autres critères de définition et nous discuterons dans cet article des caractères qui ont été ou qui peuvent être utilisés. Nous avons surtout comparé le *Bachitherium* de Céreste aux genres *Lophiomeryx* (*L. chalianati* POMEL, 1854), *Iberomeryx* [*I. minus* (FILHOL, 1882)], *Leptomeryx* (*L. evansi* LEIDY, 1853), *Gelocus* [*G. communis* (AYMARD, 1846) et *G. villebramarensis* BRUNET et JEHENNE, 1976], *Prodremotherium* (*P. elongatum* FILHOL 1877), et *Dremotherium* (*D. feignouxii* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1833) ainsi qu'aux Tragulidés. Des comparaisons plus succinctes avec les Tylopodes, avec *Hypertragulus* (*H. calcaratus* COPE, 1873), *Archaeomeryx* (*A. optatus* MATTHEW et GRANGER, 1925b), *Pseudogelocus* SCHLOSSER, 1902 et *Amphimeryx* POMEL, 1848, ont aussi été établies. Tous les taxons mentionnés ci-dessus appartiennent aux Neoselenodontia, terme créé par Webb et Taylor (1980). En revanche nous n'avons pas considéré de nombreux genres connus par des restes trop fragmentaires tels que *Gobiomeryx* TROFIMOV, 1957 ; *Indomeryx* PILGRIM, 1928 ; *Miomeryx* MATTHEW et GRANGER, 1925a ; *Notomeryx* QIU, 1978 ; *Phaneromeryx* SCHLOSSER, 1886.

II. DESCRIPTION DU SQUELETTE DE CERESTE

Le squelette du *Bachitherium* de Céreste est celui d'un animal adulte, reposant sur son flanc droit, auquel il ne manque que les phalanges antérieures et les métacarpiens gauches. Sa taille est semblable à celle d'une petite gazelle mais les proportions sont assez différentes (pl. I).

A. CRANE (Fig. 1)

a. calvarium

Le calvarium est complet, mais fortement écrasé transversalement ; seuls les caractères de la face latérale gauche peuvent être observés. Les sutures ne sont que peu ou pas visibles. Le trait le plus remarquable est le grand développement de la face, dont la hauteur est cependant accentuée par la déformation. Le bord antérieur de l'orbite, bien que situé assez postérieurement (au dessus de M2/), est aussi éloigné du bord antérieur du prémaxillaire que de l'extrémité de la crête occipitale, pourtant très saillante. A l'allongement de la face est liée l'importance du diastème entre C et P2/, celui-ci étant presque aussi long que la rangée dentaire. Le prémaxillaire est édenté, très redressé et très court. Il entre en contact avec des nasaux longs, élargis en arrière et terminés vers l'avant par deux pointes : la médiane qui est la plus développée atteint le niveau du bord antérieur des prémaxillaires. Il existe une petite lacune ethmoïdale probablement bordée par le nasal, le maxillaire, le frontal et sans doute aussi le lacrymal. La fosse lacrymale

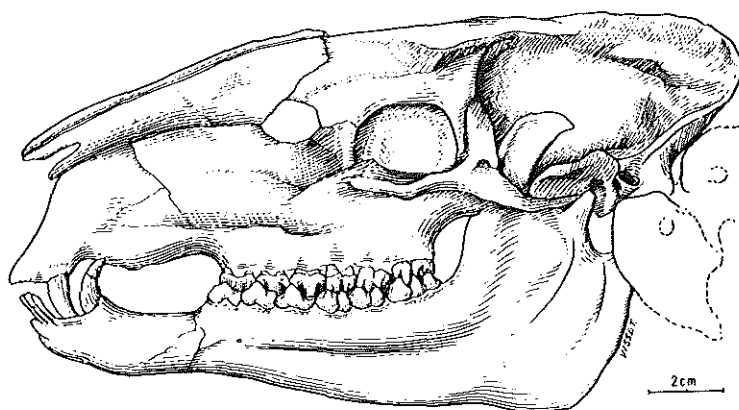


Fig. 1. - *Bachitherium* cf. *insigne*, Céreste. Crâne avec mandibule. G.N. Coll. Loggia.

semble absente ; le trou lacrymal devait s'ouvrir à l'intérieur de l'orbite qui est petite et fermée vers l'arrière par une barre post-orbitaire complète et robuste.

L'arrière-crâne, qui est très peu incliné par rapport à la face, est surmonté par une forte crête sagittale faisant saillie au-dessus de la face occipitale. Vers l'avant la crête nuchale surplombe le trou auditif ; elle est séparée d'une forte apophyse paroccipitale par une mastoïde dont l'extension est cependant imprécise. Il existe une apophyse post-glénoïdienne bien développée. La suture squamoso-pariétale, visible sur une courte distance, est oblique vers l'arrière et le haut, et percée de plusieurs petits foramens.

b. la mandibule

La branche horizontale de la mandibule augmente de hauteur vers l'arrière ; le bord inférieur présente deux concavités : l'une en avant de P/2, l'autre en arrière de M/3. La branche montante est large, son bord postérieur se raccorde au col du condyle par un net décrochement semblable à celui des Camélidés. L'apophyse coronoïde est haute. Tout ceci confirme la puissance des muscles adducteurs de la mandibule.

c. denture

Formule dentaire : $I \frac{0}{3}$ $C \frac{1}{1}$ $PM \frac{3}{4}$ $M \frac{3}{3}$

Les dentitions inférieure et supérieure étant en position occlusale parfaite, seule la face latérale des dents est observable. Il n'y a pas d'incisives supérieures. La canine supérieure est recourbée, forte mais relativement courte, puisqu'elle ne dépasse pas le niveau du bord supérieur de la mandibule. A l'occlusion, elle vient se loger entre P/1, caniniforme, de taille semblable, contre laquelle elle s'use, et les dents frontales. Les incisives sont petites, très redressées et à peu près cylindriques ; la canine, accolée à I/3, est incisiforme. Les diastèmes C-P2/ et P/1-P/2 sont très longs. Ce complexe original de dents frontales très éloignées des jugales (probablement en relation avec le fort développement de la musculature adductrice) constitue la principale autapomorphie du genre. Elle suffit pour rattacher sans ambiguïté le squelette de Céreste au genre *Bachitherium*. Les molaires n'ont rien de remarquable par rapport à celles des autres

Ruminants, si ce n'est la robustesse du pilier du paracône.

d. dimensions (en mm)

Longueur de l'avant du prémaxillaire au condyle occipital	183
Longueur de l'avant du prémaxillaire au sommet de la crête occipitale	208
Longueur de l'avant des nasaux au sommet de la crête occipitale	197
Longueur du diastème C/-P2/	41
Longueur P2/-P4/	25,7
Longueur M1/-M3/	30,2
Longueur P2/-M3/	56,5
Longueur du diastème C/-P/1	7,8
Longueur du diastème P1/-P/2	27,2
Longueur P/2-P/4	27,7
Longueur M/1-M/3	33,4
Longueur P/2-M/3	62,5

B. COLONNE VERTEBRALE

La colonne vertébrale est courte, sa longueur totale étant inférieure à celle de la tête. L'atlas est visible par sa face dorsale ; ses ailes sont larges, avec un bord assez régulièrement arrondi, se terminant caudalement en une pointe dépassant nettement le niveau de l'articulation avec l'axis. Ce dernier, observable en vue latérale, est remarquable par l'extension verticale et surtout caudale de son apophyse épineuse qui atteint le niveau de C4. Ces particularités des premières cervicales pourraient être en relation avec le fort développement des muscles grands obliques de la tête (principaux rotateurs de celle-ci) qui s'y insèrent.

Les apophyses épineuses sont courtes sur C3 et C4 mais elles s'allongent à partir de C5 jusqu'à D1. Leur longueur est ensuite à peu près constante jusqu'à D7. De C7 à D2 elles sont un peu courbées vers l'arrière, puis droites sur D3 et D4, puis un peu inclinées vers l'avant jusqu'à D9.

Il existe 13 vertèbres dorsales, 7 lombaires, probablement 5 sacrées et 17 caudales. Le sacrum est court puisqu'il ne dépasse pas en arrière le niveau des cavités acétabulaires.

Les premières côtes sont larges, courtes et droites ; les dernières, au contraire, minces, longues et courbées. Le nombre des sternèbres n'est pas déterminable.

C. CEINTURES ET MEMBRES

La plupart des os longs sont écrasés mais les quelques régions non déformées montrent qu'ils étaient grêles ; les épiphyses sont petites par rapport à la longueur. Le squelette étant de côté, les membres sont surtout visibles en vue médiale ou latérale.

Sur la scapula, l'épine qui est haute se termine par un acromion fort, en crochet, atteignant le niveau de la cavité glénoïde.

Le col de l'humérus est peu marqué ; la tubérosité d'insertion du tendon du muscle sous-épineux (*M. infraspinatus*) est forte et ovalaire. Il n'y a ni ligne courbe tricipitale ni tubérosité deltoïdienne. A l'extrémité distale, le diamètre du condyle est nettement inférieur à celui de la trochlée dont la gorge est peu marquée. L'épitrochlée, au contraire de l'épicondyle, est bien développée. Latéralement, la fosse d'insertion du ligament latéral huméro-radial est peu profonde.

L'ulna est séparé du radius sur toute sa longueur ; l'olécrâne est large et situé dans l'axe de la diaphyse et l'échancrure sigmoïde peu concave. A l'extrémité distale du radius, la gouttière pour l'extenseur radial du carpe est peu profonde.

Le carpe droit est préservé en connexion mais le degré de fusion de ses constituants n'est pas déterminable.

Les métacarpiens II et IV ne sont pas soudés et les quilles guides des articulations distales ne passent pas sur la face antérieure. Il n'y a aucune trace de métacarpiens latéraux ; toutes les phalanges manquent.

Le bassin ne présente rien de très particulier si ce n'est peut-être l'allongement, moindre que chez les Tragulidés, de la portion acétabulaire par rapport à l'ilion, et celui du col et du bord antéro-dorsal de ce dernier. Les tubérosités ischiatiques sont fortes et trifides.

Le trochanter du fémur est modérément élevé par rapport à la tête. La trochlée distale est peu profonde et à peu près symétrique.

La crête tibiale, longue, se raccorde sans décrochement à la diaphyse. Il ne subsiste aucun vestige de la fibula, mais à l'extrémité distale du tibia, une gouttière et une facette articulaire montrent qu'il devait exister un os malléolaire semblable à celui de la plupart des autres Néosélénodontes.

Le calcanéum est robuste mais moins haut que chez les Camélidés. La surface articulaire pour la fibula est principalement convexe avec une petite concavité antérieure. Le cubo-naviculaire est haut mais ses surfaces articulaires ne sont pas visibles.

Les métatarsiens III et IV sont soudés, sauf aux extrémités distales, qui ne sont cependant pas divergentes. Comme au membre antérieur les quilles-guides sont limitées aux faces postérieure et inférieure. Il n'y a pas trace de métatarsiens latéraux.

Les premières phalanges sont courtes relativement aux secondes. Les troisièmes sont très longues, avec une face articulaire presque perpendiculaire au corps de l'os.

Le membre antérieur est nettement plus court que le postérieur mais la différence est moindre que les Tragulidés. Les proportions des différents segments rappellent beaucoup celles de *Moschus* ou des petits Cervidés (*Muntiacus*, *Hyelaphus*), les segments distaux étant un peu moins allongés chez *Bachitherium*. La longueur du métacarpe ne vaut que les trois-quarts de celle de l'humérus, lui-même plus long que le métatarse.

Longueurs (en mm) : humérus : 146 ; radius : 141 ; métacarpe : 109 ; fémur : 184 ; tibia : 216 ; métatarse : 142.

III. COMPARAISONS

Bachitherium a été comparé aux Ruminants actuels ainsi qu'à de nombreux genres fossiles provenant surtout du Quercy : *Lophiomeryx*, *Iberomeryx* (cf. Bouvrain, Geraads et Sudre, 1985), *Prodremotherium*, *Dremotherium* (suivant la synonymie proposée par Jehenne, 1985, *Amphitragulus quercyi* devient *Dremotherium quercyi*), *Amphimeryx*, *Gelocus* (ce genre est toutefois mal documenté dans le Quercy) et *Pseudogelocus* des remplissages karstiques d'Allemagne du Sud (Heissig, 1978 ; collections de l'Université de Munich). On peut souligner que parmi l'abondant matériel des anciennes collections du Quercy, non repéré stratigraphiquement, la détermination des os des membres est délicate et sujette à des confusions ; les pièces squelettiques obtenues lors des fouilles récentes, quoiqu'assez peu nombreuses, nous ont été d'une grande utilité.

