

UN CRANE DE CHALICOTHERE (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) DU MIOCENE SUPERIEUR DE MACEDOINE (GRECE) : REMARQUES SUR LA PHYLOGENIE DES CHALICOTHERIINAE

par

Louis de BONIS *, Geneviève BOUVRAIN **, George KOUFOS *** & Pascal TASSY **

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Summary.....	136
Introduction	137
<i>Macrotherium macedonicum</i> n. sp.	138
Calvarium.....	138
Description	138
Vue supérieure	139
Vue latérale	139
Vue postérieure	139
Vue ventrale	140
Comparaisons.....	142
" <i>Macrotherium</i> " <i>brevirostris</i> de Tung Gur	142
<i>Macrotherium grande</i> de Sansan	143
<i>Macrotherium grande</i> de Neudorf	144
Crâne de La Grive Saint-Alban (Isère)	145
Maxillaire de Saint Gaudens	145
Fragment de crâne de Vathylakkos	147
Mandibule.....	147
Description	147
Comparaisons.....	147

* Université de Poitiers, Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, 40 av. du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France.

** Université de Paris VI, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, 4 pl. Jussieu, 75252 Paris, France (URA 12 et 1761 du CNRS).

*** Université de Thessalonique, Département de Géologie et Paléontologie, 54006 Thessaloniki, Grèce.

Mots-clés: Chalicotheriidae, Miocène, Grèce, Phylogénie, Cladistique.

Key-words: Chalicotheriidae, Miocene, Greece, Phylogeny, Cladistics.

Denture supérieure	149
Description	149
Comparaisons	150
" <i>Macrotherium</i> " <i>brevirostris</i>	150
<i>Macrotherium grande</i>	150
<i>Chalicotherium goldfussi</i>	150
Maxillaire de La Grive Saint-Alban	151
Maxillaire de Saint Gaudens	151
Maxillaire de Vathylakkos	152
Denture inférieure	152
Description	152
Comparaisons	154
<i>Macrotherium grande</i> de Sansan et Neudorf	154
" <i>Macrotherium</i> " cf. <i>brevirostris</i>	154
<i>Chalicotherium goldfussi</i>	154
<i>Chalicotherium wuduensis</i>	154
Maxillaire de La Grive Saint-Alban	155
" <i>Chalicotherium styriacum</i> "	156
Vertèbres cervicales	157
Atlas	157
Epistropheus (axis)	157
Discussion	158
Les crânes	158
Denture	158
Evolution de la denture supérieure	158
Evolution de la denture inférieure	159
Le problème des incisives inférieures	162
Conclusion sur l'évolution de la denture	162
Relations de parenté du chalicothère de Dytiko: analyse de parcimonie	162
La matrice de caractères	162
Les résultats	163
<i>Butleria</i> n. g.	169
Discussion sur la taxonomie des Chalicotheriinae	169
Répartition stratigraphique des genres <i>Macrotherium</i> et <i>Chalicotherium</i>	172
Conclusion	172
Remerciements	173
Références	173
Légendes des planches	176

RESUME

La découverte dans le gisement turolien (Miocène supérieur) de Dytiko 3 (Macédoine/Grèce) d'un crâne presque complet pourvu des deux branches de la mandibule et de deux vertèbres cervicales (atlas et epistropheus) apporte une contribution fondamentale à la connaissance des Chalicotheriinae. Après la description de ces restes, leur comparaison avec les autres spécimens permet de montrer que ce crâne se distingue par une face très raccourcie et une partie cérébrale globuleuse. Il appartient à une nouvelle espèce du genre *Macrotherium*, qui est dissocié du genre *Chalicotherium*, *M. macedonicum*. Ce genre co-existe avec *Chalicotherium* dans le Miocène. L'analyse cladistique montre que l'espèce décrite dans le Miocène inférieur de Rusinga (Kenya) doit être rapporté à un genre nouveau *Butleria* n. g.

SUMMARY

A skull of *Chalicotherium* (Mammalia, Perissodactyla) from the Late Miocene of Macedonia (Greece): remarks on the phylogeny of the Chalicotheriinae. The discovery in the Turolian (Late Miocene) of Dytiko 3 (Macedonia, Greece) of a complete skull with mandibles and cervical vertebrae atlas and epistropheus, is a very important contribution to the knowledge of the subfamily Chalicotheriinae. After the description, the comparison with other specimens of Miocene chalicotheres permits the revival of the generic name *Macrotherium* with a new species *M. macedonicum*. This genus is mainly characterized by a short snout and an inflated cerebral skull. It coexists during the Miocene with *Chalicotherium*. A cladistic analysis leads to conclusion that the species which has been described from the Early Middle Miocene of Rusinga must be identified as the type-species of a new genus: *Butleria*.

INTRODUCTION

Les Chalicotherioidea constituent, à l'intérieur des Perissodactyla, un ensemble quelque peu particulier. Leurs traits anatomiques contradictoires en apparence, ont longtemps mis en échec la sagacité des chercheurs. La première pièce décrite, une phalange unguéale, était attribuée par Cuvier (1822) à un pangolin de taille gigantesque, c'est-à-dire à un *Pholidota* ("édenté"). Quelques années plus tard Kaup & Scholl (1832) signalaient, en provenance de la localité d'Eppelsheim, Miocène supérieur d'Allemagne, des os des membres de cet "édenté" mais aussi des restes dentaires d'un Perissodactyla de grande taille que Kaup (1833) désignera sous le nom de *Chalicotherium goldfussi*. Des ossements du même type, décrits sous des noms divers, devaient être signalés par la suite dans d'autres gisements tertiaires qui contenaient aussi des dents voisines de celles de *Chalicotherium*. La découverte par Filhol (1890) dans le gisement de Sansan (Gers) d'un squelette associant en connexion anatomique tous ces éléments allait permettre de les réunir dans un même ensemble de périssodactyles munis de griffes, les Chalicotherioidea. Ceux-ci comprennent deux familles, Eomoropidae et Chalicotheriidae, cette dernière divisée en Schizotheriinae et Chalicotheriinae. La deuxième sous-famille renferme, selon les révisions les plus récentes (Coombs, 1989; Zapfe, 1979), deux genres, *Chalicotherium* KAUP, 1833 et *Nestoritherium* KAUP, 1859, avec une douzaine d'espèces, décrites à l'origine sous divers noms de genres, qui se répartissent du Miocène au Plio-Pléistocène. *C. pilgrimi*, *C. rusingense* et *C. wetzleri* appartiennent au Miocène inférieur ou moyen respectivement d'Asie, d'Afrique et d'Europe. *C. brevirostris* a été trouvée dans un site de Tung Gur (Mongolie) attribué au Miocène moyen (sommet de MN 7-8). *C. grande* provient de gisements du Miocène moyen d'Europe alors que *C. salinum* semble lui faire pendant en Asie. *C. goldfussi* est signalée dans le Miocène supérieur de même que *C. wuduensis*, *C. styriacum* et *C. baltavarensis*. *Nestoritherium sivalense* et *N. sinense* semblent être cantonnées dans le Plio-Pléistocène d'Asie.

La découverte d'un crâne complet d'un individu adulte de Chalicotheriinae accompagné des deux premières vertèbres cervicales, atlas et axis, dans le gisement du

Miocène supérieur (MN 13) de Dytiko 3 (DKO) en Macédoine (Grèce) va nous permettre de faire mieux connaître l'anatomie crânienne des formes du Miocène supérieur d'Europe et de préciser certaines tendances évolutives de la sous-famille. Ces restes portent le numéro de collection DKO 234 et sont conservés à l'Université de Thessalonique.

Jusqu'à ce jour les restes crâniens de Chalicotheriinae se limitent à un crâne complet trouvé à la Grive Saint-Alban (Isère), un calvarium de Sansan (Gers) décrit et figuré par Blainville (1839-1864) mais qui semble avoir disparu, un calvarium provenant de Tung Gur en Mongolie (Colbert, 1934) et quelques fragments découverts à Neudorf, Sansan, Saint Gaudens et Vathylakkos. Les restes dentaires sont plus répandus mais leur interprétation est plus délicate. Le spécimen de Dytiko apporte donc des éléments fondamentaux pour la connaissance des chalicothères et permet de mieux comprendre les relations phylétiques à l'intérieur de cette sous-famille. Cette étude nous a conduit à rétablir le genre *Macrotherium* LARTET 1837, considéré jusqu'à présent comme synonyme de *Chalicotherium* KAUP, 1833, et à créer une espèce nouvelle pour ce matériel: *Macrotherium macedonicum*.

***Macrotherium macedonicum* n. sp.**

Diagnose: *Macrotherium* de taille moyenne au crâne encore plus raccourci que celui de l'espèce-type. Molaires supérieures évoluées, paralophe réduit n'atteignant pas le protocône, ce dernier tubercule repoussé jusqu'au milieu du bord interne de la dent. P² supérieure uniradiculée courte et étirée transversalement; P₄ inférieure avec entoconide net; symphyse longue; métastylide des molaires peu détaché du métaconide; vertèbres cervicales relativement courtes.

Holotype: crâne presque complet (calvarium et mandibule) accompagné des deux premières vertèbres cervicales (DKO 234) - Université de Thessaloniki.

Gisement-type: Dytiko 3 (DKO), Macédoine, Grèce.

Niveau: Miocène supérieur (Turolien, MN 13).

Derivatio nominis: macédonien, d'après l'origine géographique.

CALVARIUM

DESCRIPTION

Le calvarium est entier, exceptée la partie la plus antérieure, et a subi une légère déformation latérale. Presque toutes les sutures sont fermées. Au premier abord on constate la hauteur de la face et de la voûte crânienne ainsi que la brièveté à la fois de la face et de l'arrière-crâne.

Vue supérieure

(Pl. 1, fig. a; pl. 2)

Le nasal, fortement raccourci, ne dépasse qu'à peine le niveau du foramen infra-orbitaire. Il a une forme de triangle à base élargie le long d'une suture fronto-nasale à contour cordiforme qui rappelle beaucoup celle d'un tapir. Le frontal émet une apophyse postorbitaire perforée d'un large foramen comme il en existe chez d'autres Chalicotheriidae tel *Moropus* (Holland & Peterson, 1914, pl. 48). Les arêtes temporales se réunissent vers la partie moyenne du crâne en une crête sagittale qui se poursuit jusqu'au supra-occipital où elle se divise pour donner naissance aux crêtes lambdoïdes qui redescendent vers l'arcade zygomatique en délimitant une dépression allongée le long de la boîte crânienne. Les arcades zygomatiques courtes bordent des fosses temporales peu étendues. La boîte crânienne apparaît très volumineuse pour un Chalicotheriidae.

Vue latérale

(Fig. 1; pl. 1, fig. d et e; pl. 3)

Le maxillaire est très haut et il s'infléchit en avant vers le plan sagittal du crâne. Il est creusé d'une dépression parallèle au bord latéral de l'ouverture nasale. Un large foramen infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de la première molaire. Latéralement, entre le nasal et le maxillaire, on remarque un petit os surnuméraire triangulaire qui rappelle quelque peu l'apophyse inférieure du nasal qui, chez les tapirs, s'étend le long du bord antéro-supérieur du maxillaire. Le lacrymal s'étend légèrement sur la face sans atteindre le nasal. Le tubercule lacrymal, sur le rebord de l'orbite, est assez fort. Le jugal débordé peu sur la face; une forte tubérosité sur la face ventrale correspond à l'insertion antérieure du masseter. Plus en arrière s'élève une apophyse postorbitaire modérée. Les orbites, peu profondes, ont un plancher plan mais creusé cependant d'une gouttière antéro-postérieure analogue à celle des tapirs. Les arcades zygomatiques sont hautes surtout dans leur portion moyenne et s'abaissent un peu en approchant de la cavité glénoïde. Une rainure profonde prolonge le foramen optique en direction de l'orbite. Audessous, existe une large lacune qui sépare le haut de la lame palatino-ptérygoïdienne de la paroi latérale du crâne. Les apophyses ptérygoïdiennes inférieures ont un développement modéré. L'écaille du squamosal est haute et son profil supérieur arrondi. L'apophyse postglénoïde apparaît forte et robuste et l'apophyse paroccipitale grêle, allongée vers l'arrière et le bas. Entre les deux on distingue le méat auditif externe surmonté par un fort tubercule qui prolonge la crête lambdoïde et, plus en arrière, l'apophyse post-tympanique du squamosal qui s'étale largement. Les condyles ne font pas saillie en arrière du crâne.