Des documents provenant de gisements stratifiés ont aussi été examinés : les *Gelocus* de Ronzon (Musée du Puy) et de Villebramar (FS Poitiers) ; les *Dorcatherium* de Sansan (MNHN) et de la Romieu (FS Lyon), les *Dremotherium* de Saint-Gérard-le-Puy (MNHN, FS Lyon, Musée de Lyon), ainsi que quelques pièces de *Leptomeryx* et d'*Hypertragulus* de l'Oligocène nord-américain (FS Lyon). D.E. Russell nous a aimablement communiqué un moulage des séries dentaires d'*Archaeomeryx*. Nous avons également comparé diverses espèces actuelles de Tylopoïdes et utilisé les données de la littérature concernant ce groupe. Enfin des observations ont été faites sur le *Xiphodon* des marnes de Romainville que l'on a souvent rattaché aux Tylopoïdes.

A. CRANE

A l'exception des Tragulidés, qui ont encore des représentants actuels, les crânes des Ruminants primitifs sont mal connus, sinon totalement inconnus. Ils ont en commun un grand nombre de caractères plésiomorphes que nous mentionnerons très brièvement. Les indications concernant le crâne de *Dremotherium* proviennent des pièces de Saint-Gérard-le-Puy (voir Jehenne, 1985, pour la description des genres voisins) ; le crâne de *D. quercyi*, espèce plus ancienne, est inconnu ; il n'est pas certain qu'il ait atteint le même stade évolutif. Le crâne de *Prodremotherium* a été décrit par Jehenne (1977), celui d'*Amphimeryx* par Dechaseaux (1974). Nous mentionnerons également quelques caractères relevés sur un crâne de *Bachitherium* de taille moyenne du gisement d'Itardies (phosphorites du Quercy) signalé par Sudre (1977).

a. face

La face est dans les tous cas peu inclinée par rapport à l'arrière-crâne. La rangée dentaire est postérieure : l'arrière de M3/ se trouve située au niveau du tiers postérieur de l'orbite sauf chez certains *Dremotherium*. Le trou infraorbitaire s'ouvre au-dessus de P2/ (sauf chez *Amphimeryx*, ce qui peut sans doute être mis en relation avec ses prémolaires très allongées). Le lacrymal a une portion faciale assez étendue de forme grossièrement trapézoïdale, il n'existe qu'un trou lacrymal situé à l'intérieur de l'orbite. Chez les Eupecora (y compris *Moschus*), la portion orbitaire du lacrymal se gonfle en une bulle qui tend à recouvrir la partie orbitaire du maxillaire et la branche ascendante du palatin. Cette bulle est totalement absente chez les Tragulidés, mais semble avoir été présente chez *Dremotherium*. La partie faciale du jugal est limitée à une étroite bande située principalement sous l'orbite ; toutefois chez *Dremotherium* et probablement chez *Prodremotherium* comme chez *Moschus* cette partie est plus large. Sauf chez *Amphimeryx* et *Hypertragulus*, la barre post-orbitaire est complète, formée généralement à la fois par le jugal et le frontal ; seul *Tragulus* a une barre post-orbitaire constituée presque uniquement par le jugal mais ce n'est pas le cas de *Hyemoschus* et il s'agit donc (*contra* Webb et Taylor, 1980) d'un caractère uniquement générique. Il existe une petite lacune ethmoïdale entre lacrymal, nasal, maxillaire et frontal chez tous les Ruminants (sauf peut-être chez certains *Dremotherium*). La longueur des nasaux, rarement conservés, équivaut en moyenne à 30 à 40% de la longueur basale du crâne. Les frontaux sont toujours dépourvus d'appendices ; ils sont percés de deux trous supra-orbitaires, assez écartés l'un de l'autre et qui sont à l'origine de gouttières dirigées vers l'avant. La longueur des frontaux est moyenne chez *Leptomeryx* (30% de longueur basale d'après Scott, 1940), plus importante chez *Tragulus* (48%) ; ce caractère n'a qu'une valeur générique.

b. arrière-crâne

L'arrière-crâne, à flancs fortement convexes, est relativement allongé. Le pariétal atteint une longueur représentant entre 25 et 30% de la longueur basale. Les crêtes pariétales sont fortes et se réunissent en arrière de la suture fronto-pariétale pour former une crête sagittale particulièrement longue chez *Bachitherium* et *Prodremotherium*. La face occipitale est haute. *Leptomeryx*, *Bachitherium*, *Prodremotherium* et *Dremotherium* ont une mastoïde étroite surmontée d'un foramen mastoïdien et située sur la face occipitale, alors que chez *Moschus*, la mastoïde est placée sur la face latérale du crâne et dépourvue de foramen. Chez les Tragulidés adultes, contrairement à ce qu'écrivent Webb et Taylor (1980), le rocher est entièrement recouvert par le squamosal, et il n'y a donc pas de mastoïde.

Le basioccipital est de forme primitive, c'est-à-dire court, de contour grossièrement trapézoïdal, se rétrécissant vers l'avant avec deux faibles tubérosités antérieures, proches l'une de l'autre sur la ligne médiane (le basioccipital de *Moschus* est tout à fait comparable). La bulle est rarement conservée. Elle est de forme variable : grande et remplie de tissu vacuolaire chez les Tragulidés, petite et vide chez *Bachitherium*, *Dremotherium* et *Moschus* ; dans ce dernier genre, elle laisse apparente la partie médiale du rocher. La gouttière vaginale est en position postéro-latérale dans tous les cas, caractère primitif selon Webb et Taylor (1980). Comme le font remarquer ces derniers auteurs, le processus post-glénoïdien est absent chez les Tragulidés (autapomorphie). Les foramens supra-glénoïdiens sont présents chez *Prodremotherium*, *Dremotherium* et *Moschus*. Ils sont par contre absents chez les Tragulidés, *Leptomeryx* et *Bachitherium*. Les sutures des os constituant le fond de l'orbite sont le plus souvent impossibles à distinguer. L'orbito-sphénoïde est toujours de grande taille. Chez certains *Dremotherium*, il atteint même le lacrymal, interrompant le contact fronto-palatin (caractère que l'on retrouve chez les Cervidés, *Moschus* et certains spécimens d'*Antilocapra*).

Ainsi les caractères crâniens ne nous apportent que peu d'éléments utilisables pour une classification, peut-être à cause du petit nombre de pièces connues.

B. DENTURE

Nous avons suivi dans cet article la terminologie classique de Cope et Osborn pour les molaires, ainsi que l'interprétation de Stehlin pour la dénomination des tubercules des molaires supérieures. La dénomination des différents éléments constituant les prémolaires est encore plus délicate (Fig. 14) principalement parce qu'il s'agit le plus souvent de crêtes et non de tubercules et que l'homologie avec les tubercules des molaires est incertaine. Nous avons utilisé la terminologie de Vanderbroeck (1969) car elle nous a paru s'adapter à la structure des prémolaires des Ruminants. L'emploi de deux terminologies différentes a l'avantage de ne pas impliquer des homologies non démontrées.

a. dentition supérieure

1 - Incisives

Les prémaxillaires sont rarement conservées sur les crânes fossiles. Pour de nombreux genres (*Lophiomeryx*, *Iberomeryx*, *Gelocus*, *Dorcatherium*, *Prodremotherium*, représentants oligocènes de *Dremotherium*), la présence d'incisives supérieures est incertaine. Parmi les autres Neoselenodontia, ces dents sont conservées (toutes ou en nombre réduit) chez les Camelidae, *Archaeomeryx*, *Amphimeryx*, mais

elles sont vestigiales chez certaines Leptomerycidae (Scott, 1940). Elles sont absentes chez les Protoceratidae, *Hypertragulus*, *Tragulus*, *Hyemoschus*, *Bachitherium* et tous les Eupecora.

2 - Canines

Les canines sont grandes, en sabre et parfois soumises à un dimorphisme sexuel chez les Protoceratidae, les Tragulidae, *Hypertragulus*, *Gelocus*, *Prodremotherium*, *Dremotherium* et quelques rares Eupecora. Elles sont vestigiales chez *Leptomeryx*, absentes chez la plupart des Eupecora, fortes et recourbées chez *Bachitherium*. Les canines sont inconnues chez *Lophiomeryx*, *Iberomeryx* et *Amphimeryx*.

3 - Prémolaires (Fig. 2-8)

A l'exception de certains Protoceratidés, de *Xiphodon*, d'*Amphimeryx* d'*Hypertragulus*, la P1/ est absente.

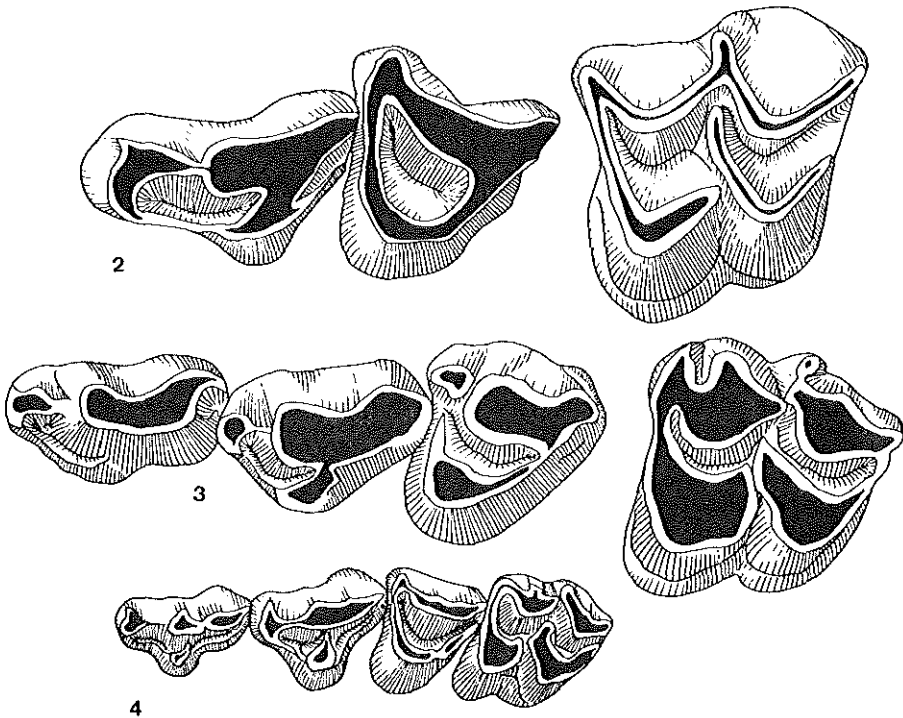
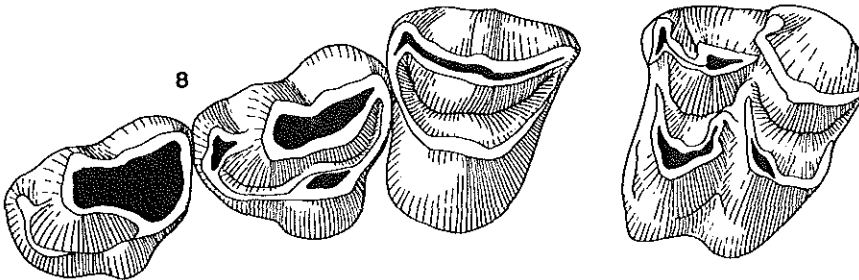
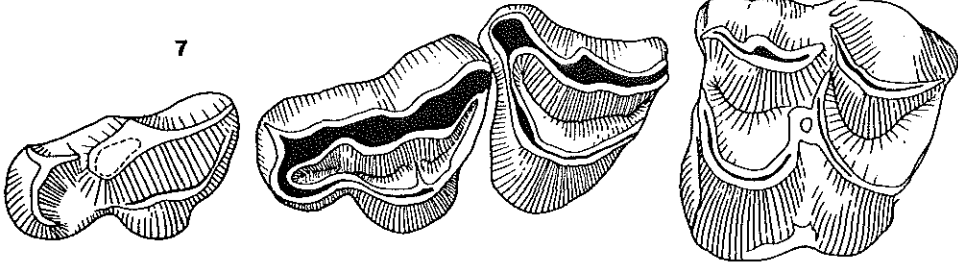
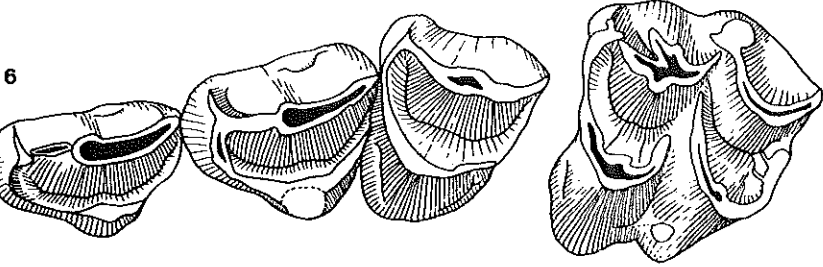
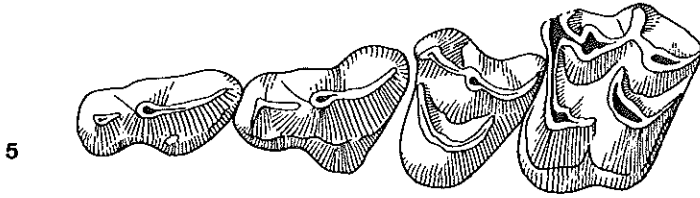


Fig. 2-8. - Dents jugales supérieures définitives. Toutes les figures sont x 3.

2. *Lophiomeryx chalaniati*, Quercy. P3/ et P4/ droites inversées, n° Qu 4065, MNHNP ; M1/ sans n°, PVH-P6.
3. *Hyemoschus aquaticus*, actuel. P2/-P4/ et M2/, n° AE 756, PVH-P6.
4. *Leptomeryx evansi*, White River, P2/-M1/ droites inversées, n° FSL 6927.
5. *Gelocus communis*, Ronzon. P2/-M1/, n° RZN 319, MNHNP.
6. *Bachitherium curtum*, Quercy. P2/-P4/ droites inversées, et M2/, n° Qu 3929, MNHNP.
7. *Prodremotherium elongatum*, Quercy. P2/ droite inversée et M2/, n° Qu 4640 ; P3/ et P4/ droites inversées n° Qu 4647, MNHNP.
8. *Dremotherium* sp., Saint-Gérard-le-Puy. P2/-P4/ n° FSL 4332 et M2/ n° FSL 4342.



La complexité des autres prémolaires croît de P2/ à P4/. La P2/ est incomplètement connue chez *Iberomeryx* ; chez *Gelocus*, *Lophiomeryx*, *Pseudogelocus* et *Archaeomeryx*, elle se compose d'un éocône, flanqué de styles antérieur et postérieur, bordé lingualement d'un bourrelet basal renflé juste en arrière de l'éocône. Le tubercule ainsi formé est plus fort chez *Leptomeryx*, *Bachitherium*, *Prodremotherium*, *Dremotherium* et les Eupecora. Il s'agit probablement d'un endocône puisqu'il n'est pas relié par une crête au sommet de l'éocône. *Tragulus* est dépourvu de cette formation interne mais cette disparition est probablement secondaire (un faible endocône est présent chez *Hyemoschus* et *Dorcatherium*). L'endocône est plus fort sur P3/ et chez *Bachitherium*, *Prodremotherium*, *Dremotherium* et les Eupecora, le bourrelet basal s'élargit en avant et en arrière.

4 - Molaires (Fig. 2-8)

La plupart des Néosélénodontes ont des molaires supérieures à quatre tubercules (qui ne sont peut-être pas toujours les mêmes). Il existe cependant quelques exceptions : *Amphimeryx* qui a un paraconule très robuste, *Xiphodon* et *Simimeryx* (Hypertragulidé) qui possède un petit paraconule.

Les molaires d'*Hypertragulus* se caractérisent par l'absence du mésostyle, caractère apomorphe unique chez les Néosélénodontes. Les molaires de *Lophiomeryx* présentent quelques points communs avec celles d'*Amphimeryx* mais se distinguent assez nettement de celles des autres Ruminants. Le bras postérieur du protocône est peu replié vers l'extérieur et se réunit précocement au métaconule. Les tubercules externes sont peu renflés, les piliers faibles, les styles saillants et pincés. Tous les autres Ruminants oligocènes ont des tubercules plus bunodontes, des piliers et des styles plus arrondis. Le paracone de *Bachitherium* est particulièrement robuste, saillant aussi bien labialement que dans la vallée interne où il forme un pilier souligné par un sillon. Sauf chez *Archaeomeryx*, *Iberomeryx* et *Gelocus* qui ont conservé la disposition primitive de *Lophiomeryx*, le bras postérieur du protocône tend à se replier vers l'extérieur. Le protocône n'est cependant jamais bifurqué comme chez certains Cervidés et Tylopodes ; nous pensons donc que le pli protoconal de Heintz (1970) est une néoformation et non pas, comme le pensait cet auteur, un vestige de la branche primitive.

5 - Prémolaires de lait (Fig. 9-13).

DP4/ est une dent très peu variable ; DP2/ est très rarement conservée.

DP3/ est inconnue, ou non décrite, dans beaucoup des genres comparés ici. Chez *Lophiomeryx*, l'éocône est le tubercule le plus fort ; il est précédé d'un mésiocône (prolongé par un mésiostyle) d'où émerge vers l'intérieur une crête transversale courte. En arrière, l'éocrête rejoint un distocône en croissant relié à un plagiocône antéro-interne par rapport à celui-ci et d'aspect plus bunodonte. Chez *Tragulus* et *Pseudogelocus* (la DP3/ est inconnue chez *Gelocus*), le plagiocône devient crescentiforme, le lobe postérieur s'agrandit par rapport à la partie antérieure de la dent et prend l'aspect d'un lobe de molaire. Chez *Bachitherium* et *Prodremotherium*, il se forme un bourrelet interne le long de l'éocône, reliant le plagiocône à la crête issue du mésiocône. Un stade ultérieur de molarisation est atteint par *Dremotherium* dont le premier lobe de DP3/ est encore plus court et plus large au niveau de l'éocône. Ces deux phénomènes peuvent encore s'accroître chez les autres Eupecora.

Le diastème mandibulaire est court chez *Iberomeryx*. La symphyse atteint le niveau du bord antérieur de P2/. Il en est de même chez *Gelocus* et *Leptomeryx* bien que le diastème soit ici plus étendu. Chez *Lophiomeryx* et les Tragulidés, la symphyse est un peu plus antérieure. *Bachitherium*, *Prodremotherium* et *Dremotherium* possèdent une

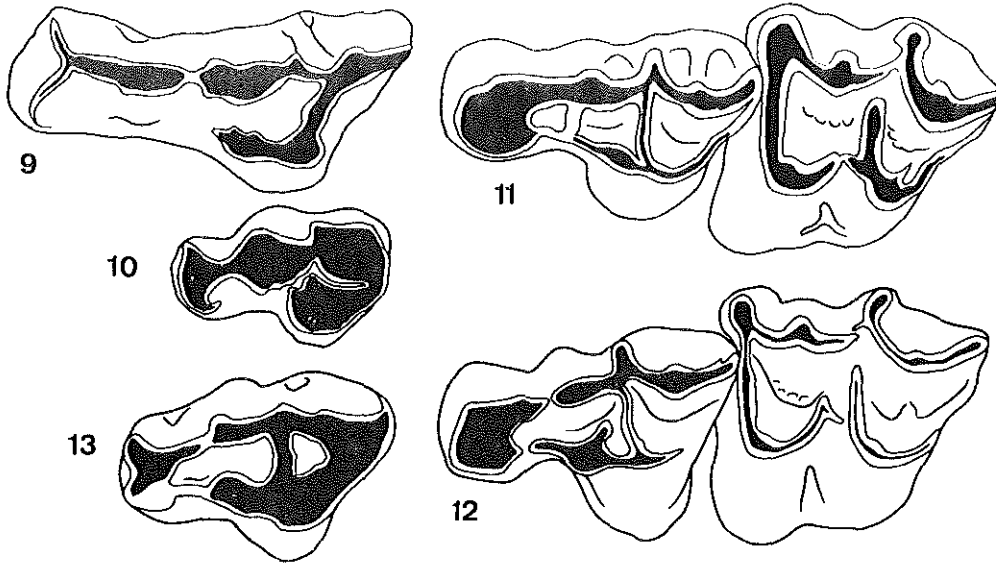


Fig. 9-13. - Dents jugales supérieures de lait. Toutes les figures sont x 4.

9. *Lophiomeryx chalaniati*, Quercy. DP3/ droite inversée, sans n°, PVH-P6.
 10. *Tragulus javanicus*, actuel. DP3/ droite inversée, n° AE 752, PVH-P6.
 11. *Bachitherium curtum*, Quercy. DP3/-DP4/ droites inversée, n° Qu 5215, MNHNP.
 12. *Prodremotherium elongatum*, Quercy. DP3/-DP4/, n° 4672, MNHNP.
 13. *Dremotherium* sp, Saint-Gérard-le-Puy, DP3/, n° FSL 4342.

véritable barre ; *Bachitherium* cependant se distingue des deux autres genres par une symphyse extrêmement robuste (peut-être en liaison avec la forte P/1 caniniforme) mais restant en avant du niveau de P/2. La symphyse chez *Prodremotherium* et *Dremotherium* est très courte.

b. dentition inférieure

1 - Incisives et canine

Les dents frontales sont rarement conservées chez les fossiles mais permettent d'avoir une idée sur leurs proportions relatives et leur disposition.

Les incisives sont petites et de taille identique ou très légèrement croissante de I/1 à I/3 chez *Iberomeryx*, *Bachitherium* et *Prodremotherium*. Quelques spécimens de *Lophiomeryx* des anciennes collections possèdent un alvéole de I/2 nettement plus grand que ceux des I/1 et de I/3. Un spécimen du Garouillas (nouvelles fouilles du Quercy) présente cependant une I/1 plus grande que I/2.

Taylor et Webb (1976) ont insisté sur la présence d'une I/1 de très grande taille chez les Leptomerycidés et considèrent ce caractère comme autapomorphe pour cette famille. Les Tragulidés ont une I/1 élargie en pelle comme beaucoup d'*Eupecora* et plus forte que I/2 et I/3.

Dans tous ces genres la canine est accolée à I/3, de petite taille et vraisemblablement incisiforme.

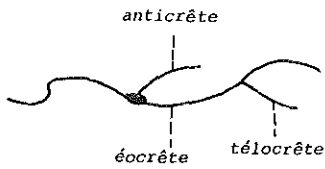
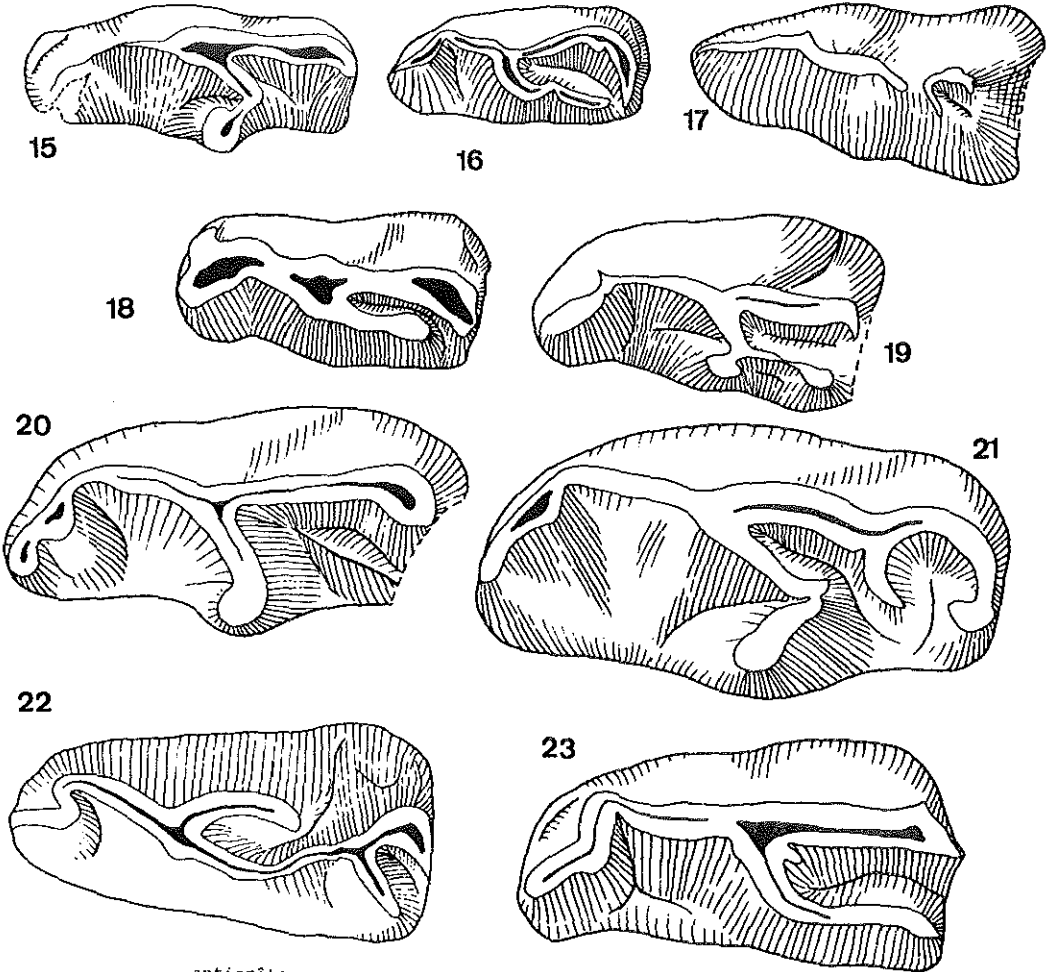
2 - Prémolaires (Fig. 14-25)