Vue postérieure

(Pl. 1, fig. c; pl. 5, fig. 1)

La face occipitale est large à contour supérieur arrondi. Le triangle interpariétal (Barone, 1966), limité latéralement par les crêtes lambdoïdes, se trouve dans un plan

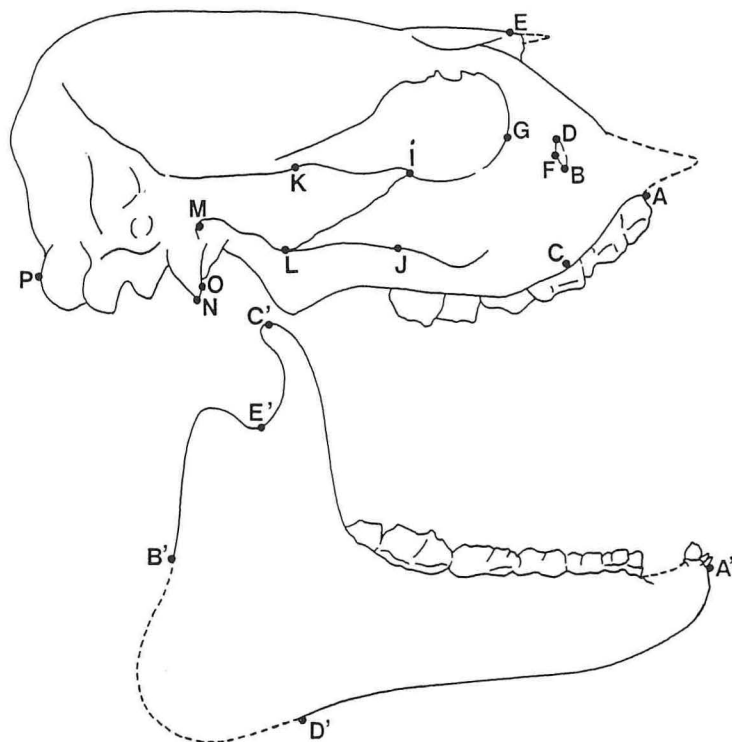


Figure 1.— *Macrotherium macedonicum* n. sp. Points de référence des mensurations du calvarium et de la mandibule (tableaux 1a et 1b).

oblique par rapport à la face occipitale et à la face supérieure du crâne. Au-dessous, on trouve le tubercule occipital suivi vers le bas par une crête médiane courte et aiguë. Les condyles sont allongés verticalement et les apophyses paroccipitales, dirigées latéralement vers le bas. Au-dessus de celles-ci on distingue le renflement des apophyses post-tympaniques.

Vue ventrale

(Pl. 1, fig. b; pl. 4)

Malgré une certaine déformation, il apparaît que le palais à une allure trapézoïdale et que les rangées des dents jugales convergent vers l'avant. Les choanes s'ouvrent à la hauteur de l'arrière de M^3 . Les arcades zygomatiques sont robustes et montrent en avant une zone boursouflée correspondant à l'insertion antérieure du muscle masseter. Une région déprimée forme gouttière entre cette boursoufflure et la troisième molaire. Il existe un canal de l'alisphénoïde dans lequel débouche le foramen rond, le foramen ovale, relativement petit mais distinct du trou déchiré moyen, se trouvant en peu en retrait. Les cavités glénoïdes, grandes, planes et elliptiques, sont suivies de fortes apophyses post-glénoïdiennes. Celles-ci, aplaties dans le sens cranio-caudal, portent sur leur face antérieure une large facette d'articulation pour la partie postérieure du condyle

	DKO 234	AMNH 26518	LGR 1065
AB - P ² / foramen infra-orbitaire	65,0	77,0	97,0
BC - Foramen infra-orbitaire / plan alvéolaire	46,0	41,0	56,4
BD - Hauteur du foramen infra-orbitaire	14,0	20,5	18,0
DE - Hauteur au-dessus du foramen infra-orbitaire	(93,0)	95,0	
FG - Distance minimale foramen infra-orbitaire / orbite	35,0	46,0	61,0
HM - Longueur arcade zygomatique	152,0	195,0	180,0
IJ - Hauteur de l'arcade zygomatique (jugal)	41,6	37,5	27,0
IL - Longueur de la suture jugal-squamosal	64,0	67,5	
KL - Hauteur de l'arcade zygomatique (squamosal)	34,4	34,0	26,5
QH - Hauteur minimale apophyse postglenoïde / crête lambdoïde	57,6	73,0	90,0
OP - Distance apophyse postglenoïde / condyle	102,0	105,0	124,0
Largeur de l'apophyse postglenoïde	30,0	35,0	37,0
Largeur interne P ² -P ²	(44,0)	57,0	
Largeur interne M ¹ -M ¹	(53,0)	57,0	
Largeur interne M ³ -M ³	(67,0)	65,0	
Largeur bizygomatique	217,0	220,0	
Diamètre antéro-postérieur de la cavité glénoïde	32,0	29,0	40,0
Diamètre latéral de la cavité glénoïde	61,0	64,0	63,5
Longueur interne de la bulle tympanique	45,5	47,4	
Largeur bicondylienne	76,7		
Largeur occipitale	174,6		228,0
Hauteur d'un condyle	42,6	56,5	56,2
Largeur d'un condyle	23,0	31,0	30,0

Tableau 1a.— Mensurations comparées des crânes DKO 234 (*Macrotherium macedonicum* n. sp.), AMNH 26518 ("*Chalicotherium*" *brevirostris*) et Lgr 1065 (*Chalicotherium goldfussi*). Pour les lettres voir la figure 1.

Longueur de la mandibule (A'-B')	297
Hauteur sous P ₂ -P ₃	52
Hauteur sous P ₃ -P ₄	55
Hauteur sous P ₄ -M ₁	58
Hauteur sous M ₁ -M ₂	63
Hauteur sous M ₂ -M ₃	65
Hauteur sous l'apophyse coronoïde (C'-D')	215
Hauteur de l'apophyse coronoïde (C'-E')	58
Largeur du condyle	61
Épaisseur sous M ₂ -M ₃	34

Tableau 1b.— Mensurations de la mandibule DKO 234 (*Macrotherium macedonicum*). Pour les lettres voir la figure 1.

mandibulaire. La bulle tympanique est étirée et coudée à 120°. La portion antérieure possède une paroi latérale et une paroi ventrale planes; la portion postérieure constitue un conduit auditif externe ossifié à parois épaisses. Entre les deux, une forte apophyse vaginale aplatie domine la fosse d'insertion du stylo-hyoïdien. Le basisphénoïde a une face inférieure mousse alors que celle du basi-occipital présente une arête aiguë. Il n'y a aucune trace d'un foramen carotidien à l'intérieur du trou déchiré postérieur. Le foramen condylien s'ouvre entre ce dernier et l'extrémité antéro-externe du condyle.

COMPARAISONS

Les termes de référence sont relativement rares. Nous examinerons successivement le calvarium de Tung Gur (Miocène moyen, MN 7-8) décrit sous le nom de *Macrotherium brevirostris* COLBERT, 1934, le crâne de Sansan (MN 6) figuré par Blainville (1839-1864), le crâne de la Grive Saint-Alban en Isère (Depéret, 1892) et quelques restes crâniens de Neudorf (MN 6), Saint Gaudens (MN 7-8) et Vathylakkos (MN 11).

"Macrotherium" brevirostris de Tung Gur

Ce spécimen (Colbert, 1934, fig. 11 et 12) est conservé à l'American Museum (N.H.) sous le numéro AMNH 26518. Il consiste en un calvarium dépourvu de la plus grande partie du côté droit et de la face supérieure de l'arrière-crâne. Le crâne est nettement plus long que celui de Dytiko, qu'il s'agisse de la face, bien que celle-ci soit relativement réduite pour un chalicothère comme l'indique le nom spécifique *brevirostris*, ou de l'arrière-crâne. Il est aussi beaucoup plus bas. L'incisure nasale est moins reculée et la dépression qui parcourt le maxillaire, de part et d'autre de l'ouverture nasale, est plus faible. Le foramen infra-orbitaire est un peu plus avancé par rapport à l'orbite et il se situe à l'aplomb de la limite M^1-M^2 et non à l'aplomb de la racine antérieure de M^1 . Le museau est moins élargi et les deux maxillaires sont moins convergents vers le plan sagittal. En arrière de M^3 , on remarque un espace rétromolaire qui est absent sur DKO 234. Le jugal ne présente pas d'apophyse postorbitaire mais, sur son bord inférieur, les traces d'insertion de la portion antérieure du masseter sont également développées. L'arcade zygomatique est plus longue, plus basse et ne présente pas les variations de hauteur de celles du crâne de Dytiko. La suture entre le jugal et le squamosal est plus oblique. Sur la paroi latérale du crâne on ne remarque pas de lacune au-dessus de la région ptérygoïdienne et le tubercule ptérygoïdien est plus fort. Le canal de l'alisphénoïde est également présent. La boîte crânienne est beaucoup moins bombée et, de ce fait, la gouttière située entre le rebord postérieur de l'apophyse zygomatique et le crâne est bien plus large. La cavité glénoïde a la même forme mais elle se trouve en avant de la bulle et non pas à sa hauteur. L'apophyse postglénoïde, un peu plus robuste, se trouve dans une position plus antérieure par rapport à la bulle tympanique; la facette articulaire pour le condyle mandibulaire est encore plus nette et située sur la portion interne de l'apophyse. La bulle tympanique est un peu abîmée mais on peut voir que la largeur de sa portion antérieure est plus grande. L'apophyse vaginale est plus massive. Le basioccipital présente une crête médiane plus aiguë qui se prolonge par une crête très

aiguë sur le basisphénoïde. On distingue un large foramen carotidien en avant du trou déchiré postérieur. Les apophyses paroccipitales, dont la base est en contact avec les apophyses vaginales, sont dirigées moins latéralement; leur forme est aussi différente, elles sont aplaties et s'amincissent vers leur extrémité. Les condyles occipitaux sont plus grands et plus étirés verticalement.

Si l'on compare les crânes de Dytiko et de Tung Gur à d'autres chalicothères, Eomoropidae ou Schizotheriinae, on constate que la plus grande partie des caractères qui distinguent "*M.* *brevirostris*" de DKO 234 sont primitifs. Pour la plupart des structures crâniennes DKO 234 est beaucoup plus dérivé. Ce grade évolutif s'accompagne d'ailleurs d'un âge plus récent.

Macrotherium grande de Sansan

C'est le gisement de Sansan qui a fourni à Filhol (1890) le squelette lui permettant de rassembler dans un même taxon les dents et les membres des chalicothères. Malheureusement, si les dents étaient encore présentes sur ce spécimen, le crâne n'a pu être récupéré que très partiellement. Un crâne a bien été figuré par Blainville (1839-1864) sous le nom d'*Anoplotherium grande* (pl. 5, fig. 2) mais nous n'avons pu retrouver la pièce dans les collections du MNHN de Paris. On remarque que le museau de *M. grande* est passablement raccourci, presque autant que sur le crâne de Dytiko, et que les rangées de dents jugales convergent fortement vers la ligne médiane. Ces caractères n'apparaissent pas chez "*M.* *brevirostris*". L'arrière-crâne, plus allongé que celui de Dytiko, paraît cependant plus court que chez "*M.* *brevirostris*". Les condyles occipitaux saillent fortement en arrière et le profil occipital supérieur, plus horizontal, est différent de celui du crâne de Dytiko. Il existe cependant quelques fragments de crâne dans les collections du MNHN de Paris (Sa 9398). Il s'agit d'une portion de maxillaire droit portant P²-M¹ toutes cassées et de morceaux de l'arrière-crâne. On peut noter quelques différences dans la région temporale. Le canal de l'alisphénoïde est absent, la cavité glénoïde est en avant de la bulle tympanique, l'apophyse postglénoïde est séparée par une rainure profonde du conduit auditif externe, la portion antérieure de la bulle tympanique est allongée et arrondie latéralement et il existe un foramen carotidien très net en avant du trou déchiré postérieur. Les apophyses paroccipitales devaient avoir la même orientation que celles du crâne de Dytiko. Un fragment de région postérieure montre que le "triangle interpariétal" était déporté sur la face supérieure du crâne; la forme générale du sommet de l'occipital est différente de celle de Dytiko, le sommet est rectiligne et le passage vers les crêtes lambdoïdes s'effectue par deux angles bien marqués. Un condyle occipital droit presque complet ne diffère pas sensiblement de celui du crâne de Dytiko.

Parmi ces caractères certains peuvent être considérés comme primitifs mais l'absence du canal de l'alisphénoïde est une structure dérivée du crâne de Sansan pourtant bien plus ancien que celui de Dytiko.