La possession d'une P/1 est un caractère primitif pour les Ruminants : tous les actuels en sont dépourvus. La plupart des formes examinées ici ont une P/1 de très petite taille, simple, parfois séparée de P/2 par un court diastème (*Iberomeryx*, *Lophiomeryx*, *Gelocus*, *Leptomeryx*, *Dremotherium*, *Dorcatherium*) ou bien encore n'ont pas de P/1 (*Prodremotherium*, *Tragulus*, *Hyemoschus*, certains *Dremotherium*, quelques *Gelocus*). Chez *Amphimeryx*, la P/1 est très allongée et complexe (cf. Mt 641, Mormont Entreroches ; Naturhistorisches Museum, Bâle). La présence chez *Bachitherium* d'une P/1 ne peut cependant être considérée comme un caractère primitif ; cette dent est en effet profondément modifiée, haute, caniniforme, séparée de P/2 par un long diastème et par un très petit de la canine, sujette à une forte variation, vraisemblablement sexuelle. Webb et Taylor (1980) ont placé *Bachitherium* parmi les Leptomerycides en se basant sur la P/1. Cependant chez *Leptomeryx* la P/1 est de beaucoup plus petite taille, séparée de la canine comme de P/2 par un diastème et semble disparaître chez les Leptomerycides les plus évolués. Ce rapprochement entre *Bachitherium* et les Leptomerycides nous semble donc irrecevable sur la base de ce critère. La transformation de P/1 en une dent caniniforme n'est d'ailleurs pas rare chez les Artiodactyles puisqu'on la retrouve par exemple chez les Protoceratidés, chez *Hypertragulus* et chez les Oréodontes. Les trois dernières prémolaires ont une structure croissant en complexité de P/2 à P/4 mais dérivant d'un même schéma. Nous avons distingué deux types principaux de structure pour ces prémolaires. Le premier regroupe *Lophiomeryx*, *Iberomeryx*, *Archaeomeryx*, *Leptomeryx* et les Tragulidés. Les prémolaires de *Lophiomeryx* sont les plus simples. P/2 est constituée d'un éoconide haut et pointu, d'un mésiostylide fort, d'un important téloconide. P/3 ne se distingue de la précédente que par l'apparition d'une très petite épicroète. Sur P/4 se développe un épiconide accolé au flanc interne de l'éoconide. Le téloconide n'est plus indiqué que par un très léger renflement de la partie postérieure de l'éocrête. Toutefois ces prémolaires de *Lophiomeryx* sont spécialisées par leur fort allongement antéro-postérieur. Les P/3 d'*Archaeomeryx* et d'*Iberomeryx* ressemblent à celle de *Lophiomeryx*. Les P/4 s'en distinguent par une crête descendante de l'épiconide pour rejoindre la partie postéro-interne de l'éocrête. Les prémolaires de *Leptomeryx* diffèrent des précédentes

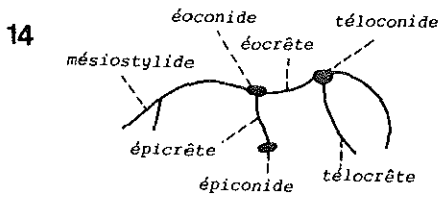
Fig. 14. - Nomenclature des prémolaires inférieures.

Fig. 15-25. - Prémolaires inférieures. Toutes les figures sont des P/4 (sauf 22 ; P/3) et sont x 8 (sauf 15, 18 et 24 : x 4).

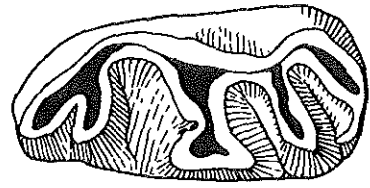
15. *Lophiomeryx chalaniati*, Quercy. Sans n°, PVH-P6. x 4.
16. *Iberomeryx minor*, Quercy. N° Qu 3837, MNHNP.
17. *Tragulus javanicus*, actuel. N° AE 753, PVH-P6.
18. *Dorcatherium* sp., Burdigalien supérieur de Lectoure. N° FSL 320340. x 4.
19. *Leptomeryx evansi*, White River. N° FSL 6928.
20. *Gelocus communis*, Ronzon. N° RZN 177, MNHNP.
21. *Prodremotherium elongatum*, Quercy. N° Qu 4641, MNHNP.
22. *Bachitherium curtum*, Quercy. P/3 gauche retournée, sans n°, PVH-P6.
23. *Bachitherium curtum*, Quercy. N° Qu 16543, MNHNP.
24. *Bachitherium* sp., Oligocène supérieur de Saint-Henri. N° FSL 8774, x 4.
25. *Dremotherium gracilis*, Laugnac. N° Lg 561, PVH-P6.



NOMENCLATURE BACHITHERIUM P₃



DREMOTHERIUM P₄



25

par l'apparition sur P/4, au point de jonction de la crête descendant de l'épiconide et de l'éocrête, d'un petit tubercule (entoconide ?). Les Tragulidés ont des prémolaires du même type mais, chez les formes actuelles, il y a une forte réduction secondaire de l'épicrête et de l'éoconide qui ont à peu près disparu chez *Tragulus*, sont à peine indiqués chez *hyemoschus*, mais sont plus importants chez *Dorcatherium* où il subsiste une épicroête qui toutefois n'atteint pas l'arrière de la dent.

Les autres genres : *Gelocus*, *Pseudogelocus*, *Bachitherium*, *Prodremotherium* et *Dremotherium* se distinguent de ceux que nous venons d'examiner par l'apparition d'une télocrête descendant du téloconide. *Gelocus* a la disposition la plus simple : sur P/4 s'observe, comme c'était le cas dans les genres précédents, une disparition ou une forte réduction du téloconide. Les P/4 de *Pseudogelocus* sont peut différentes, mais une des vallées (antérieure ou postérieure) tend parfois à se fermer. La télocrête subsiste, mais (comme d'ailleurs chez certains *Dremotherium*) n'est plus perpendiculaire à l'éocrête. Les prémolaires de *Prodremotherium* et de *Dremotherium* sont construites suivant le même schéma mais avec un développement plus fort de l'épicrête sur P/3 et de l'épiconide sur P/4. *Bachitherium* a des prémolaires qui, à première vue, rappellent celles de *Leptomeryx* et des Tragulidés. Nous pensons cependant qu'elles dérivent d'un type à télocrête comme celles de *Gelocus* et que les deux crêtes longitudinales descendant de l'arrière de l'éoconide sur certaines P/3 et sur les P/4 ne sont pas homologues de celles des genres décrits précédemment. En effet, si on considère les P/3 des *Bachitherium* de petite taille (*B. curtum*, fig. 22), on s'aperçoit qu'à la différence des P/3 de *B. insigne* de grande taille, elles ne possèdent pas deux crêtes longitudinales sur le talon. De l'éoconide descend une crête externe qui s'arrête rapidement et une crête interne qui se bifurque à son extrémité postérieure. Nous interprétons la crête externe comme une anticrête et la crête interne comme une éocrête donnant naissance à une télocrête très oblique vers l'arrière. Sur P/4 (fig. 23) l'anticrête atteint la partie postérieure de la dent et la partie terminale de l'éocrête régresse ou disparaît totalement ou encore, peut-être, se soude à l'anticrête. Sur le flanc lingual de l'éocrête se trouve souvent un très petit tubercule pouvant correspondre à un épiconide. *Bachitherium insigne* présente toujours des P/3 et des P/4 sans interruption de la vallée longitudinale postérieure. Si notre hypothèse concernant l'homologie des crêtes est exacte, il est évident que cela constituerait une apomorphie des Bachithères.

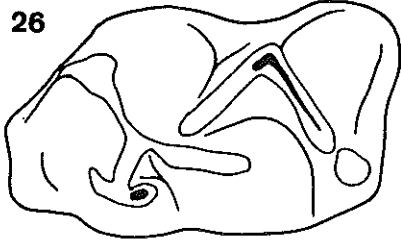
3 - Molaires (fig. 26-33)

Chez les Artiodactyles primitifs, l'entoconide est situé à l'angle postéro-interne de la dent. Chez certaines formes bunosélonodontes il se déplace vers l'avant, et chez tous les Neoselenodontia il acquiert une liaison avec le trigonide. Le mode de réunion aux tubercules externes permet de subdiviser ce groupe.

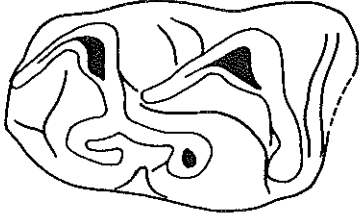
Fig. 26-33. - Molaires inférieures droites (M/2). x 8 (sauf 26 : x 4, et 32 : x 6).

26. *Lophiomeryx chalaniati*, Quercy. PVH-P6, sans n°, x 4.
27. *Iberomeryx minor* (type), Quercy. N° Qu 4234, MNHNP.
28. *Tragulus javanicus*, actuel. N° AE 752, PVH-P6.
29. *Leptomeryx evansi*, White River. N° FSL 6926.
30. *Gelocus communis*, Ronzon. N° RZN 177, MNHNP.
31. *Bachitherium curtum*, Quercy. N° Qu 16543, MNHNP.
32. *Prodremotherium elongatum*, Quercy. N° Qu 4641, MNHNP, x 6.
33. *Dremotherium gracilis*, Laugnac. N° Lg 561, PVH-P6.

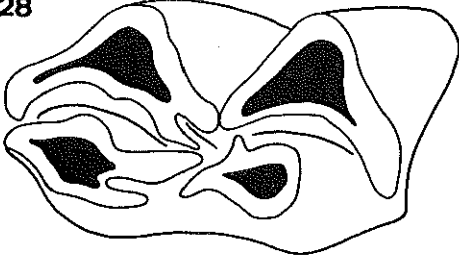
26



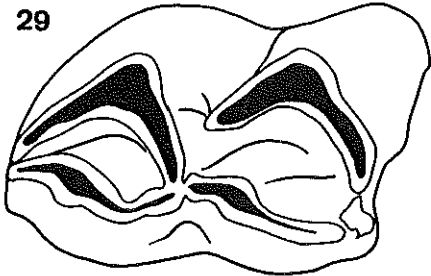
27



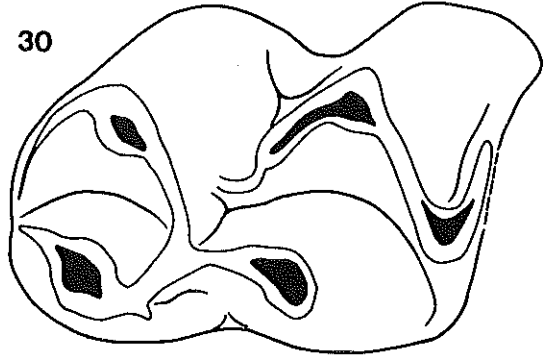
28



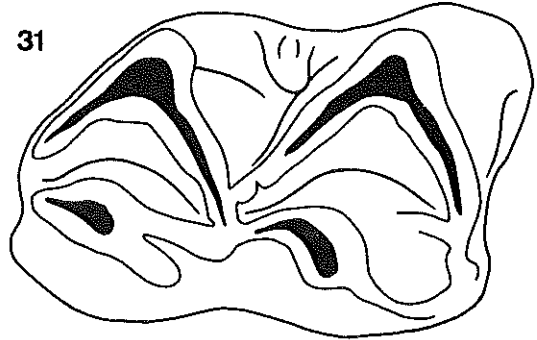
29



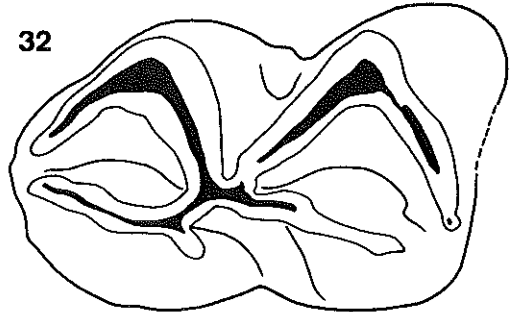
30



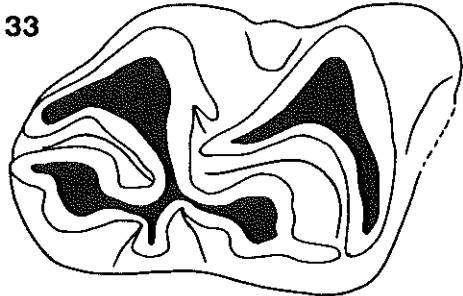
31



32



33



Tous les tubercules se réunissent au centre de la dent chez *Xiphodon*, mais dans les autres groupes certains tubercules tendent à s'isoler à ce niveau. Chez les seuls Ruminants, la branche antérieure de l'hypoconide tend à s'isoler sur la dent fraîche de l'ensemble branche postérieure du protoconide / métaconide / entoconide.

Parmi les Ruminants, les molaires de *Lophiomeryx* semblent être les plus proches du stade primitif. La branche postérieure du protoconide est transversale et rejoint un petit métaconide dépourvu de bras antérieur, conique et présentant sur sa face linguale un repli, qui est peut-être une ébauche de pli *Dorcatherium*. La vallée antérieure est largement ouverte lingualement ; l'entoconide est dépourvu de bras postérieur et reste donc séparé de l'entostylide.

Les molaires d'*Iberomeryx* sont peut différentes de ce schéma. Cependant le métaconide n'est plus situé au même niveau que le protoconide, il s'est légèrement déplacé vers l'avant. De son sommet descend sur la face linguale un pli *Dorcatherium* plus accentué que chez *Lophiomeryx*.

Dans les autres genres, l'entoconide tend à se développer vers l'arrière et le métaconide vers l'avant. Les molaires des Tragulidés se caractérisent par l'apparition d'un pli descendant du sommet du protoconide et venant rejoindre l'extrémité du bras antérieur de l'hypoconide. Ce pli est fréquemment appelé pli *Palaeomeryx*, mais ce dernier, défini chez les Eupecora, se dirige non vers l'extrémité mais vers le flanc antéro-externe de l'hypoconide. Il est évidemment possible qu'il s'agisse bien du même pli dont l'orientation différencierait chez *Tragulus* et chez les Eupecora, mais cette homologie reste à démontrer. Il nous semble donc préférable de distinguer le pli présent chez les Tragulidés, que nous appellerons pli *Tragulus*, du pli *Palaeomeryx*. C'est également le cas des molaires de *Bachitherium* qui sont en revanche dépourvues de pli *Tragulus* comme de pli *Palaeomeryx*.

La région du pli *Dorcatherium* est assez variable chez *Leptomeryx* ; il est parfois complètement absent, ou parfois remplacé par un petit métastylide. Sur le flanc postéro-externe du protoconide il existe en général dans ce genre un pli dirigé vers l'extrémité antérieure de l'hypoconide et que nous pensons être homologue du pli *Tragulus*. *Gelocus* et *Pseudogelocus* possèdent des dents peu sélénodontes, le pli *Dorcatherium* est faible. *Prodremotherium* ressemble à *Gelocus* mais à l'extrémité postéro-interne du métaconide se forme, comme chez les Eupecora, un fort métastylide, peut-être dérivé du pli *Dorcatherium*. Il n'existe ni pli *Tragulus*, ni pli *Palaeomeryx*.

Le pli *Palaeomeryx* apparaît chez *Dremotherium* ; il semble constant chez tous les Eupecora primitifs.

4 - Prémolaires de lait (fig. 34-43)

Fig. 34. - Nomenclature de DP/4 (dent droite, l'avant est à gauche).

Fig. 35-43. - Prémolaires inférieures de lait, DP/3-DP/4 (sauf 40 : DP/2-DP/4). Toutes les figures : x 4 (sauf 36 : x 8). 36, 38, 40 à 43 sont des dents gauches inversées.

35. *Lophiomeryx chalaniati*, Quercy. N° Qu 4106, MNHNP.

36. *Iberomeryx minor*, Quercy. N° Qu 3838, MNHNP, x 8.

37. *Tragulus javanicus*, actuel. N° AE 829, PVH-P6.

38. *Dorcatherium crassum*, Sansan. N° Sa 1001, MNHNP.

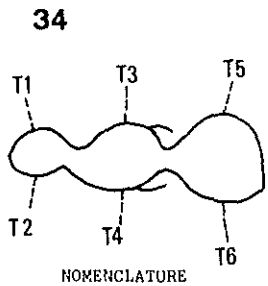
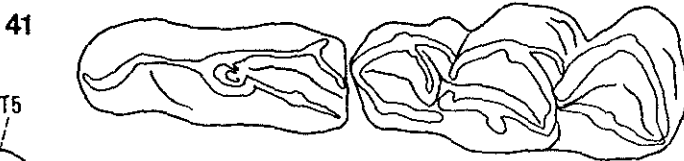
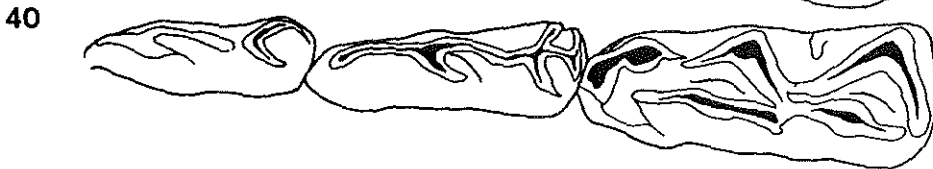
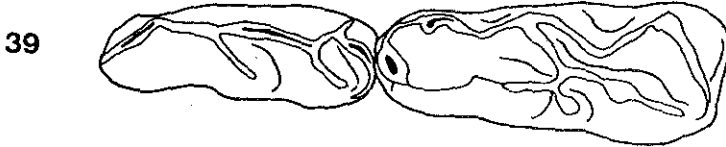
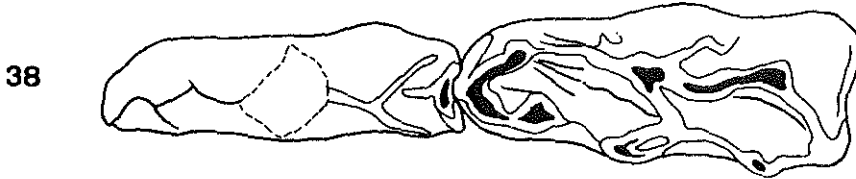
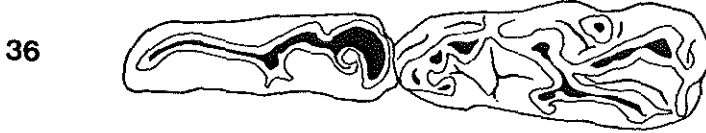
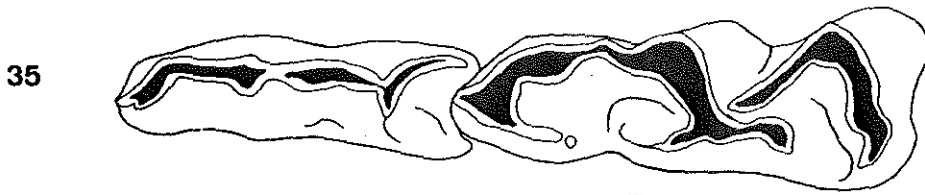
39. *Prodremotherium elongatum*, Quercy. N° Qu 4525, MNHNP. Spécimen avec un fort pli *Tragulus* sur DP/4.

40. *Prodremotherium elongatum*, Quercy. N° 4521, MNHNP. Spécimen sans pli *Tragulus*.

41. *Bachitherium cf. insigne*, Quercy. N° Qu 4510, MNHNP.

42. *Gelocus communis*, Ronzon. N° RZN 327, MNHNP. (DP/3 incomplète)

43. *Dremotherium* sp., Saint-Gérand-le-Puy. N° SG 6575, MNHNP.



NOMENCLATURE

DP/1 (quand elle existe) et DP/2 sont des dents si rarement conservées qu'elles ne nous semblent pas pouvoir livrer d'informations utiles.

La DP/3 est parcourue par une éocrête à laquelle s'adjoint le plus souvent une petite épicroête. On ne peut préciser davantage la morphologie de la seule DP/3 connue d'*Iberomeryx* (Qu 3837), très usée. Dans les autres genres, l'éocrête se bifurque postérieurement : nous considérons que la branche labiale constitue son prolongement distal, la branche linguale pouvant être assimilée à une télocrête. A l'intérieur de la fourche apparaît chez *Lophiomeryx* une petite crête oblique, qui se développe chez *Gelocus*, *Dorcatherium* et *Prodremotherium* en une branche transversale formant le bord distal de la dent, et une branche plus externe et plus antéro-postérieure qui tend à fusionner avec l'éocrête, fermant ainsi une vallée qui demeure ouverte postéro-lingualement (chez certains spécimens de *Prodremotherium*, *Dremotherium*, Pecora). Remarquons donc que la crête disto-labiale n'est pas une éocrête, mais une néoformation.

La DP/3 de *Bachitherium* est construite sur un plan très différent. De l'éoconide partent vers l'arrière deux crêtes dont les parties postérieures tendant à former deux tubercules allongés donnent à cette région l'aspect d'un lobe de molaire. Une morphologie très voisine se retrouve chez *Leptomeryx* (Taylor et Webb 1976, fig. 5C) ainsi que chez les Protoceratidae et il existe donc une corrélation très nette entre la morphologie de DP/3 et celle de P/4, formée dans tous ces genres de deux crêtes parallèles. Peut-on en déduire que toutes les crêtes sont homologues ? La crête externe de la P/4 de *Bachitherium* est-elle bien une anticrête ? Si c'en est bien une, celle de la DP/3 du même genre en est-elle une aussi, ou est-ce une éocrête, comme chez *Leptomeryx* ? Le matériel à notre disposition ne nous permet pas de répondre à ces questions.

Les homologues de DP/4 sont incertaines, et nous appellerons donc les tubercules de l'avant vers l'arrière T1, T3 et T5 pour les externes, T2, T4 et T6 pour les internes (fig. 34).

Chez *Iberomeryx* et *Lophiomeryx* la jonction entre T1 et T3 est très labiale, T2 est incomplet vers l'arrière, T4 est incomplet vers l'avant.

Le développement de T2 et T4 tend à fermer la vallée antéro-linguale dans tous les autres genres. Chez *Dorcatherium* T3 et T5 sont connectés par un pli *Tragulus* tandis qu'un faible pli *Palaeomeryx* descend de T3 vers la colonnette entre les deux derniers lobes ; T4 possède un fort pli *Dorcatherium*.

Chez *Prodremotherium*, le pli *Tragulus* est parfois très net, parfois complètement absent. Le développement de T2 est variable, mais, semble-t-il, indépendant de celui du pli *Tragulus*. En arrière de T4, un styliste remplace le pli *Dorcatherium*.

Le T4 de *Bachitherium*, comme le métaconide des molaires, possède un pli *Dorcatherium*. Sur T3, le pli *Tragulus* est remplacé par un pli *Palaeomeryx* constant, bien que parfois faible. Par rapport aux genres précédents, la principale modification tient au recourbement vers l'intérieur de la branche postérieure du T1, qui peut venir au contact de la branche postérieure du T2. Il subsiste cependant un pli sur le flanc postérieur du T1, analogue à un pli *Tragulus*, vestige de la liaison entre T1 et T3.

Dremotherium est très semblable à *Bachitherium*, la seule différence notable étant le remplacement du pli *Dorcatherium* par un styliste.

C. SQUELETTE POST-CRANIEN

Les os des membres fournissant les meilleurs critères de subdivisions de Neoselenodontia, nous incluerons dans les comparaisons quelques non-Ruminants.