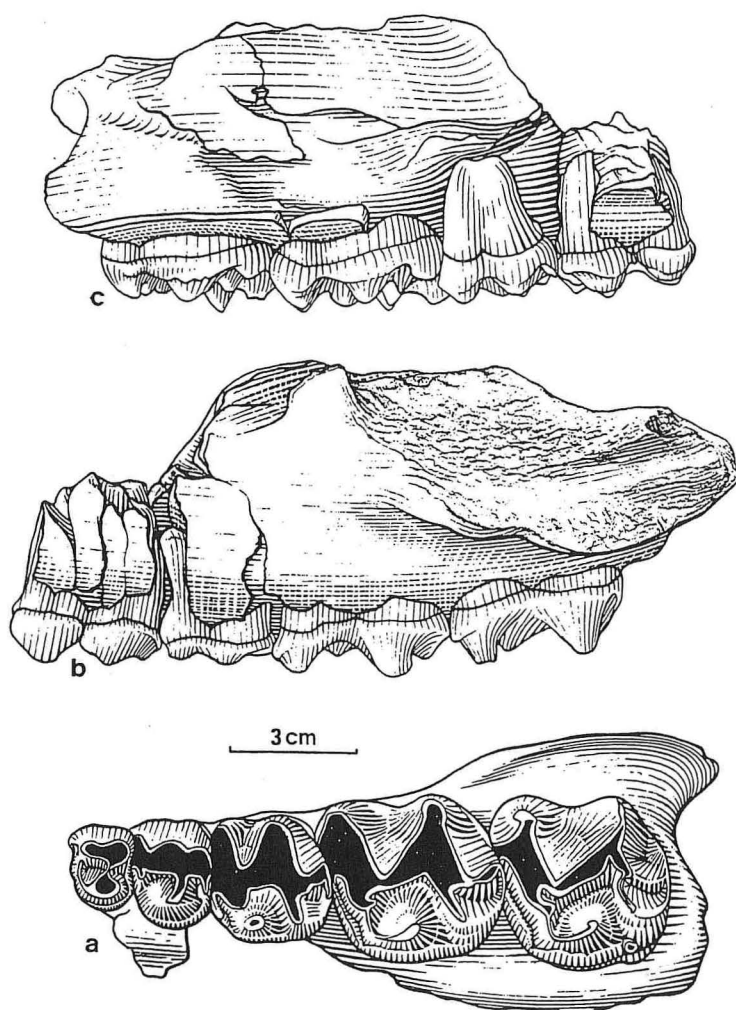


Figure 2.— *Chalicotherium goldfussi*, maxillaire supérieur droit. a: vue occlusale; b: vue vestibulaire; c: vue linguale. Saint Gaudens (Haute Garonne, France), Miocène moyen; Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse.

Macrotherium grande de Neudorf

Les restes crâniens de Neudorf (Zapfe, 1979, fig. 33, 34, 35) se réduisent à une portion de maxillaire portant la rangée des dents jugales avec le départ de l'arcade zygomatique et à un fragment d'arrière-crâne. L'arcade zygomatique est peu élevée et la suture jugal/squamosal est très oblique. L'apophyse postglenoïde est robuste, l'apophyse vaginale bien développée comme sur DKO 234 mais on ne peut juger de la forme et de l'orientation du processus paroccipital. Le profil supérieur occipital est semblable à celui du crâne de Sansan et diffère de DKO 234.

Crâne de La Grive Saint Alban (Isère)

Le crâne, conservé au Musée Guimet de Lyon (Lgr 1065), a été décrit par Depéret (1892) sous le nom de "*Macrotherium grande race rhodanicum*". Il provient de la carrière Peyre et Beau qui pourrait être datée (Fr. Escuillié, com. pers.) de l'extrême fin du Miocène moyen (sommet de MN 7-8) ou du début du Miocène supérieur (base de MN 9). Ce crâne était accompagné d'une partie du squelette dont certains éléments ont été dispersés mais d'autres ont été également figurés par Depéret (1892). Nous l'attribuons au genre *Chalicotherium*.

Le calvarium est écrasé dans sa partie antérieure mais la boîte crânienne est en bon état. La taille du fossile de La Grive dépasse nettement celle de DKO 234 ou du crâne de "*Macrotherium*" *brevirostris*. Le museau est raccourci, moins qu'à Dytiko, mais l'ouverture nasale se trouve au niveau de P⁴. Le foramen infra-orbitaire, de grandes dimensions, est situé plus loin du rebord antérieur de l'orbite que sur DKO 234, ce qui indique la plus grande longueur du museau de Lgr 1065. L'apophyse postorbitaire est massive et l'apophyse orbitaire du jugal est faiblement marquée. L'arcade zygomatique est plus longue et plus mince que sur DKO 234; on ne distingue pas la suture entre le jugal et le squamosal. En avant de la face inférieure de l'arcade, il n'y a pas de marques particulières correspondant à l'insertion antérieure du masseter mais une simple crête et il n'existe pas de gouttière marquée entre celle-ci et la face externe de M³. La boîte crânienne ne présente pas le renflement qui caractérise celle de Dytiko. L'apophyse postglenoïde est massive et située légèrement en avant de la bulle tympanique. Le méat auditif externe débouche assez loin en avant de l'apophyse paroccipitale. Ces deux derniers caractères dénotent la longueur relative de l'arrière-crâne comparé à celui de Dytiko. Les apophyses paroccipitales ont une base plus massive et, bien que leur extrémité soit cassée, les parties conservées ne sont pas dirigées vers l'extérieur comme celles de Dytiko. La face postérieure du crâne est inclinée vers l'arrière, contrairement à celle de Dytiko, mais la pression subie par la pièce pendant la fossilisation n'est peut-être pas étrangère à cette disposition. En vue occipitale, le triangle interpariétal, déporté vers le sommet du crâne, n'est presque pas visible. Au-dessous on note la présence d'un tubercule occipital prolongé vers le bas par une crête. Latéralement, on remarque deux crêtes verticales qui prolongent les apophyses paroccipitales. Les condyles occipitaux sont relativement grands et élevés; leur axe est plus oblique, relativement au plan sagittal, qu'à Dytiko. En vue inférieure, malgré la déformation, il apparaît que les rangées dentaires sont moins convergentes vers l'avant qu'à Dytiko, ce qui correspond à un massif facial relativement plus long. En arrière de M³, il existe un espace rétromolaire qui, également présent sur le calvarium de Tung Gur, est absent à Dytiko.

Maxillaire de Saint Gaudens

(Fig. 2)

Signalés dans les listes fauniques du gisement de Saint Gaudens, les restes de chalicothères n'avaient jusqu'ici jamais été figurés ni décrits. Le site a fourni un maxillaire gauche portant P³-M³ et une troisième molaire supérieure droite appartenant vraisemblablement au même individu. Ce matériel se trouve au Musée d'Histoire

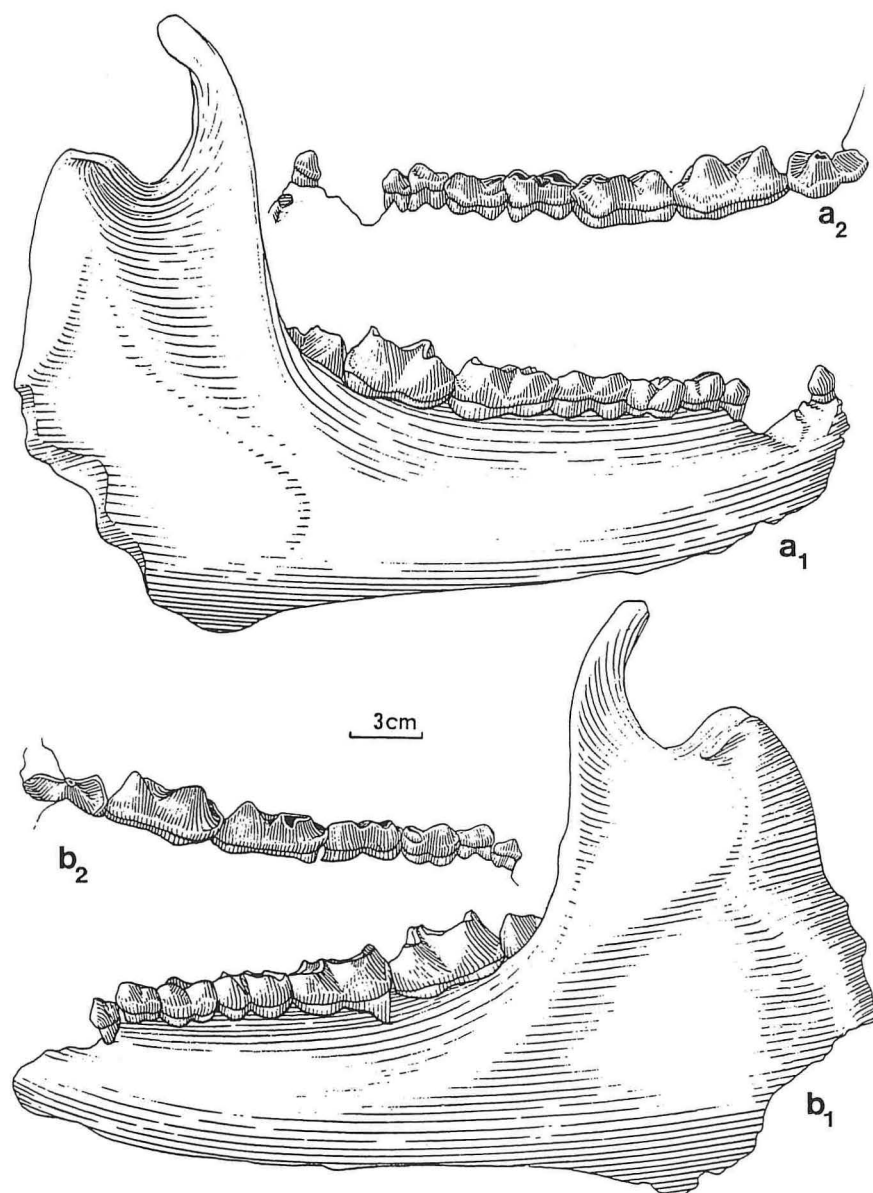


Figure 3.—*Macrotherium macedonicum* n. sp.; mandibule et denture inférieure DKO 234 (holotype). a: hémimandibule droite, a1: vue externe; a2: vue linguale. b: hémimandibule gauche, b1: vue externe; b2: vue linguale. Dytiko 3, Miocène supérieur; Université de Thessaloniki.

naturelle de Toulouse. Le maxillaire permet d'observer un trou infra-orbitaire très grand qui s'ouvre au-dessus du premier lobe de M^2 ; la portion antérieure de l'arcade zygomatique rappelle celle du crâne de La Grive Saint-Alban. Il existe également un espace rétromolaire important.

Fragment de crâne de Vathylakkos

Le site de Vathylakkos (Macédoine, Grèce) appartient au Miocène supérieur (MN 11) et il a fourni un fragment de crâne écrasé portant P^3 - M^2 droites, P^3 , D^4 , M^1 - M^2 gauches et décrit sous le nom de *Chalicotherium* cf. *goldfussi* (Arambourg & Piveteau, 1929, pl. III, fig. 1; MNHN Paris n° Slq 65).

La pièce est déformée et on ne peut noter aucun caractère saillant sur la face externe. En revanche, sur la face interne, on remarque le faible volume des fosses ethmoïdales si on les compare à celles de *Perissodactyla* actuels. Ce caractère indique un développement limité des lobes olfactifs et sans doute une fonction olfactive réduite.

MANDIBULE

DESCRIPTION

(Fig. 3 et pl. 6, fig. a et b)

Elle est complète à l'exception des parties les plus périphériques des régions angulaires. La symphyse se prolonge jusqu'à la hauteur de la limite P_3 - P_4 . La branche horizontale, robuste, augmente progressivement de hauteur de l'avant vers l'arrière avant une inflexion plus marquée vers le bas qui précède la région angulaire.

On remarque des tubérosités sur la face inférieure de la région symphysaire. La branche montante est large, surtout à la base, mais se termine par une apophyse coronoïde grêle recourbée vers l'arrière. Le condyle présente une face supérieure presque plate et, sur sa face postérieure, une fosse articulaire profonde correspondant à la surface d'articulation présente sur la face antérieure de l'apophyse postglénoïde.

COMPARAISONS

Il n'existe aucune mandibule de chalicothériiné susceptible d'être pleinement comparée à DKO 234. Les pièces les plus complètes sont sans doute une hémimandibule provenant des fouilles d'Arambourg dans le ravin de Vathylakkos (Macédoine, Grèce) et attribuée à *C.* cf. *goldfussi* (Arambourg & Piveteau, 1929) et une mandibule de la Grive associée au crâne Lgr 1065 (Depéret, 1892). Les autres spécimens sont toujours plus fragmentaires.

M. grande de Neudorf présente une branche horizontale assez voisine de celle de DKO 234. On peut faire la même remarque sur le matériel de Sansan. La pièce la plus complète de Neudorf (Zapfe, 1979, fig. 37) nous montre une symphyse courte ne dépassant pas le niveau de P_2 - P_3 et une apophyse coronoïde grêle sans doute recourbée vers l'arrière à son sommet bien qu'une cassure nous cache l'extrémité de l'apophyse.