Notre intention n'étant cependant pas d'effectuer une description détaillée de chacun des os, nous ne nous attacherons qu'aux régions significatives en laissant de côté celles qui sont peu variables et la plupart des autapomorphies.

a. axis : chez les Hypertragulidés, comme chez la plupart des mammifères, l'apophyse odontoïde ne forme qu'une simple pointe, alors que chez *Dremotherium* et les Pecora actuels elle s'élargit en croissant. Les surfaces articulaires latérales pour l'atlas sont aussi plus hautes chez *Archaeomeryx*, *Leptomeryx*, les Tragulidés, *Bachitherium* et les Eupecora, que chez les autres Néosélénodontes dont l'axis est connu.

b. humérus : la forte différence de volume entre trochlée et condyle se rencontre déjà chez les Suidés, et l'aspect cylindrique de cette articulation chez les Tylopodes (y compris *Xiphodon*) constitue une autapomorphie de ce groupe.

c. radio-ulna : l'importante réduction de la diaphyse de l'ulna semble avoir été acquise chez les Camelidae d'une part, les Eupecora de l'autre. A peu près parallèlement se forme une échancrure du bord postérieur de la face proximale du radius, renforçant la cohésion de l'ensemble.

d. carpe : le trapèze persiste chez les Hypertragulidés. Il disparaît chez les Tylopodes et chez les Ruminants en même temps que le doigt I. Chez les Eupecora, les Tragulidés et les Leptomerycidés (Webb et Taylor, 1980), le grand os est soudé au trapézoïde pour former un capitatotrapézoïde. Nous avons observé cette fusion chez *Bachitherium* et *Lophiomeryx* ; d'après l'os canon antérieur, elle était certainement réalisée aussi chez *Prodremotherium*. Le carpe est inconnu chez *Gelocus*, *Iberomeryx* et *Amphimeryx*. Ces os sont toujours séparés en dehors des Ruminants.

e. métapodes : la réduction des doigts latéraux et la fusion des métatarsiens III et IV sont apparues plusieurs fois chez les Neoselenodontia. Les métatarsiens sont soudés chez les Camelidés (mais non chez *Xiphodon* et les Protoceratidae) ; parmi les Ruminants ils restent séparés chez *Lophiomeryx* et *Hypertragulus* ; ils sont soudés chez tous les autres mais pas toujours au même degré. Ainsi les métatarsiens III et IV d'*Amphimeryx* sont totalement séparés sur les deux tiers distaux de leur longueur mais étroitement accolés ; la soudure est plus complète mais cependant n'atteint pas l'extrémité la plus distale chez *Iberomeryx*, *Leptomeryx*, les Tragulidés, *Gelocus*, *Bachitherium* et *Prodremotherium*. La fusion complète ne se réalise que chez *Dremotherium* et les autres Eupecora.

La fusion des métacarpiens III et IV est plus rare ; elle se rencontre chez les Camélidés, *Tragulus*, *Prodremotherium*, les Eupecora, et probablement aussi chez certains *Bachitherium* récents (Gaimersheim, Saint-André). Là encore cette fusion a dû apparaître de manière indépendante trois fois au moins. Nous ne sommes pas convaincus cependant qu'elle soit apparue chez les Leptomerycidés : il nous semble plus parcimonieux d'inclure dans les Blastomerycidés les formes miocènes à métacarpiens soudés attribuées par Taylor et Webb (1976) aux Leptomerycidés.

f. fibula : dans tous les taxons considérés sauf *Xiphodon*, *Hypertragulus* et *Tragulus*, la fibula est réduite à un os malléolaire libre. Chez les Tylopodes les deux surfaces par lesquelles elle s'articule sur le tibia sont sub-égales alors que chez les Ruminants l'antérieure est plus petite que la postérieure (qui subsiste seule chez certains Eupecora). Nous pensons que la réduction de la fibula en un os malléolaire s'est donc opérée au moins deux fois.

L'articulation de la fibula sur le calcaneum est largement concave avec une petite convexité antérieure dans tous les cas (y compris chez les non-Ruminants) sauf chez les Tragulidés où elle est à peu près plane, et *Gelocus* chez qui la partie antérieure n'existe plus. Nous pensons qu'il s'agit là de deux autapomorphies.

g. articulation astragalo-calcaneenne : chez les Artiodactyles primitifs, la surface articulaire plantaire de l'astragale est nettement moins large que l'os lui-même, ce qui correspond à un sustentaculum tali peu développé latéralement. Cette disposition se retrouve chez *Amphimeryx* et *Xiphodon*. Chez les autres Néosélénodontes, au contraire, la surface articulaire plantaire s'étend sur la presque totalité de la largeur de l'os.

Chez les Artiodactyles, existe généralement, sur la face latérale de l'astragale, une apophyse dont la face inférieure s'articule sur l'apophyse fibulaire du calcaneum à côté de la fibula. Ces deux apophyses restent en contact lors des mouvements du calcaneum sur l'astragale. Il en est ainsi chez *Xiphodon*. Chez les autres Néosélénodontes, l'apophyse latérale de l'astragale est très réduite ou absente et n'entre plus en contact avec le calcaneum dès que la patte n'est plus en extension : c'est au contraire la face médiale de l'apophyse fibulaire du calcaneum qui glisse sur le bord plantaire de la face latérale de l'astragale.

h. cubo-naviculaire : le cuboïde et le naviculaire sont fusionnés chez tous les Ruminants.

i. ectomesocunéiforme : la soudure de l'ecto- et du mesocunéiforme se retrouve chez tous les Néosélénodontes pour lesquels ces os sont connus, mais aussi chez les Oréodontes, ou d'autres genres plus éloignés. L'ectomesocunéiforme se soude fréquemment ensuite au cubonaviculaire, mais ce caractère est variable même dans une espèce donnée.

j. proportions des segments des membres : les seuls rapports qui varient de façon appréciable sont ceux qui concernent les segments distaux. *Archaeomeryx* et *Hypertragulus* sont primitifs par la brièveté des métapodes que l'allométrie ne suffit pas expliquer : bien que *Tragulus* ne soit pas plus grand que ces deux genres, ses métapodes sont nettement plus allongés. *Lophiomeryx* possède malgré sa taille relativement grande des métatarsiens courts, à peine plus longs que les métacarpiens.

Longueurs comparées	humérus	radius	métacarpe	fémur	tibia	métatarse
<i>Gelocus communis</i> RONZON (Filhol)	109	87	76	130	135	90
<i>Bachitherium curtum</i> ITARDIES	103	90	69	120	150	105
<i>Archaeomeryx optatus</i> (Colbert, 1941)	72	65	35	90	101	54
<i>Hypertragulus calcaratus</i> (Colbert, 1941)	68	58	29	80	80	45
<i>Bachitherium cf. insigne</i> CERESTE	146	141	109	184	216	142
<i>Lophiomeryx chalaniati</i> GAROUILLAS	-	-	97	-	182	100

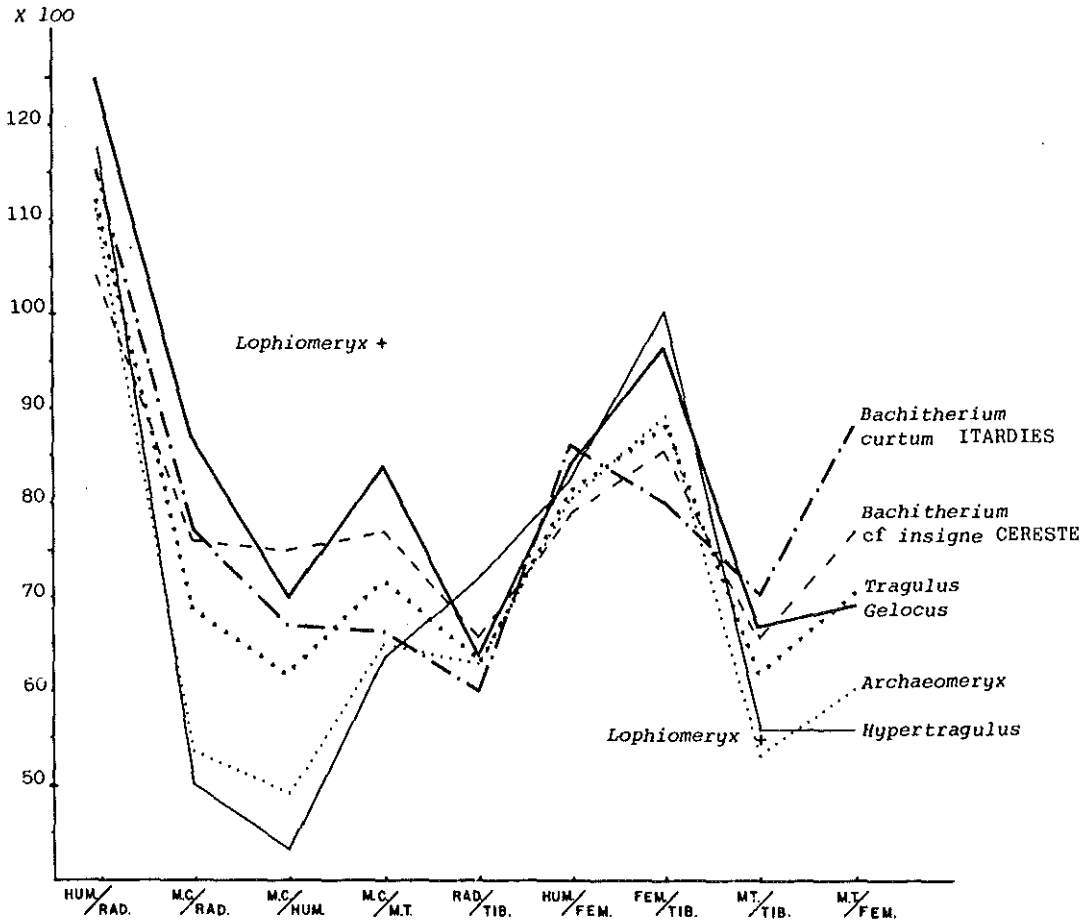


Fig. 44. - Proportions des os des membres chez quelques Neoselenodontia.

IV. CONCLUSIONS

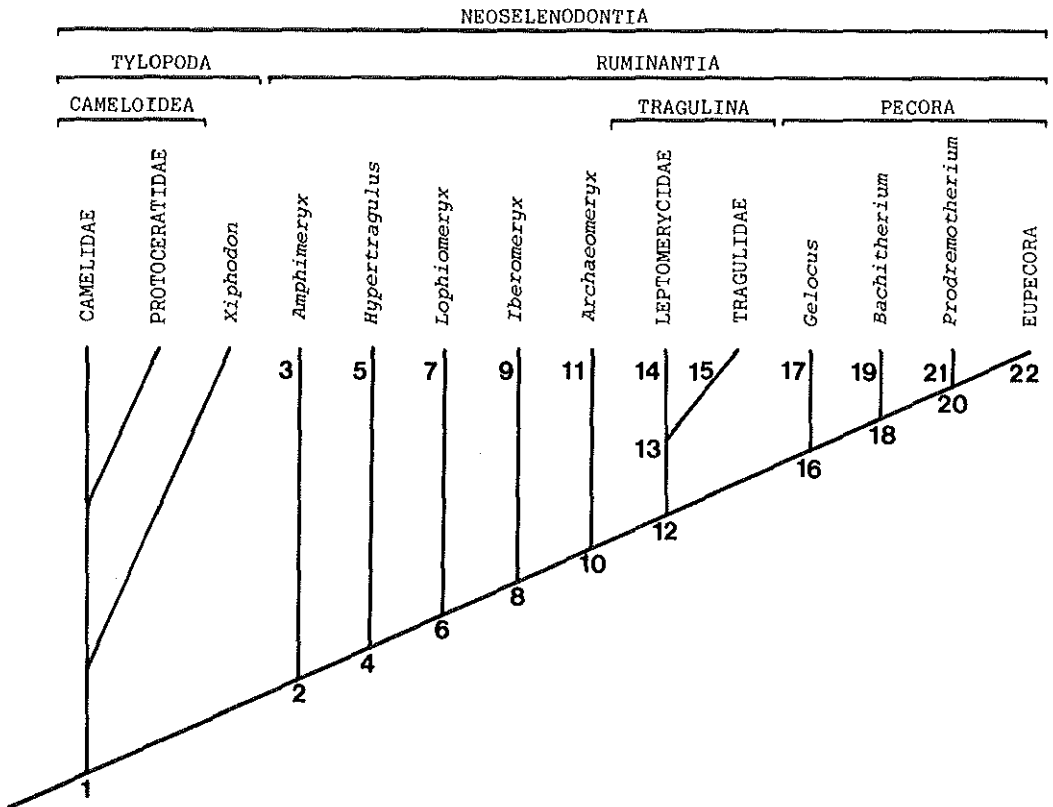
Un grand nombre de cladogrammes peuvent être établis à partir des comparaisons effectuées ci-dessus. Aucun n'est pleinement satisfaisant, nous proposons donc celui qui nous a semblé refléter le mieux la distribution des caractères.

DISCUSSION DU CLADOGRAMME

Le point 1 définit l'ensemble des Neoselenodontia (terme créé par Webb et Taylor, 1980) qui regroupe les Tylopodes et les Ruminants. Pour les animaux actuels, cet ensemble est bien défini par l'acquisition de la rumination. L'estomac des Tylopodes n'étant pas identique à celui des Ruminants, on peut envisager que la rumination a été acquise parallèlement dans ces deux groupes (Langer, 1974). Il est cependant admis qu'au moment de la séparation Tylopodes-Ruminants, l'estomac avait déjà subi des modifications entraînant la formation d'un rumen semblable dans les deux groupes, mais qui a ultérieurement évolué de manière séparée. A l'intérieur des Ruminants il est classique d'isoler les Tragulidés des Pecora ; les premiers ayant un estomac très primitif

et dépourvu d'omasum. Ainsi, si la rumination et la structure de l'estomac permettent pour les formes actuelles de définir des groupes homogènes, il est évident qu'on ne peut tenir compte de ces caractères pour les formes fossiles. Les critères ostéologiques pouvant définir les Néosélénodontes sont très peu nombreux. Nous n'avons retenu que la jonction de l'entoconide et du trigonide sur les molaires inférieures et la fusion de l'ecto- et du mésocunéiforme. Ces deux caractères se retrouvent chez les Oréodontes qui devraient sans doute être inclus dans les Néosélénodontes. Les Tylopodés sont considérés ici comme le groupe-frère des Ruminants. Ils semblent former un ensemble homogène, caractérisé par la présence d'une fossa subarcuata profonde bordée dorsalement par le canal semi-circulaire postérieur (disposition observée également chez *Xiphodon* par Dechaseaux, 1967), par des artères vertébrales traversant les bases des arcs neuraux des vertèbres cervicales, et un humérus à extrémité distale cylindrique. C'est un groupe essentiellement nord-américain.

Point 2 : La fusion du cuboïde et du naviculaire ne se rencontre que chez les animaux regroupés ici sous le nom de Ruminantia. Les deux autres caractères cités apparaissent par parallélisme : les canines inférieures incisiformes chez les Oréodontes et les Protocératidés, la forte réduction ou disparition du processus latéral de l'astragale chez



les Camelidés. Toutefois si on admet que le cuboïde et le naviculaire ont pu se souder indépendamment dans plusieurs groupes, le cladogramme peut être alors très différent (fig. 46).

Cette hypothèse définit de façon satisfaisante les Ruminants ainsi que l'ensemble Tylopodes-Ruminants. Cependant il n'est pas toujours évident de distinguer un os malléolaire d'une fibula ne subsistant à son extrémité distale que sous forme d'un petit nodule. Ainsi *Cainotherium* possède un petit os représentant l'extrémité distale de la fibula, qui peut être libre ou soudé au tibia et ressemble alors à ce qu'on observe chez *Hyemoschus*.

Fig. 45. - Cladogramme des Neoselenodontia.

1. Rumination ; ectomesocunéiforme ; jonction entoconide-trigonide.
2. Cubonaviculaire ; canine inférieure incisiforme ; articulation calcanéostagalienne.
3. Renforcement du paraconule ; prémolaires allongées ; métatarsiens partiellement soudés.
4. Réduction ou perte du paraconule.
5. Prémolaires simples et pointues ; perte du mésostyle ; P/1 caniniforme.
6. Surfaces articulaires antérieures de l'axis plus hautes ; perte du trapèze et du Mc I ; capitato-trapézoïde ; surface proximo-antérieure de l'os malléolaire plus petite que la postérieure ; apparition d'un faible pli *Dorcatherium* ; hypoconide séparé des trois autres tubercules.
7. Prémolaires allongées et pointues ; molaires supérieures très sélénodontes ; cément.
8. Métaconule plus lingual et plus fort.
9. P/4 à crêtes parallèles ; renforcement du pli *Dorcatherium* ; métatarsiens soudés.
10. Disparition de P1/ ; barre post-orbitaire complète ; développement du bras antérieur du métaconide.
11. P/4 à crêtes parallèles ; réduction du pli *Dorcatherium*.
12. Mt II réduit et soudé, Mt V réduit ; Mt III-IV incomplètement soudés, allongés ; développement de T2 et T4 sur DP/4 ; plagiocône en croissant sur la DP3/ ; perte des incisives supérieures.
13. Pli *Tragulus* ; branche postérieure du protocône dirigée plus labialement ; P/4 à crêtes parallèles ; foramens optiques confluent.
14. I/1 en petite défense.
15. Disparition secondaire des crêtes sur les prémolaires inférieures ; disparition de la mastoïde et du processus post-glénoïdien ; fort développement des plis *Tragulus* et *Dorcatherium* ; articulation malléolaire du calcaneum plane.
16. Métacarpiens latéraux incomplets ou absents ; talonide de DP/3 complexe ; apparition d'une télocrête sur les prémolaires inférieures.
17. Articulation malléolaire du calcaneum convexe.
18. Tubercules des molaires plus élevés ; endocône plus développé sur P2/ et P3/ ; bourrelet lingual sur DP3/ ; allongement du diastème mandibulaire ; bras postérieur du protocône dirigé labialement ; tendance à la soudure des métacarpiens.
19. Canine supérieure en crochet, P/1 caniniforme ; anticrête sur P/3 et P/4 ; renforcement du pli *Dorcatherium* ; disparition de la télocrête sur P/4 ; métatarsiens à surface proximale presque circulaire.
20. Epicrête sur les prémolaires inférieures ; fort métastylide sur les molaires inférieures ; Mc III et IV incomplètement soudés ; foramen supra-glénoïdien présent.
21. Perte de P/1.
22. Pli *Palaeomeryx* ; métapodes centraux complètement soudés ; quilles-guides complètes ; apophyse odontoïde en croissant ; bulle lacrymale.

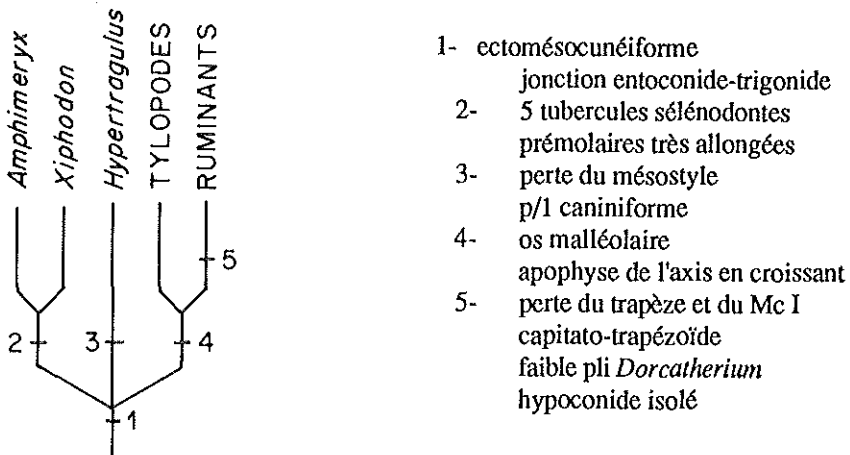


Fig. 46. - Autre hypothèse concernant les relations de parenté chez les Neoselenodontia.

Point 4 : la présence de molaires supérieures séléodontes à quatre tubercules par disparition du paraconule est considérée comme un caractère de Néoséléodontes par Webb et Taylor (1980). Nous avons évoqué à plusieurs reprises le problème posé par *Amphimeryx* ; rappelons brièvement que dans ce genre seraient associées des molaires avec un très fort paraconule et une patte avec un cubo-naviculaire et des métatarsiens soudés en partie. *Xiphodon*, considéré comme un Tylopode par Dechaseaux (Dechaseaux, 1967), possède également des molaires supérieures à cinq tubercules ; mais les autres Tylopodes ont perdu leur paraconule. Si les Xiphodontidés sont bien des Tylopodes, il faut admettre qu'au moment de la séparation Tylopodes-Ruminants, les molaires supérieures possédaient encore un paraconule qui disparaîtra par parallélisme dans les deux groupes. Une telle disparition n'est pas unique, ainsi les Oréodontes ont presque tous des molaires supérieures séléodontes à quatre tubercules ; un petit paraconule s'observe aussi chez *Simimeryx*, qui serait un Hypertragulidé.

Point 6 : la monophylie du groupe défini par les synapomorphies du point 6 est une des mieux établies du cladogramme ; elle n'implique en effet qu'un minimum de parallélismes avec les Tylopodes (élévation des surfaces articulaires de l'axis, perte du trapèze et du métacarpien I).

Point 8 : l'ordre des dichotomies 6 et 8 ne repose que sur la position plus linguale et la taille supérieure du métaconule des molaires supérieures d'*Iberomeryx* comparé à celui de *Lophiomeryx*.

Point 10 : le meilleur caractère permettant de séparer les Ruminantia plus évolués de *Lophiomeryx* et d'*Iberomeryx* est la fermeture de la vallée antérieure des molaires inférieures par le développement du métaconide. L'absence de fusion des métatarsiens chez *Archaeomeryx* interdit à notre avis de réunir ce genre aux Leptomérycidés malgré leurs similitudes dentaires. La soudure de ces os chez *Iberomeryx* serait alors due à une évolution parallèle. Il en est de même de la structure de P/4, avec ses crêtes parallèles, qui ont dû, selon notre cladogramme, apparaître trois fois chez les Ruminants.

Point 13 : nous avons regroupé *Leptomeryx* et les Tragulidés principalement à cause de la présence d'un pli *Tragulus*. Webb et Taylor (1980) font des Tragulidés le

groupe-frère de l'ensemble *Leptomeryx* + Pecora. Cependant les caractères qu'ils utilisent pour définir cet ensemble sont à notre avis plésiomorphes par rapport aux Tragulidés.

Point 16 : la position de *Gelocus* et du genre voisin *Pseudogelocus* n'est pas fermement établie en partie parce que leurs crânes sont inconnus et leurs restes crâniens rares et mal conservés ; la dentition d'aspect bunodonte et l'absence de branche postérieure du protocône aux molaires supérieures sont les principaux caractères qui inciteraient à placer ces genres avant l'ensemble Tragulidés-*Leptomeryx*, mais la position que nous avons adoptée explique mieux la ressemblance de leurs prémolaires inférieures (surtout celles de l'espèce plus évoluée *G. villebramarensis*) avec celles de *Prodremotherium*. Nous n'avons pas découvert d'autapomorphie nette de *Gelocus* que nous considérons comme le plus primitif des Pecora.

Point 22 : les Eupecora dans lesquels nous incluons *Dremotherium* sont assez bien définis. Notons que nous ne donnons pas à ce terme la même acception que Webb et Taylor (1980) ou Ginsburg (1985) ; pour ces auteurs ce groupe ne comprend que les Ruminants à appendices crâniens, synapomorphie que nous ne reconnaissons pas comme valable puisqu'on sait depuis longtemps que les cornes ne sont pas homologues dans les diverses familles (Giraffidae, Cervidae, Bovidae...). Une discussion plus détaillée de ce groupe sort du cadre de cet article.

Classification des Neoselenodontia

Ordre Artiodactyla

Sous-ordre Neoselenodontia

Infra-ordre Tylopoda

Plésion *Xiphodon*

Super-famille Cameloida

Infra-ordre Ruminantia

Plésion *Amphimeryx*

Plésion Hypertragulidae

Plésion *Lophiomeryx*

Plésion *Iberomeryx*

Plésion *Archaeomeryx*

Parvordre Tragulina

Plésion Leptomerycidae

Famille Tragulidae

Parvordre Pecora

Plésion *Gelocus*

Plésion *Bachitherium*

Plésion *Prodremotherium*

Sous-parvordre Eupecora

Addendum : nous avons pris connaissance tout récemment de l'article de C. M. Janis (C.M. Janis, 1987 : Grades and clades in Hornless Ruminant evolution : the reality of the Gelocidae and the systematic position of *Lophiomeryx* and *Bachitherium*

in Journal of Vertebrate Paleontology 1987, 7 (2), 200-216, 10 fig.) dans lequel l'auteur considère *Lophiomeryx* et *Bachitherium* comme les genres-types de deux nouvelles familles : les Lophiomerycidae et les Bachitheriidae (considérées comme des Tragulina). Notre travail étant alors sous presse, il n'a pas été possible de discuter les opinions formulées par cet auteur.