La mandibule de La Grive, de grande taille, présente une branche horizontale dont la hauteur croît d'avant en arrière. Un large espace retro-molaire sépare M_3 du rameau ascendant. La région angulaire semble avoir été moins étalée qu'à Dytiko ou

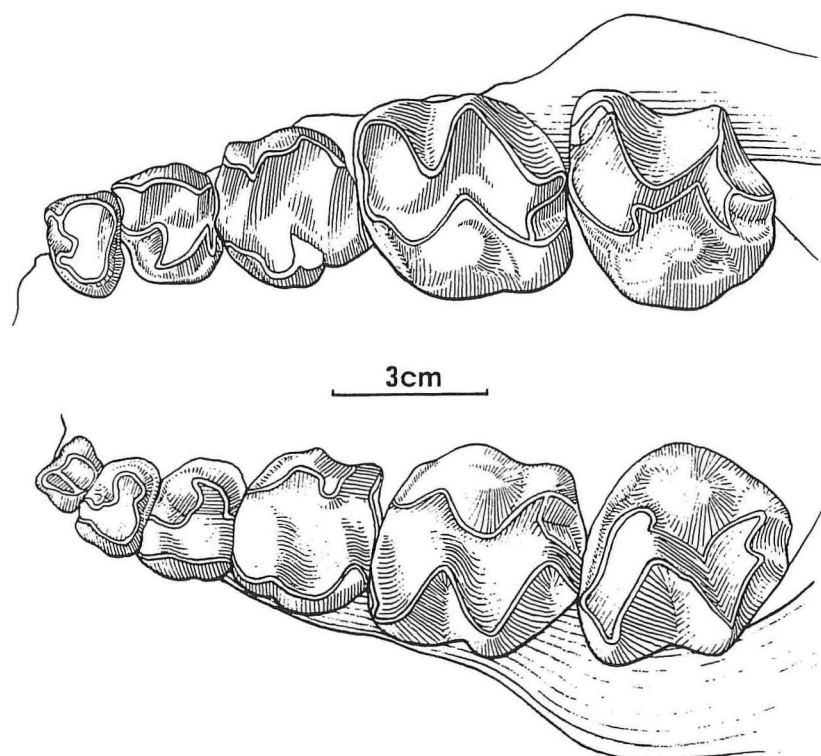


Figure 4.— *Macrotherium macedonicum* n. sp.; rangées dentaires jugales supérieures DKO 234 (holotype) en vue occlusale. Dytiko 3, Miocène supérieur; Université de Thessaloniki.

Vathylakkos. La symphyse se termine au niveau de P_2 .

C. goldfussi est moins bien connu que *M. grande* mais quelques pièces ont été attribuées à ce taxon. Une mandibule du Miocène supérieur (Turolien ?) de Titov Veles (ex. Yougoslavie) a été décrite sous ce nom par Garevski & Zapfe (1983). Elle rappelle celle de Dytiko par la symphyse étendue jusqu'à la limite P_3 – P_4 . La mandibule de Vathylakkos (Arambourg & Piveteau, 1929) n'a pas conservé la région symphysaire. La branche horizontale est plus basse et plus épaisse que celle de DKO 234 mais il est difficile de faire la part de la déformation *post-mortem*. La région angulaire est dilatée mais, dans la mesure où elle a été en grande partie reconstruite, on ne peut se prononcer sur sa forme exacte. La branche montante, large à la base, se rétrécit en s'élevant. L'apophyse coronoïde a une base plus large mais une cassure empêche de connaître son extrémité supérieure. Le condyle a été presque entièrement reconstruit et toute comparaison s'avère difficile. Une mandibule découverte à Henndorf (Zapfe, 1979, fig. 40) montre une branche horizontale dont la hauteur augmente vite à partir de la symphyse mais ne présente pas, en revanche, de décrochement marqué en arrivant à la région angulaire. La symphyse s'étend jusqu'à la limite P_3 – P_4 .

La mandibule type de *C. wuduensis* provient du Miocène supérieur de Longiagou, Gansu, Chine. Elle possède une branche horizontale robuste qui croît en hauteur vers l'arrière. La symphyse semble s'étendre jusqu'à P_4 (Xu & Coombs, 1985, fig. 2).

DENTURE SUPERIEURE

DESCRIPTION

(Fig. 4 et pl. 6, fig. c et d)

Comme remarque préliminaire on peut noter qu'il n'y a jamais de différences spectaculaires entre les dentures des divers chalicothériinés. Sur le crâne de Dytiko, il n'y a pas de P^1 et les autres prémolaires sont courtes par rapport aux molaires ($P / M \times 100 = 41$). Elles appartiennent à un animal déjà avancé dans l'âge comme le montre l'usure très marquée de P^3 , P^4 et surtout M^1 . M^2 est un peu moins affectée et M^3 encore moins.

P^2 , triangulaire et plus large que longue possède une racine divisée du côté vestibulaire par un sillon vertical. Elle comprend un tubercule externe duquel se détache une crête vestibulo-linguale. La vallée antérieure est largement ouverte alors que la postérieure est fermée par une crête cingulaire. La muraille externe est lisse.

P^3 diffère de P^2 par la présence sur la face vestibulaire d'un sillon vertical qui isole un pilier antéro-externe. La crête transverse est plus épaisse et le cingulum plus important. Il y a deux racines externes et une interne, les trois étant assez longues. P^4 se distingue de P^3 par sa plus grande taille, l'absence de sillon sur la face vestibulaire et

	DKO 234		St.G.	GER 619	SML 85	HUIN 3228
	droit	gauche	Toulouse	MNHN	MNHN	
P^2-M^3		143,7				
P^3-M^3		137,0		145,0		
P^4-M^3		123,6		129,2		
P^2-P^4		43,3				
M^1-M^3		105,4		111,5		
P^2 L	11,3					
I	14,4					
P^3 L	15,5	15,2	16,2			
I	20,0	20,1	21,2			
P^4 L	17,2	17,2	19,0			
I	23,3	24,0	26,5			
M^1 L	27,4	27,2	29,7			
I	31,0	30,2	31,9			
M^2 L	38,8	38,5	41,5			
I	39,4	37,5	40,5			
M^3 L	40,1	40,9	41,0	46,2	42,5	42,0
I	40,4	40,0	43,0	44,0	42,7	43,0

Tableau 2.—Mensurations des dents supérieures de chalicothères. St. G = Saint Gaudens; G.E.R. = Tournan; SML = Malartic; HUIN 3228 = faluns de Savigny-Lathan.

une ébauche de paralophe. M^1 est trop usée pour se prêter à une analyse morphologique détaillée. Sur M^2 les structures sont plus apparentes mais c'est M^3 qui montre le mieux le schéma occlusal. Parastyle et mésostyle sont relativement pincés pour un *Chalicotheriinae*. Le paralophe s'interrompt au niveau du paraconule. Celui-ci est largement séparé du protocône qui occupe une position centrale sur le bord lingual en rétrécissant la vallée interne. Le métalophe est relativement court du fait de la position interne de l'hypocône et de la forte obliquité de la muraille externe à ce niveau. L'hypocône présente un volume relativement réduit et sa face antéro-linguale descend de façon abrupte vers la vallée centrale. Le cingulum est bien marqué le long du bord antérieur mais il est vestigial devant le protocône du côté lingual.

COMPARAISONS

"Macrotherium" brevirostris

P^2 est bien triangulaire mais elle est allongée dans le sens mésio-distal et possède deux racines externes distinctes. La vallée antérieure est fermée par le cingulum. P^3 est nettement moins étirée dans le sens vestibulo-lingual. P^4 , un peu plus large que P^3 , possède une ébauche de paralophe mieux esquissée.

Sur les molaires, les styles sont moins pincés. Le paralophe se poursuit jusqu'au protocône, celui-ci se trouvant dans une position plus antérieure et la vallée interne est plus large avec un fond plus évasé. La muraille externe du métacône est bordée d'un cingulum mieux marqué.

Macrotherium grande

Cette espèce a été signalée dans un certain nombre de localités du Miocène moyen et nous utiliserons le matériel provenant de Sansan et Neudorf.

Sur les spécimens de Sansan, le paralophe de la P^4 atteint presque le protocône. Sur les molaires, le paralophe atteint le protocône et se prolonge par une faible crête jusqu'au sommet du tubercule. Le cingulum antérieur se prolonge également sur la face buccale et se fusionne avec cette même crête. Le protocône est en position plus antérieure et la vallée centrale est large. Le métalophe est plus long, l'hypocône descend en pente douce vers le bord lingual et la portion postérieure des dents est plus large. Le mésostyle est un peu plus renflé et la muraille externe du paracône est moins excavée.

C'est à partir des mêmes traits que l'on peut distinguer les pièces de Neudorf: on y retrouve une P^2 triangulaire à grand axe mésio-distal, des molaires dont le paralophe atteint le protocône, ce dernier étant en position plus antérieure, une vallée buccale large et un métalophe relativement long.

Chalicotherium goldfussi

Le lectotype de cette espèce provient du Vallésien d'Eppelsheim (Allemagne). Il

s'agit d'une M³ droite (NHMus. Bâle, OE 73) plusieurs fois figurée (Schaefer & Zapfe, 1971, fig. 30; Zapfe, 1979, fig. 8). Le paralophe ne rejoint pas le protocône mais celui-ci, bien qu'un peu déplacé vers l'arrière, n'est pas en position centrale. Le métalophe est relativement court et la largeur postérieure de la dent est réduite. Sur un maxillaire du musée de Darmstadt (H.L.M. Din. 3168 Schaefer & Zapfe, 1971, fig. 1) le paralophe est un peu plus court mais le protocône reste relativement antérieur. C'est aussi le cas d'une M² provenant du Vallésien de Höwenegg en Allemagne (Zapfe, 1989, fig. 1). La M³ se distingue de DKO 234 par la muraille externe du métacône et le métastyle qui la prolonge encore plus oblique vers l'intérieur et presque perpendiculaire au plan sagittal. P³ a un profil occlusal triangulaire et P⁴ possède une crête antérieure (paralophe ou protolophe) complète.

Deux autres spécimens ont aussi été rattachés à *C. goldfussi*. Il s'agit tout d'abord d'un maxillaire avec les deux rangées dentaires (Abel, 1922) provenant de Nikolsburg (= Mikulov, Tchécoslovaquie) et qui serait daté du Sarmatien (MN 7-8) selon Thenius (1959). Cette pièce diffère de DKO 234 par une P² triangulaire bien que la portion interne soit bien développée, la longueur du paralophe de P³, le paralophe des molaires, qui se prolonge jusqu'à la base du protocône et l'obliquité de la muraille externe du métacône et du métastyle de M³. Le maxillaire de Nikolsburg nous paraît proche de celui de *C. goldfussi*. L'autre spécimen provient de Pikermi et il a été figuré par Symeonidis (1973). Nous n'avons pu observer cette pièce et la figure est difficile à interpréter. Cependant elle ne paraît pas différer de façon significative de DKO 234 et, dans ce cas, elle n'appartiendrait pas à *C. goldfussi*.

Maxillaire de La Grive Saint Alban

Les dents sont de forte taille. Les molaires présentent un paraconule réduit et le paralophe n'atteint pas le protocône; celui-ci est en position reculée mais non centrale. Ces caractères sont plus accentués que chez "*M.*" *brevirostris* ou *M. grande* de Sansan et Neudorf mais moins que chez DKO 234. Ces dents rappellent tout à fait celles de *C. goldfussi* d'Eppelsheim ou de Höwenegg.

Maxillaire de Saint Gaudens

(Fig. 2)

Le maxillaire appartient à un individu adulte mais relativement jeune et les dents sont peu usées. Ces dents diffèrent de celles de Dytiko par la plus grande largeur relative de P⁴ par rapport à P³, la plus grande taille des molaires, la forte obliquité de la muraille externe du métacône de M³ et la présence d'une crête antérieure complète sur P³, caractères qui se retrouvent également sur le matériel d'Eppelsheim ou de La Grive. Les molaires présentent aussi un schéma occlusal plus primitif dans la mesure où le paralophe vient au contact du protocône et se trouve prolongé par une crête jusqu'au sommet de celui-ci. Ce protocône est par ailleurs situé dans une position antérieure.

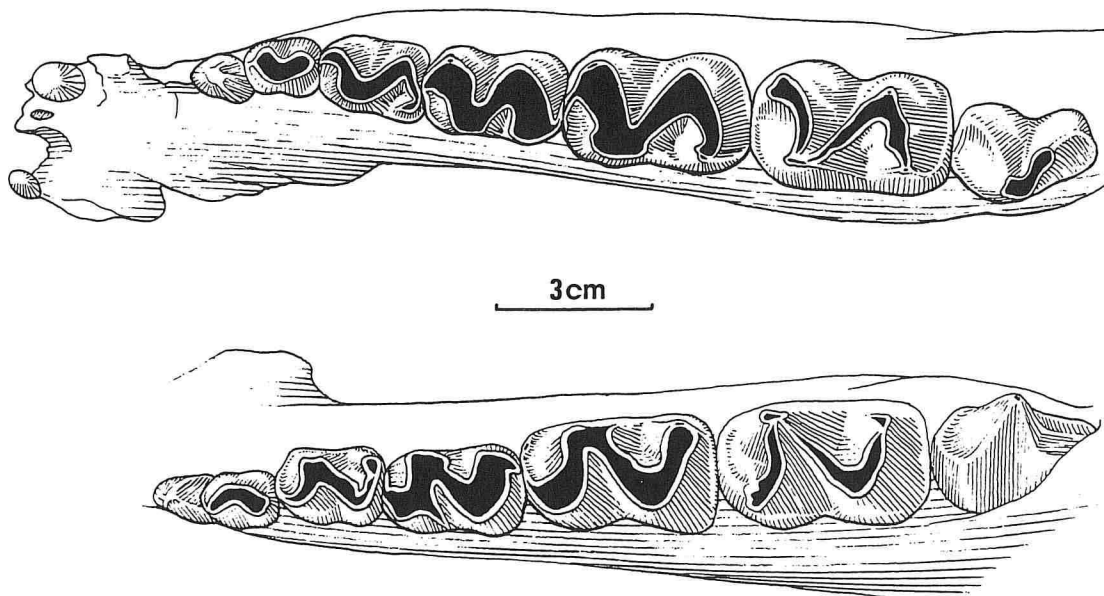


Figure 5.— *Macrotherium macedonicum* n. sp. Rangées dentaires inférieures DKO 234 (holotype), vue occlusale. Dytiko 3, Miocène supérieure; Université de Thessaloniki.

Maxillaire de Vathylakkos

Il présente des prémolaires, P^3 et P^4 , vierges d'usure. Elles montrent, surtout P^4 , que le tubercule lingual est dédoublé à son sommet où l'on peut distinguer protocône et pseudhypocône; l'usure efface rapidement cette distinction. Le protolophe de ces deux prémolaires est incomplet et il n'atteint pas le protocône. Sur les molaires, le paralophe est interrompu au contact du protocône et ce protocône est légèrement déporté vers l'arrière, moins cependant que sur le maxillaire DKO 234. Le métalophe est raccourci (Arambourg & Piveteau, 1929).

DENTURE INFÉRIEURE

DESCRIPTION

(Fig. 3 et 5; pl. 6, fig. a et b)

La formule dentaire de DKO 234 est un peu particulière et s'établit comme suit: 2I, 1C, 3P, 3+1M, en effet en arrière de la troisième molaire, on observe une M_4 surnuméraire *in statu nascendi*.

		gauche	droite
I ₁	m.d. b.l.		
I ₂	m.d. b.l.	5,5 6,9	
C	m.d. b.l.		10,0 7,8
P ₂	m.d. b.l.	10,7 8,3	10,9 8,4
P ₃	m.d. b.l.	14,3 11,1	14,5 11,2
P ₄	m.d. b.l.	19,8 14,7	20,2 15,0
M ₁	m.d. b.l.	26,8 16,9	26,7 17,4
M ₂	m.d. b.l.	36,5 22,2	35,5 22,5
M ₃	m.d. b.l.	40,8 23,3	40,0 23,2
P ₂ -M ₃		149,0	148,0
P ₂ -P ₄		44,2	44,0
M ₁ -M ₃		103,8	103,1

Tableau 3.— Mensurations des dents inférieures de *Macrotherium macedonicum* n. sp.

Les incisives sont petites, en forme de boutons arrondis et ne présentent pas la moindre trace d'usure. La canine, plus grande, a une couronne triangulaire, également vierge d'usure. Elle est séparée des prémolaires par un diastème d'environ 25 mm.

P₂, petite, simple, allongée et sans usure ne présente qu'une petite crête interne et un sillon vestibulaire qui partage la couronne en deux lobes. Elle est portée par deux racines. P₃ est nettement bilobée avec un petit cingulum qui ferme la vallée postérieure. P₄, mieux molarisée, a deux lobes bien dessinés. L'antérieur est une crête recourbée vers le bord lingual et le postérieur un croissant complet.

La taille des molaires augmente de M₁ à M₃. Le dessin de la couronne représente deux croissants alignés, l'antérieur étant de plus en plus développé de M₁ à M₃. L'antérolophide s'incline fortement du côté lingual jusqu'à un paraconide bas. Le métastylide est net sur M₃, qui n'est pas usée, et il est accompagné d'une métacristide aiguë et bien marquée. Sur M₁ et M₂, l'usure provoque une fusion du métastylide avec le métaconide et la métacristide est plus ou moins effacée. Un petit cingulum borde les faces mésiale et distale des molaires. Le caractère particulier de la mandibule DKO 234 réside dans la présence d'une molaire surnuméraire *in statu nascendi* en position de M₄.

à gauche comme à droite. Cette dent est bilobée, comme les autres molaires, mais les lobes ne sont pas complets.

COMPARAISONS

Macrotherium grande de Sansan et Neudorf

A Sansan les prémolaires sont moins molarisées. Sur les molaires, le métastylide n'est pas net. L'entoconide, conique mais à base réduite, borde une vallée postérieure en forme de U débouchant plus bas sur la couronne. Le cingulum est mieux marqué.

A Neudorf on note la présence de deux incisives; il existe un diastème de près de 30 mm entre la canine et P₂. Celle-ci a un profil occlusal arrondi, est dépourvue de vallée interne et semble ne posséder qu'une racine. P₄, plus molarisée qu'à Sansan ou La Grive, rappelle celle de DKO 234. Le métastylide est absent sur les molaires et, comme à Sansan, le cingulum est bien développé.

"Macrotherium" cf. brevirostris

Une mandibule de Chine a été rapprochée du crâne type de cette espèce sur la base d'une région antérieure réduite (Hu, 1959). En fait, d'après une photographie difficile à interpréter, les prémolaires semblent se trouver en position si antérieure qu'il n'y aurait pas de diastème du tout. On ne peut distinguer les détails morphologiques des dents.

Chalicotherium goldfussi

Bien qu'il s'agisse de l'espèce-type du genre, *C. goldfussi* est fort mal connue et certains fossiles du Miocène supérieur lui ont été attribués sans aucune certitude.

Une troisième molaire inférieure d'Höwenegg présente à la fois un métastylide net et une vallée postérieure en V (Zapfe, 1979).

Une mâchoire inférieure de Titov Veles attribuée à cette espèce montrerait l'absence d'incisives (Garevski & Zapfe, 1983) et on note également l'absence d'alvéole pour une P₂.

La mandibule de Vathylakkos, figurée comme *Chalicotherium cf. goldfussi* (Arambourg & Piveteau, 1929), est plus grande que celle de Dytiko mais sa morphologie est voisine. Cependant sa portion antérieure manque et on ne connaît pas la P₂.

Chalicotherium wuduensis

Connu par deux mandibules dont une de jeune (Xu & Coombs, 1985), cette espèce n'aurait pas non plus d'incisives. La canine est présente et la P₂ est portée par deux racines. Les molaires, plus longues et plus étroites que celle de DKO 234,

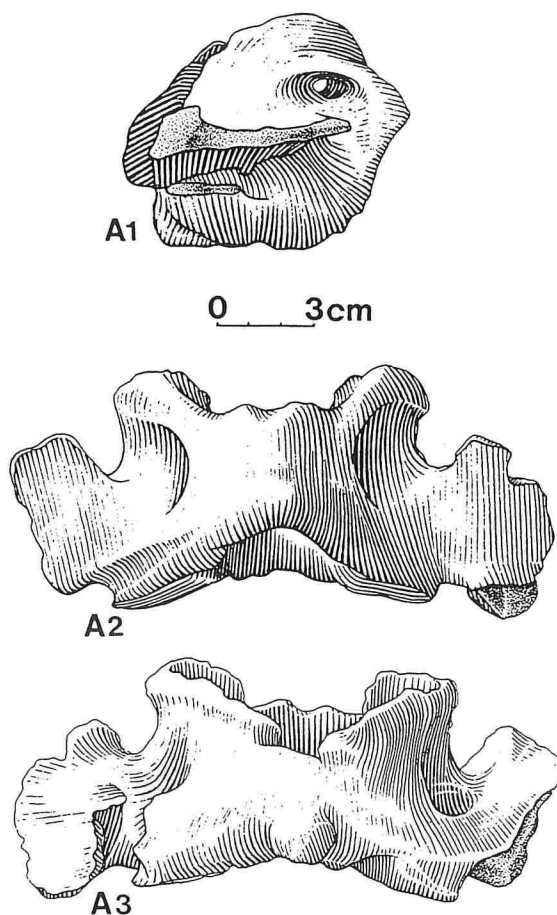


Figure 6.— *Macrotherium macedonicum* n. sp. Atlas, DKO 234 (holotype). A1: vue latérale; A2: vue ventrale; A3: vue dorsale. Université de Thessaloniki.

présentent un métastylide net et un cingulum postérieur bien marqué.

Mandibule de La Grive Saint-Alban

La pièce Lgr 1065 porte les dents jugales P_2 – M_3 droites et P_4 – M_3 gauches. La morphologie de la P_2 est voisine de celle de la P_2 de Dytiko mais la P_3 est moins molarisée avec un sillon externe moins profond. P_4 est aussi différente avec un trigonide mieux développé par rapport au talonide. Un diastème de 33 mm existe en avant des prémolaires sans voir apparaître la moindre trace d'une canine avant la cassure qui ampute la portion antérieure de cette mâchoire. Les molaires sont grandes.

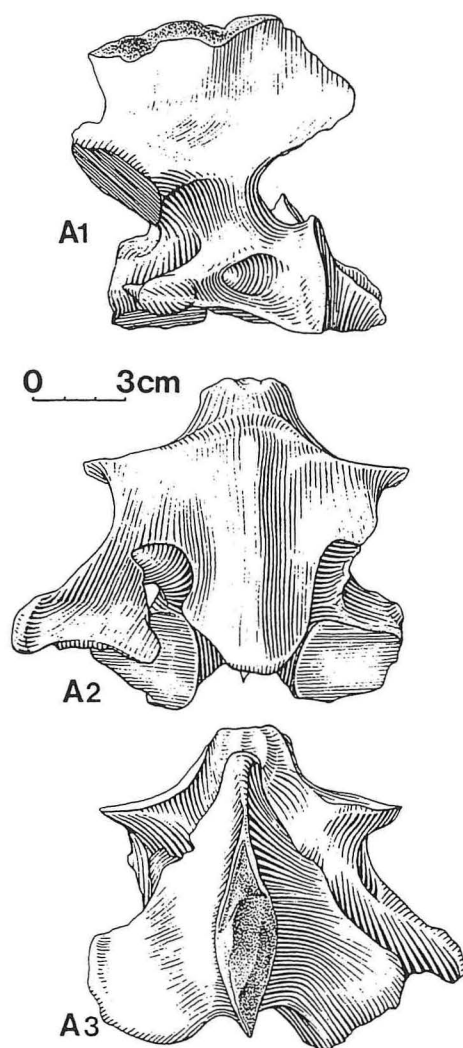


Figure 7.— *Macrotherium macedonicum* n. sp. Epistropheus (axis) DKO 234 (holotype). A1: vue latérale; A2: vue ventrale; A3: vue dorsale.

L'hypolophide se termine sans atteindre le sommet du métaconide et il n'y a pas de métastylide bien visible mais une crête métastylaïre descend le long du métaconide. La vallée interne postérieure s'ouvre assez près du collet de la dent.

"Chalicotherium styriacum"

Cette espèce a été décrite par Bach (1912) à partir d'un fragment de mandibule gauche portant probablement P_3-M_2 et non P_4-M_3 comme l'écrivent Bach et d'autres auteurs. L'holotype, et seul spécimen connu, provient du gisement d'Eggersdorf (Autriche) et nous avons pu étudier un moulage de la pièce au British Muséum (N.H.). Le site correspondrait à l'extrême base du Pannonien (Mottl, 1966), c'est-à-dire au voisinage de la limite MN 7-8/MN 9. La P_3 est peu molarisée, elle semble par exemple dépourvue d'un entoconide net. Les molaires possèdent un métastylide très fort. En vue antérieure on distingue deux alvéoles correspondant sans doute à deux incisives et, du

côté labial, un fragment de racine qui pourrait appartenir à une canine. Selon Mottl (1966), il existe trois alvéoles en avant de l'unique prémolaire préservée. Suivant notre interprétation de cette mâchoire, deux d'entre-elles correspondraient aux racines de P_2 et la plus antérieure révélerait la présence d'une P_1 , caractère étonnant chez un Chalicotheriinae du Miocène. En fait, il serait nécessaire de radiographier la mandibule d'Eggersdorf pour s'assurer de la présence de M_3 à l'intérieur du ramus. Jusque là il sera difficile de se prononcer avec certitude sur l'interprétation anatomique de cette pièce et en conséquence de décider de ses affinités exactes.