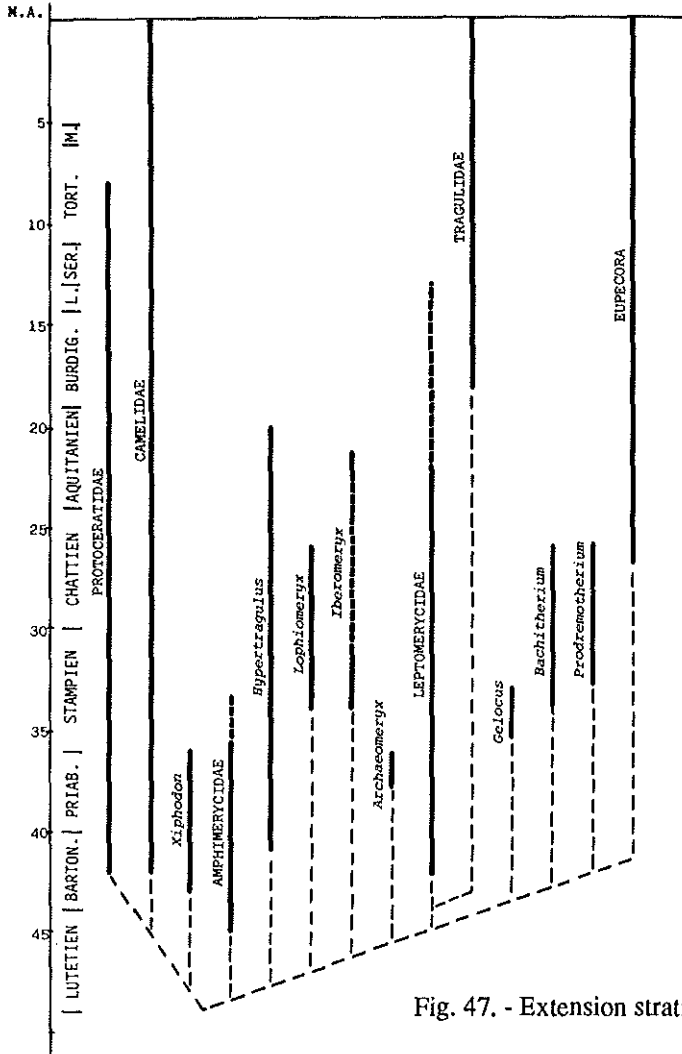


Fig. 47. - Extension stratigraphique des principaux taxons.

REMERCIEMENTS

Nous remercions particulièrement pour l'aide apportée lors de la réalisation de ce travail : MM. D.E. Russell et D. Molin (MNHN, Paris), Y. Jehenne (Faculté des Sciences, Poitiers), C. Guérin et A. Prieur (Faculté des Sciences, Lyon), M. Philippe (Musée Guimet, Lyon), J. Amprimoz (Musée du Puy), P. Martini (Réserve géologique, Digne), B. Engesser (Naturhistorisches Museum, Bâle), Dr. K.A. Kollman et K. Schütz (Naturhistorische Museum, Vienne), K. Heissig et Mlle O. Wehner (Université de Munich). Les dessins sont dus au talent de Dominique Visset.

Les missions de Denis Geraads à Lyon, au Puy, à Bâle, Munich et Vienne ont été financées par la chaire de Paléanthropologie et Préhistoire du Collège de France (Dir. Y. Coppens).

ABREVIATIONS

- PVH-P6 : Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université de Paris VI
 MNHNP : Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
 FSL : Laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences de Lyon

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AYMARD A., 1846. - Essai monographique sur un nouveau genre de Mammifère fossile trouvé dans la Haute-Loire et nommé *Entelodon*. *Ann. Soc. Agric. Puy*, 12 : 227-267, 1 pl.
- BOUVRAIN G., GERAADS D., 1985. - Un squelette complet de *Bachitherium* (Artiodactyla, Mammalia) de l'Oligocène de Céreste (Alpes de Haute-Provence). Remarques sur la systématique des Ruminants primitifs. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, II, 300 (2) : 75-78.
- BOUVRAIN G., GERAADS D., SUDRE J., 1986. - Révision taxonomique de quelques Ruminants oligocènes des phosphorites du Quercy. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, II, 302 (2) : 101-104, 2 fig.
- BRUNET M., JEHENNE Y., 1976. - Un nouveau Ruminant primitif des molasses oligocènes de l'Agenais. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), 23 (6) : 1659-1664, 4 fig.
- COLBERT E.H., 1941. - The osteology and relationships of *Archaeomeryx*, an ancestral Ruminant. *Am. Mus. Novit.*, 1135 : 1-24, 6 fig.
- COPE E.D., 1873. - Fourth notice of extinct Vertebrata from the Bridger and Green River Tertiaries. *Palaeont. Bull.*, 17 : 1-4.
- DECHASEAUX C., 1967. - Artiodactyles des phosphorites du Quercy. 2. Etude sur le genre *Xiphodon*. *Ann. Pal. (Vertébrés)*, 53 (1) : 23-63, 11 fig.
- DECHASEAUX C., 1974. - Artiodactyles primitifs des phosphorites du Quercy. *Ann. Pal. (Vertébrés)*, 60 (1) : 59-100, 28 fig., 1 tabl.
- DEPERET C., DOUXAMI H., 1902. - Les Vertébrés oligocènes de Pyrimont-Challonges. *Mém. Soc. Pal. Suisse*, 29 : 1-90, 7 fig., 6 pl.
- DESTOMBES J.-P., 1962. - Description géologique du bassin oligocène de Manosque-Forcalquier (Lubéron oriental). *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, 58 (266) : 1-101, 3 pl., 1 carte.
- DUCREUX J.-L., HUGUENEY M., TRUC G., 1985. - La formation des calcaires et lignées de Sigonce (Oligocène moyen, Bassin de Forcalquier, Alpes-de-Haute-Provence) : datation à l'aide des mammifères ; reconstitution des milieux de dépôts. *Géobios*, 18 (1) : 109-114, 1 fig., 1 tb.
- FILHOL H., 1877. - Recherches sur les phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre, et spécialement des mammifères. *Ann. Sc. géol.*, 8 (1) : 1-340, 28 pl.
- FILHOL H., 1882. - Mémoires sur quelques mammifères fossiles des phosphorites du Quercy. Toulouse, Vialelle. 134 p., 10 pl.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E., 1833. - Considérations sur les ossements fossiles, la plupart inconnus, trouvés et observés dans les bassins d'Auvergne. *Rev. Encycl.*, 59 : 76-95.
- GINSBURG L., 1985. - Essai de phylogénie des Eupecora (Ruminantia, Artiodactyla, Mammalia). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, II, 301 (17) : 1255-1257.
- HEINTZ E., 1970. - Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. natn. Hist. Nat.*, 22 : 1-303, 319 fig., 131 tabl., 40 pl.
- HEISSIG K., 1978. - Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. *Mitt. Bayer. Staatssal. Paläont. hist. Geol.*, 18 : 237-288, 7 fig.
- JEHENNE Y., 1977. - Description du premier crâne du genre *Prodremotherium* FILHOL 1977 (Ruminant primitif de l'Oligocène eurasiatique). *Géobios*, *Mém. spéc.* 1 : 233-237, 1 pl.

- JEHENNE Y., 1985. - Les Ruminants primitifs du Paléogène et du Néogène inférieur de l'Ancien Monde : systématique, phylogénie, biostratigraphie. Thèse Univ. Poitiers, 269 p., 40 fig., 7 pl., 20 tabl.
- LANGER P., 1974. - Stomach evolution in the Artiodactyla. *Mammalia*, 38 (2) : 295-314, 8 fig.
- LEIDY J., 1853. - Remarks on a collection of fossil Mammalia from Nebraska. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 6 : 392-394.
- MATTHEW W., GRANGER W., 1925a. - New Ungulates from the Ardyn Obo formation of Mongolia, with faunal list and remarks on correlation. *Am. Mus. Novit.*, 195 : 1-12, 13 fig.
- MATTHEW W., GRANGER W., 1925b. - New Mammals from the Shara Murun Eocene of Mongolia. *Am. Mus. Novit.*, 196 : 1-11, 10 fig.
- PILGRIM G.E., 1928. - The Artiodactyla of the Eocene of Burma. *Pal. Indica*, N.S., 13 : 1-39, 4 pl.
- POMEL A., 1848. - Recherches sur les caractères et les rapports entre eux des divers genres vivants et fossiles de Mammifères ongulés. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 26 (1) : 686-688.
- POMEL A., 1853. - Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrogéographique supérieur de la Loire. Paris, Baillière, 140 p.
- QIU Z., 1978. - Late Eocene Hypertragulids of Baise Basin, Kwangsi. *Vert. Palas.*, 16 (1) : 7-12, 2 pl.
- SAPORTA G. (de), 1891. - Recherches sur la végétation du niveau aquitainien de Manosque. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 9 (2-3) : 83 p., 3 fig., 20 pl.
- SAUVAGE H.E., 1880. - Notice sur les poissons tertiaires de Céreste (Basses-Alpes). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3 (8) : 439-451, pl. 3 et 12.
- SCHAUB S., 1948. - *Elomeryx minor* (DEPERET), ein Bothriodontine aus dem Schweizerischen Aquitanien. *Eclogae geol. helv.*, 41 (2) : 340-347, 3 fig., 1 pl.
- SCHLOSSER M., 1886. - Beiträge zur Kenntniss der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar und Unpaarhufer. *Morph. Jahrb.*, 12 : 1-136, 6 pl.
- SCHLOSSER M., 1902. - Beiträge zur Kenntniss der Säugetierreste aus den Sudeutschen Bohnerzen. *Geol. Pal. Abh.*, N.F. 5, 3 : 1-144, 5 pl.
- SCHMIDT-KITTLER N., STORCH G., 1985. - Ein vollständiges Theridomyiden-Skelett (Mammalia : Rodentia) mit Rennmaus-Anpassungen aus dem Oligozän von Céreste, S-Frankreich. *Senckenbergiana Lethae*, 66 (1/2) : 89-109, 17 fig., 4 tb.
- SCOTT W.B./, 1940. - The mammalian fauna of the White River Oligocene. Artiodactyla. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, N.S., 28 : 363-746, 42 pl.
- SIGE B., 1971. - Anatomie du membre antérieur chez un Chiroptère Molossidé (*Tadarida* sp.) du Stampien de Céreste (Alpes de Haute-Provence). *Palaeovertebrata*, 4 (1) : 1-38, 9 fig., 1 pl.
- 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. EPHE*, 1 : 1-229, 23 fig., 22 pl., 19 tb.
- SUDRE J., 1984. - *Cryptomeryx* SCHLOSSER, 1886, Tragulidé de l'Oligocène d'Europe, relations du genre et considérations sur l'origine des Ruminants. *Palaeovertebrata*, 14 (1) : 1-31, 25 fig.
- SUDRE J., 1986. - Le genre *Bachitherium* FILHOL 1882 (Mammalia, Artiodactyla), diversité spécifique, phylogénie, extension chronologique. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, II, 303 (8) : 749-754, 1 pl.
- TAYLOR B.E., WEBB S., 1976. - Miocene Leptomerycidae (Artiodactyla, Ruminantia) and their relationships. *Am. Mus. Novit.*, 2596 : 1-22, 7 fig.
- THEOBALD N., 1937. - Les Insectes fossiles des terrains oligocènes de France. Thomas, Nancy, 473 p., 17 fig., 29 pl.
- TROFIMOV B.A., 1957. - Nouvelles données sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie. *Curs. Conf. Inst. "Lucas Mallada"*, 4 : 137-141, 12 fig.
- VANDEBROEK G., 1969. - Evolution des Vertébrés. Masson, Paris. 583 p., 390 fig.

WEBB S., TAYLOR B.E., 1980. - The phylogeny of hornless Ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 167 (3) : 121-157, 11 fig.

ZHENG J., 1978. - Description of some late Eocene Mammals from Lian-Kan formation of Turfan Basin, Sinkiang. *Mém. Inst. Vert. Palaeont. Palaeoanthrop. Acad. Sin.*, 13 : 116-125.

PLANCHE 1

Squelette du *Bachitherium* cf. *insigne* de Cereste ; échelle : 10 cm.

PLANCHE I