VERTEBRES CERVICALES

Pour les deux premières vertèbres cervicales découvertes en connexion avec le crâne DKO 234, les termes de comparaison seront les vertèbres de *M. grande* de Neudorf figurées par Zapfe (1979) et celles de *Moropus* figurées par Holland & Peterson (1914).

ATLAS

(Fig. 6)

Il est nettement plus court que celui de *Moropus* et moins que celui de *M. grande* de Neudorf. Les apophyses latérales sont dirigées vers l'avant ce qui n'est pas le cas chez *M. grande*. Le tubercule dorsal est aussi plus faible que dans cette dernière espèce. L'échancrure crâniale de l'arc dorsal est en revanche plus large. Sur la face caudale, les facettes réservées à l'axis sont plus hautes que larges contrairement à celles des vertèbres de Neudorf et ressemblent à celles de *Moropus*.

EPISTROPHEUS (AXIS)

(Fig. 7)

Comparé à ceux de *M. grande* (Zapfe, 1979, fig. 42) ou à *fortiori* de *Moropus* (Holland & Peterson, 1914, fig. 24 à 26), l'épistropheus (axis) de DKO 234 apparaît large et court, abstraction faite d'une cassure de la portion postérieure du corps vertébral. Ainsi à largeur égale, il est presque deux fois plus court que celui de *C. grande* de Neudorf. L'apophyse odontoïde est courte et robuste; les antérozygapophyses sont moins obliques vers l'arrière que celles de Neudorf et évoquent plutôt celles de *Moropus*. Les apophyses transverses, perforées par un large foramen transversaire, sont minces et très étirées latéralement, différant par là de celles des autres chalicothères. L'apophyse épineuse est haute et largement étalée.

Si les autres vertèbres cervicales du chalicothère de Dytiko présentent, comme cela est hautement probable, les mêmes proportions que l'atlas et l'axis, le cou était fortement raccourci par rapport à celui des autres Chalicotheriidae connus.

DISCUSSION

Les deux genres de Chalicotheriinae considérés jusqu'à présent comme valables, *Chalicotherium* et *Nestoritherium*, se distinguent à la fois par leur morphologie dentaire, tout au moins pour ce qui est des molaires supérieures, et leur niveau stratigraphique. *Nestoritherium* est le plus récent, on le rencontre dans le Plio-Pléistocène d'Asie, et ses molaires supérieures se reconnaissent à l'absence du paraconule et au large hiatus qui sépare le paralophe vestigial du protocône.

D'autre part, nous rappellerons que les différences relevées sur les restes crâniens nous conduisent à séparer les spécimens inclus dans le genre *Chalicotherium* en deux ensembles et à reprendre pour l'un des deux le nom de *Macrotherium* LARTET, 1837.

LES CRÂNES

Le raccourcissement spectaculaire du crâne de Dytiko le sépare avec une grande netteté de "*M.*" *brevirostris* et du chalicothère de la Grive. Ce dernier, comme nous le verrons plus loin à propos de la dentition, n'est pas très différent des pièces du Vallésien (début du Miocène supérieur ou MN 9) attribuées à *C. goldfussi* et nous proposons de le placer dans cette espèce sous le nom de *C. goldfussi rhodanicum*. Le site de Tung Gur, qui a fourni "*M.*" *brevirostris*, se trouve au sommet du Miocène moyen (MN 7-8) de même que le site de La Grive où a été découvert le crâne. Ces Chalicotheriinae au crâne relativement allongé, malgré le nom d'espèce du fossile de Tung Gur, se distinguent facilement du crâne de Dytiko.

Le spécimen de Dytiko se rapproche en revanche du matériel de Sansan. On retrouve sur le crâne figuré par Blainville (1839-1864) les principaux caractères de DKO 234: le raccourcissement et l'élévation du museau, la forte réduction des nasaux, la hauteur de l'arcade zygomatique, le fort volume de la boîte crânienne, moins marqué toutefois que sur DKO 234, et la brièveté de l'arrière-crâne (pl. 5, fig. 2). Si l'on considère l'ensemble des Chalicotheriidae et en particulier *Moropus*, représentant le mieux connu de la deuxième sous-famille, celle des Schizotheriinae, il apparaît évident que tous ces caractères sont dérivés par rapport à un morphotype ancestral et séparent nettement les fossiles qui les portent des autres Chalicotheriinae. Ces différences nous paraissent impliquer une séparation générique entre ces deux ensembles. Le nom de *Chalicotherium* doit être réservé à la lignée qui comprend l'espèce-type du genre, *C. goldfussi*, et dont le crâne présente un raccourcissement modéré du museau par rapport à un Schizotheriinae comme *Moropus* ou par rapport aux formes primitives de la superfamille. Pour la seconde lignée, brachyrhynque et brachycéphale, il faut utiliser *Macrotherium* dont l'espèce-type *M. grande* provient du gisement de Sansan.

DENTURE

Evolution de la denture supérieure

L'évolution de P^2 se fait dans le sens d'une molarisation suivie d'un

raccourcissement mésio-distal. Cette dent possède deux racines et une seule cuspidé chez "*C. rusingense*" et "*M. brevirostris*". Elle acquiert un deuxième tubercule doublé d'un bassin antérieur à Neudorf, Eppelsheim ou Nikolsburg, ce qui lui donne un profil occlusal triangulaire. Enfin les deux racines fusionnent et la dent est étirée dans le sens vestibulo-lingual, perdant le bassin antérieur et la forme triangulaire comme c'est le cas chez DKO 234.

Sur P^3 les modifications morphologiques sont moins spectaculaires et on remarque simplement la présence d'une crête antérieure chez *C. goldfussi*.

Il existe sur P^4 un paraconule qui rejoint presque la base du protocône sur les pièces de Neudorf, Sansan, Tung Gur et Nikolsburg. En revanche, il n'y a plus de paraconule et un plus grand espace entre la faible crête issue du paracône et le protocône sur les dents d'Eppelsheim, la Grive, Saint-Gaudens, Vathylakkos ou Dytiko.

Les molaires peuvent différer, entre les formes qui se succèdent dans le temps, par l'importance du paralophe et du paraconule, la position du protocône et le profil de la vallée postérieure. Ces dents ont une allure primitive à Sansan, Neudorf ou Tung Gur. Le paralophe est bien développé et le paraconule est prolongé par une crête qui gagne le sommet du protocône. Celui-ci se trouve en position antérieure et la vallée qui le suit est largement ouverte et en forme de U. Sur les pièces d'Eppelsheim et, un peu moins, de La Grive et Saint Gaudens, le contact paraconule-protocône est moins net. Sur un spécimen de Höwenegg, mais surtout sur les maxillaires de Dytiko, Vathylakkos ou Pikermi, le protocône a nettement reculé et se détache bien du paraconule réduit, tandis que la vallée postérieure se resserre en forme de V. Il faut noter que la poursuite de ces transformations conduirait à des molaires supérieures analogues à celles de *Nestoritherium*.

Evolution de la denture inférieure

Rares sont, en Europe, les P_2 que l'on peut attribuer sans ambages à un Chalicotheriinae. Cette dent est très simple, en forme de bouton aplati labio-lingualement, sur une mandibule de Neudorf. A Dytiko, en revanche, elle possède un petit talonide, individualisé par un sillon vertical sur la muraille externe, ainsi qu'un petit bassin du côté lingual, schéma qui se retrouve sur la P_2 de La Grive bien que celle-ci soit nettement plus forte.

La P_3 est un peu plus molarisée que la P_2 mais toujours dépourvue de sillon vestibulaire à Neudorf ou sur la mandibule-type de *C. wuduensis*. Ce sillon se retrouve en revanche à La Grive et surtout à Dytiko.

P_4 est habituellement molarisée avec deux lobes bien distincts. Le premier lobe, trigonide, est plus important par rapport au talonide à La Grive ou à Neudorf qu'à Dytiko.

Sur les molaires la présence et surtout le développement du métastylide sont d'une part assez variables et d'autre part difficiles à estimer du fait de l'usure de certaines dents. La vallée linguale postérieure a un profil en U à Rusinga, Sansan ou Höwenegg et plutôt en V à La Grive, Eggersdorf, Vathylakkos, Titov Veles ou Dytiko.

	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	
EOMO	0	0	?	?	0	?	?	?	?	0	?	0	0	0	0	3	?	0	?	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
MORO	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
DYTI	1	2	2	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	3	1	1	2	1	1	0	1	0	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	
BREV	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	
GRAN	1	2	2	?	0	?	1	1	0	1	?	?	1	0	1	2	?	?	1	1	?	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	
GOLD	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	?	
LAGR	0	1	1	?	1	1	0	0	?	0	?	?	?	0	?	1	0	?	?	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	?	
VATH	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	2	?	1	1	1	1	?	?	?	?	1	?
WUDU	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	2	1
STYR	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	2	0
RUSI	?	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	
TITO	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1
NEST	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	0	1	0	0	0	1	1	

Tableau 4.— Relations de parenté des Chalicotheriidae: matrice et liste des caractères.

- 00 = crâne bas (0), ou haut (1)
- 01 = face longue (0), courte (1) ou très courte (incisure nasale avancée, foramen infra-orbitaire sous l'orbite) (2)
- 02 = nasal long (0), court (1) ou très court (2)
- 03 = région périnasale sans dépression du maxillaire (0) ou avec dépression (1)
- 04 = espace rétro-molaire absent (0) ou présent (1)
- 05 = apophyse post-orbitaire du jugal absente (0), faible (1) ou nette (2)
- 06 = arcade zygomatique longue (0) ou courte (1)
- 07 = arcade zygomatique basse (0) ou haute (1)
- 08 = suture squamosal / jugal de l'arcade zygomatique verticale (0) ou oblique (1)
- 09 = boîte crânienne plane (0) ou bombée transversalement (1)
- 10 = lacune ptérygoïdienne présente (0) ou absente (1)
- 11 = tubercule ptérygoïdien faible (0) ou fort (1)
- 12 = canal de l'alisphénoïde présent (0) ou absent (1)
- 13 = cavité glénoïde et apophyse postglénoïde au niveau de la bulle (0) ou en avant de la bulle (1)
- 14 = apophyse glénoïde borde le trou auditif externe (0) ou séparée du t.a.e. par un sillon (1)
- 15 = bulle globuleuse (0), allongée antéropostérieurement (1), étroite à l'avant (2) ou très étroite à l'avant (3)
- 16 = apophyse vaginale de la bulle arrondie (0) ou aplatie transversalement (1)
- 17 = crête sur la suture basisphénoïde / basioccipital aiguë (0) ou non aiguë (1)
- 18 = foramen carotidien situé sur le bord médial de la bulle (0), en position postérieure (1) ou fusionné au trou déchiré postérieur (2)
- 19 = apophyses paroccipitales dirigées vers le bas (0) ou étirées transversalement (1)
- 20 = apophyses paroccipitales massives (0) ou aplaties (1)
- 21 = condyles occipitaux non étirés verticalement (0) ou étirés verticalement (1)
- 22 = arcades dentaires supérieures rectilignes (0) ou convexes vers l'extérieur (1)
- 23 = lignes temporales ne se rejoignent pas au niveau de la crête occipitale (forment un triangle interpariétal) (0) ou se rejoignent (1)
- 24 = symphyse mandibulaire à hauteur de P_2 (0) ou de P_3 / P_4 (1)
- 25 = branche horizontale aussi haute à l'arrière qu'à l'avant (0), ou plus haute à l'arrière (1)
- 26 = inflexion de la région angulaire absente (0), présente (1) ou accentuée (2)
- 27 = P^2 allongée mésio-distalement (0), raccourcie (1) ou très courte (2)
- 28 = P^3 : crête antérieure (protolophe) complète (0) ou non (1)
- 29 = P^4 : protolophe rejoint le protocône (0) ou est séparée du protocône (1)
- 30 = molaires supérieures: parolophe rejoint le protocône (0), s'interrompt au paraconule (1) ou perte du paraconule (2)
- 31 = molaires supérieures: protocône en position antérieure (0) ou centrale (reculée distalement) (1)
- 32 = M^3 : métacône plutôt vestibulaire (0), métacône déplacé lingualement (1), muraille externe du métacône presque perpendiculaire au plan sagittal (2)
- 33 = M^3 : hypocône relié au bourrelet cingulaire lingual (0), sans bourrelet cingulaire (1)
- 34 = P_4 : entoconide net (0) ou faible (1)
- 35 = P_2 présente (0) ou absente (1)
- 36 = molaires inférieures: métastylide faible (0), distinct (1) ou fort (2)
- 37 = incisives inférieures présentes (0) ou absentes (1)

EOMO = *Eomoropus*; MORO = *Moropus*; DYT1 = Dyitiko (DKO 234); BREV = "*Macrotherium*" *brevirostris*; GRAN = *Macrotherium grande*; GOLD = *Chalicotherium goldfussi*; LAGR = La Grive, *Chalicotherium goldfussi rhodanicum*; VATH = Vathylakkos, *Macrotherium macedonicum*; WUDU = "*Chalicotherium wuduensis*"; STYR = *Macrotherium grande* de Styrie; RUSI = *Butleria rusingense*; TITO = mandibule de Titov Veles; NEST = *Nestoritherium*.

Le problème des incisives inférieures

La présence ou l'absence des incisives inférieures a joué un rôle dans la détermination des différentes espèces de Chalicotheriinae. Pourtant on ne connaît que bien peu de mandibules permettant d'observer la région la plus antérieure de la mâchoire en avant des canines. On sait que les spécimens de Rusinga (Butler, 1965) possèdent trois incisives alors qu'il n'y a plus que deux incisives à Dytiko et, peut-être, à Neudorf (Zapfe, 1979). Les incisives seraient totalement absentes sur une mandibule de Titov Veles attribuée à *Chalicotherium goldfussi* (Garevski & Zapfe, 1983) et chez *Chalicotherium wuduensis* (Xu & Coombs, 1985). Pour cette dernière espèce, cette conclusion repose surtout sur l'observation d'une mâchoire portant la dentition lactéale. Les incisives sont également absentes chez *Nestoritherium* (Coombs, 1989). Même lorsqu'elles sont présentes, les incisives sont toujours réduites comme c'est le cas sur la pièce de Dytiko. La réduction et la diminution du nombre de ces dents semblent donc être des tendances propres à toute la sous-famille des Chalicotheriinae. Compte tenu du faible nombre de spécimens où la région qui porte les incisives est connue, il ne paraît pas possible pour l'instant d'utiliser ces dents pour attribuer une pièce donnée à un genre plutôt qu'à un autre, voire même à une espèce plutôt qu'à une autre.

Conclusion sur l'évolution de la denture

Il apparaît que les Chalicotheriinae sont caractérisés par une réduction de la denture antérieure, canines et surtout incisives. Ces dents, absentes très tôt à la mâchoire supérieure, regressent et peuvent disparaître à la mandibule. Ce phénomène paraît s'accompagner d'un allongement de la symphyse mandibulaire qui s'étend jusqu'à P₂ chez les formes anciennes et jusqu'à P₄ sur les plus récentes. Les molaires supérieures présentent une tendance à la réduction du paralophe et du paraconule laissant le protocône isolé; ce dernier prend une position de plus en plus reculée qui modifie l'aspect de la vallée postérieure. La P2 supérieure a un profil occlusal triangulaire chez toutes les formes connues à l'exception du crâne DKO 234.

RELATIONS DE PARENTE DU CHALICOTHERE DE DYTIKO : ANALYSE DE PARCIMONIE

La matrice de caractères

Trente-huit caractères (tableau 4) sont utilisés afin de situer le chalicothère de Dytiko parmi les autres chalicothères et proposer un cladogramme des espèces de Chalicotheriidae dont le statut taxonomique porte le moins à controverses. Les restes sont très fragmentaires et plutôt que de créer des taxons terminaux artificiels aux regroupements non fondés, nous avons préféré introduire des spécimens en tant que taxons terminaux. Le crâne de La Grive Saint Alban, la mandibule de Titov Veles, la portion de crâne et la mandibule associée de Vathylakkos sont ainsi des taxons terminaux. Par ailleurs, les espèces *Chalicotherium wuduensis*, "*Chalicotherium styriacum*" et "*Macrotherium brevirostris*" sont représentées chacune par le seul holotype. En revanche *Macrotherium grande* inclut le matériel type décrit à Sansan

ainsi que le matériel classiquement rapporté à l'espèce (Neudorf); *Chalicotherium goldfussi* regroupe l'holotype et le matériel d'Eppelsheim, de Höweneg et de Henndorf. Le genre *Nestoritherium* est ici représenté par l'espèce-type *N. sivalense*. Les extra-groupes sont deux chalicotherioïdes non chalicothériinés: *Eomoropus* et *Moropus* (Osborn, 1913; Peterson & Holland, 1914; Lucas & Schoch, 1989).

La matrice de caractères (tableau 4) a ceci de particulier qu'aucun caractère n'est contrôlé chez tous les taxons terminaux retenus. L'information extrêmement lacunaire apportée par les chalicothères peut néanmoins être traitée par parcimonie: les données manquantes, codées "?", sont optimisées de telle façon qu'elles n'ajoutent pas de pas supplémentaires.

Les résultats

L'analyse de parcimonie de la matrice illustrée par le tableau 4 est effectuée par le logiciel Hennig86 dû à Farris (1988). Les caractères à états multiples sont additifs (= ordonnés). L'analyse des 38 caractères pour 13 taxons donne 3 arbres de longueur minimale (longueur = 61 pas, indice de cohérence = 0,80, indice de rétention = 0,77). Ces trois arbres ne se distinguent que par la position de "*M.*" *brevirostris* (fig. 8).

En raison de l'importance des données manquantes, les caractères à distribution ambiguë sont nombreux; les transformations des états des caractères ambigus peuvent se situer sur plusieurs noeuds du cladogramme, en fonction des différentes hypothèses d'optimisation des données manquantes et du traitement de l'homoplasie. L'optimisation des données manquantes permet en effet des combinaisons nombreuses. Ainsi, sur les 3 arbres, le nombre de caractères ambigus est de 18 (arbre 0), ou de 17 (arbre 1), ou bien encore de 16 (arbre 2). Ce sont les caractères 2, 5, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 23, 24, 27, 33, auxquels s'ajoutent les caractères 14, 20, 21, 29, 30 (arbre 0) ou les caractères 3, 21, 26 (arbre 1), ou bien les caractères 8, 20, 37 (arbre 2).

Par exemple, le caractère 10 (lacune ptérygoïdienne) peut se présenter sous l'état 0 ou sous l'état 1 à la racine et sur tous les noeuds des trois arbres: son indice de cohérence est de 1 mais en réalité le caractère, non contrôlé chez les extra-groupes et observé seulement sur les crânes de Dytiko et de Tung Gur, n'est pas informatif. D'autres distributions ambiguës sont néanmoins plus précises. Par exemple, la perte du canal de l'alisphénoïde (caractère 12, état 1) attestée uniquement chez *M. grande*, peut se produire au noeud 16 de l'arbre 0 (perte optimisée chez *styriacum* où le caractère n'est pas observé, codé "?"), ou bien au noeud 4 (*M. grande*). Un autre exemple: l'inflexion de la région angulaire (caractère 26) peut se situer à l'état 1 (inflexion présente) ou 2 (inflexion accentuée) au noeud 19 de l'arbre 1. Le caractère est présent sans ambiguïté à l'état 2 au noeud 17, mais, codé "?" sur le crâne de Tung Gur ("*M.*" *brevirostris*), l'état du caractère peut être optimisé de deux façons. D'une part sans changement d'état en 1 (le changement a alors lieu au noeud 17) ou, d'autre part, en 2 avec changement d'état dès le noeud 19 (l'état 2 du caractère serait alors partagé par "*M.*" *brevirostris* et les espèces du genre *Macrotherium*).

La figure 8 indique la distribution des caractères à distribution non ambiguë qui correspondent respectivement aux arbres 0, 1 et 2.

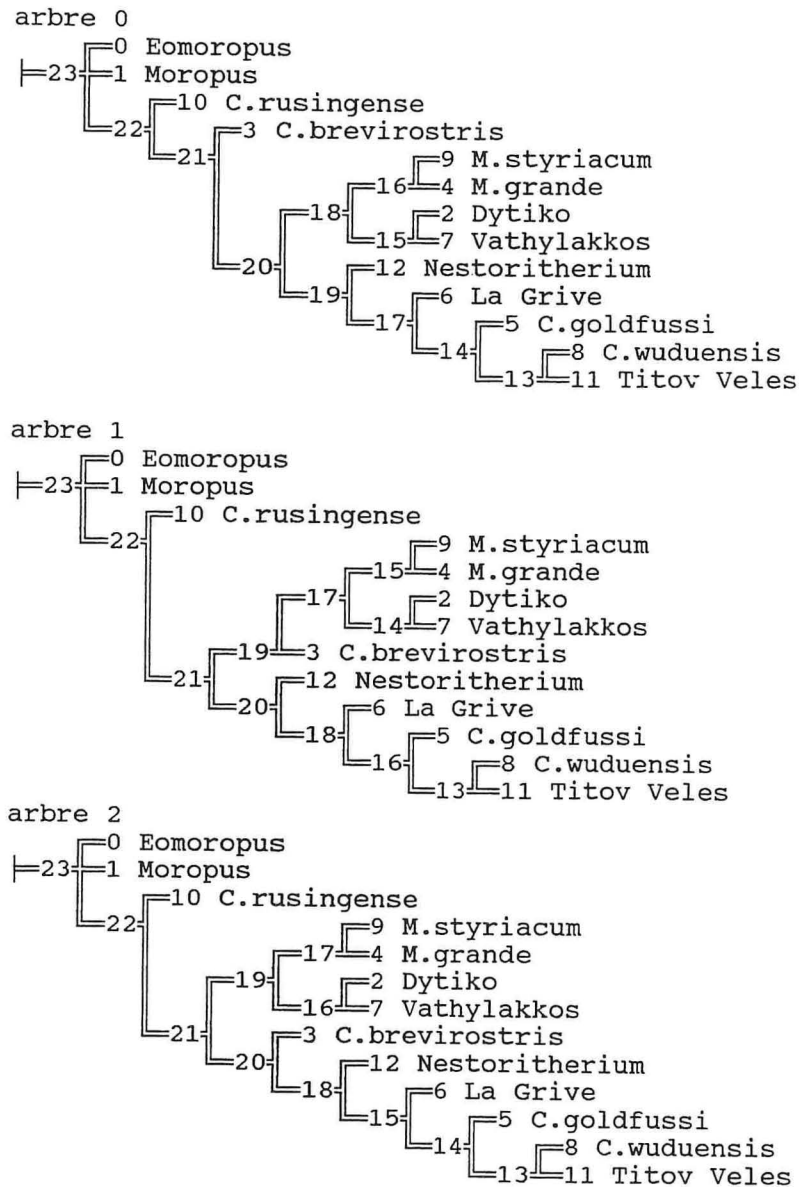


Figure 8.— Phylogénie des Chalicotheriinae (HENNIG 86) à partir de la matrice de caractères du tableau 4. Arbres les plus parcimonieux.

Arbre 0:

- Noeud 22 (monophylie des Chalicotheriinae) 25(1), 26 (1), 36(1)
- Noeud 21 (*C. brevirostris* groupe frère de (*Macrotherium* (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*))) 1(1), 3(1), 27(1)
- Noeud 20 (monophylie de (*Macrotherium* (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*))) 5(1)
- Noeud 18 (monophylie de *Macrotherium*) 0(1), 1(2), 2(2), 4(0), 6(1), 7(1), 9(1), 15(2), 19(1), 22(1), 26(2), 28(1)
- Noeud 16 (monophylie de *M. grande* inclus *styriacum*) 34(1), 36(2)
- Noeud 15 (monophylie de *M. macedonicum* inclus *Vathylakkos*) 31(1)
- Noeud 19 (monophylie de (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*)) 37(1)
- Noeud 17 (monophylie de *Chalicotherium* inclus *La Grive*) 32(2)
- Noeud 14 (monophylie de (*C. goldfussi*, *C. wuduensis* inclus *Titov Veles*)) 24(1)
- Noeud 13 (monophylie *C. wuduensis* inclus *Titov Veles*) 26(0)

La position de "*M.*" *brevirostris* (espèce représentée uniquement par le crâne de Tung Gur) est la seule source de conflit entre les trois arbres 0, 1 et 2. L'espèce de Tung Gur peut en effet être le groupe frère de l'ensemble des autres chalicotheriids eurasiatiques (arbre 0), ou bien le groupe frère des espèces de *Macrotherium* (arbre 1) et, de ce fait peut être classée dans le genre *Macrotherium*, ou encore le groupe frère de l'ensemble formé par *Nestoritherium* et *Chalicotherium* (arbre 2).

En se fondant sur les seuls caractères à distribution non ambiguë (fig. 8), il apparaît que les trois positions de "*M.*" *brevirostris* sont guidées par trois caractères, les caractères 20 (apophyses paroccipitales), 21 (condyles occipitaux) et 27 (couronne de P²).

Sur l'arbre 0 le caractère 27 (1: P² raccourcie) est la synapomorphie de "*M.*" *brevirostris* et de tous les autres chalicotheriids eurasiatiques (dans ce cas les caractères 20 et 21 sont, à ce noeud, dans l'état 0 ou 1). Sur l'arbre 1 le caractère 20 (1: apophyses paroccipitales aplaties) est la synapomorphie de "*M.*" *brevirostris* et de *Macrotherium* (dans ce cas le caractère 27 (1) est au noeud qui précède, et le caractère 20 est dans l'état 0 ou 1). Sur l'arbre 2 le caractère 21 (1: condyles occipitaux étirés verticalement) est la synapomorphie de "*M.*" *brevirostris* et de l'ensemble *Nestoritherium*, *Chalicotherium*. Dans ce dernier cas le caractère 27 (1) se trouve au noeud qui précède et le caractère 20 est dans l'état 0 ou 1.

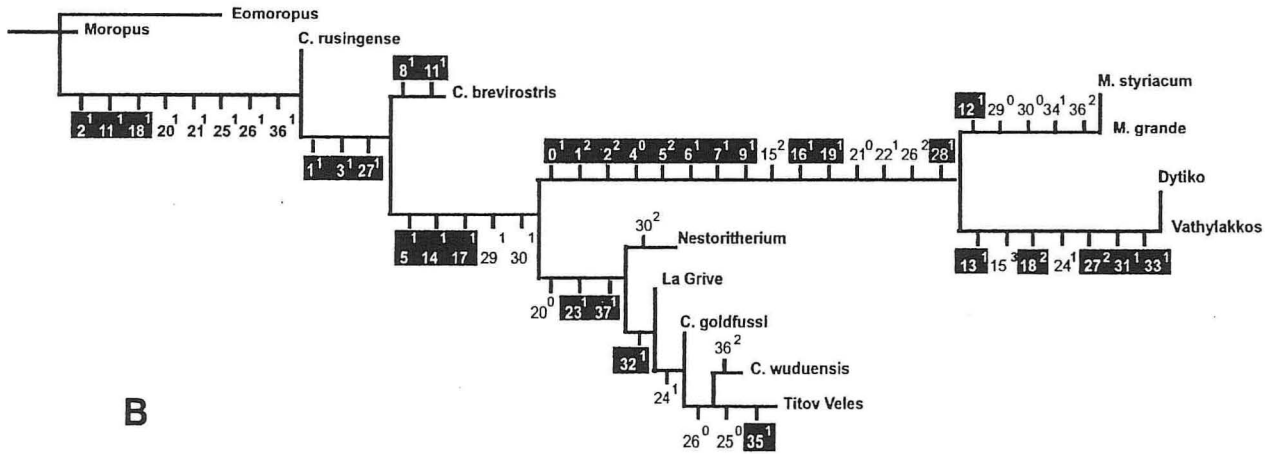
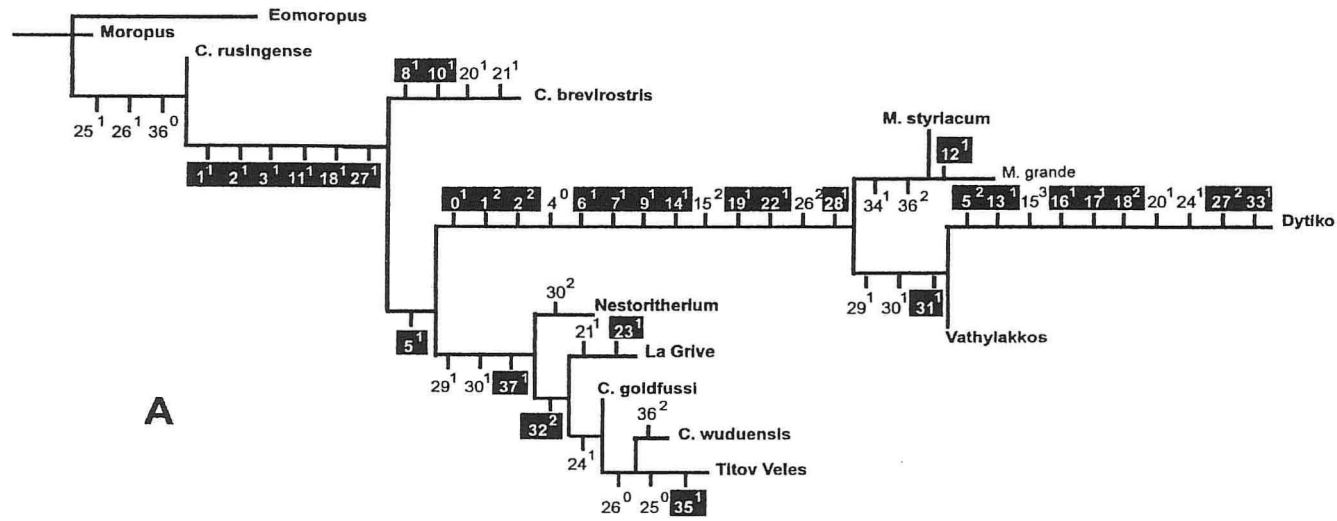
L'explication de ces contradictions est la suivante. L'état 1 du caractère 20 (apophyses paroccipitales aplaties) est partagé par "*M.*" *brevirostris* et *Dytiko*; mais il n'est pas observé chez *M. grande*; l'état 0 (apophyses paroccipitales massives), observé à La Grive, n'est pas contrôlé chez *C. goldfussi*. L'état 1 du caractère 21 (condyles occipitaux étirés verticalement) est partagé par "*M.*" *brevirostris* et La Grive (il n'est

Arbre 1:

- Noeud 22 (monophylie des Chalicotheriinae) 25(1), 26 (1), 36(1)
- Noeud 21 (monophylie de (*Macrotherium* inclus *C. brevisrostris* (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*))) 1(1), 27(1)
- Noeud 19 (*C. brevisrostris* groupe frère de *Macrotherium*) 20(1)
- Noeud 17 (monophylie (*M. grande*, *M. macedonicum*)) 0(1), 1(2), 2(2), 4(0), 6(1), 7(1), 9(1), 14(1), 15(2), 19(1), 22(1), 28(1)
- Noeud 15 (monophylie de *M. grande* inclus *styriacum*) 34(1), 36(2)
- Noeud 14 (monophylie de *M. macedonicum* inclus *Vathylakkos*) 29(1), 30(1), 31(1)
- Noeud 20 (monophylie de (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*)) 29(1), 30(1)
- Noeud 18 (monophylie de *Chalicotherium* inclus La Grive) 32(2)
- Noeud 16 (Monophylie de (*C. goldfussi*, *C. wuduensis* inclus Titov Veles)) 24(1)
- Noeud 13 (monophylie *C. wuduensis* inclus Titov Veles) 26(0)

Arbre 2:

- Noeud 22 (monophylie des Chalicotheriinae) 25(1), 26 (1), 36(1)
- Noeud 21 (monophylie de (*Macrotherium* (*brevirostris* (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*)))) 1(1), 3(1), 27(1)
- Noeud 19 (monophylie de *Macrotherium*) 0(1), 1(2), 2(2), 4(0), 6(1), 7(1), 9(1), 14(1), 15(2), 22(1), 26(2), 28(1)
- Noeud 17 (monophylie de *M. grande* inclus *styriacum*) 34(1), 36(2)
- Noeud 16 (monophylie de *M. macedonicum* inclus *Vathylakkos*) 29(1), 30(1), 31(1)
- Noeud 20 (*C. brevisrostris* groupe frère de (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*)) 21(1)
- Noeud 18 (monophylie de (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*)) 29(1), 30(1)
- Noeud 15 (monophylie de *Chalicotherium* inclus La Grive) 32(2)
- Noeud 14 (monophylie de (*C. goldfussi*, *C. wuduensis* inclus Titov Veles)) 24(1)
- Noeud 13 (monophylie *C. wuduensis* inclus Titov Veles) 26(0)



pas observé chez *C. goldfussi*); l'état 0 est observé à Dytiko et chez *M. grande*. L'état 1 du caractère 27 (P^2 raccourcie) est une apomorphie partagée par tous les chalicothériinés eurasiatique (partagée par "*M.*" *brevirostris*, *M. grande* et Dytiko (état 2: comme le traitement de ce caractère est additif, l'état 1 est inclus dans l'état 2); elle est également présente chez *C. goldfussi* et sur le crâne de La Grive).

L'optimisation de 20 (1) chez "*M.*" *brevirostris* et chez *M. grande* d'une part et de l'état 0 chez *C. goldfussi* permet de situer "*M.*" *brevirostris* du côté de *Macrotherium* (arbre 1): dans ce cas il y a homoplasie pour l'acquisition de l'état 1 de 21 à La Grive (et, éventuellement par optimisation au noeud 20).

L'optimisation de l'état 21 (1) chez "*M.*" *brevirostris* et La Grive d'une part et de l'état 0 chez *Macrotherium* permet de situer "*M.*" *brevirostris* du côté de *Nestoritherium* et *Chalicotherium*: dans ce cas il y a homoplasie pour l'acquisition de l'état 1 de 20 chez "*M.*" *brevirostris* d'une part et chez *M. grande* d'autre part (arbre 2).

L'optimisation de l'état 27 (1) chez "*M.*" *brevirostris*, *Macrotherium* et l'ensemble *Nestoritherium-Chalicotherium* permet de situer "*M.*" *brevirostris* en position de groupe frère de tous les autres chalicothériinés eurasiatiques (arbre 0). Dans ce cas il y a homoplasie pour l'acquisition de l'état 1 de 20 chez *Macrotherium*, en tout cas à Dytiko, et pour l'acquisition de l'état 1 de 21 chez (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*), en tout cas à La Grive.

Si l'on tient compte de la distribution des 38 caractères, les trois arbres sont de même longueur minimale. Le choix entre ces arbres ne peut donc se fonder que sur d'autres critères que la parcimonie. D'un point de vue strictement cladistique, "*M.*" *brevirostris* peut être considéré comme un chalicothériiné eurasiatique primitif (arbre 0), ou bien comme un *Macrotherium* primitif (arbre 1) ou encore comme un premier rameau du groupe *Nestoritherium-Chalicotherium*.

En tout état de cause la proche parenté de *M. grande* et de *M. macedonicum*, donc la monophylie du genre *Macrotherium*, semble bien corroborée. Telles que nous les avons définies les deux espèces *M. grande* et *M. styriacum* ne sont pas distinguables; de même que les restes découverts à Vathylakkos sont identiques à ceux de Dytiko.

Selon les arbres, la proche parenté de *Nestoritherium* et de *Chalicotherium* est fondée sur un nombre variable de caractères à distribution non ambiguë. Dans le cas de l'arbre 0, la monophylie (*Nestoritherium-Chalicotherium*) est fondée sur la perte des incisives inférieures (37 état 1). Cette perte est contrôlée chez *Nestoritherium*, *C. wuduensis*, et sur la mandibule de Titov Veles; il est optimisé sous cet état chez *C. goldfussi* et à La Grive.

Dans le cas des arbres 1 et 2, la monophylie (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*) est fondée sur l'interruption de la jonction du protolophe de $P4$ et du protocône (29 état 1) et sur les molaires supérieures par l'interruption de la jonction du paralophe et du

Figure 9.—Phylogénie des Chalicotheriinae. Arbre 0 de la figure 8 traduit par le programme PAUP v.3.0s dans lequel la longueur des branches est proportionnelle au nombre de transformations. A—Option DELTRAN: minimisation des réversions; B—Option ACCTRAN: minimisation des convergences. Les caractères non homoplasiques sont inscrits en blanc sur fond noir.

protocône (30 état 1). Ces états sont optimisés chez *C. wuduensis* et à Titov Veles (où ils sont codés "?"). Pour les deux caractères il y a convergence chez *M. macedonicum*.

Sur tous les arbres *Nestoritherium* ne se distingue des taxons attribuables à *Chalicotherium* que par une autapomorphie: la perte du paraconule (état 2 du caractère 30). Il n'en reste pas moins vrai que, quel que soit l'arbre, on peut classer *Nestoritherium sivalensis* dans le genre *Chalicotherium*: le groupe reste monophylétique.

L'ensemble formé par la mandibule de Titov Veles et par *C. wuduensis* est fondé sur une apomorphie non ambiguë qui est une réversion (26 état 0: atténuation secondaire de l'inflexion de l'angle mandibulaire. On pourrait invoquer pour ce caractère une paedomorphose, mais cette région est mal conservée sur la mandibule de Titov Veles et on ne peut être certain de la présence de ce caractère. De plus les deux se rattachent à *C. goldfussi* par la longueur de la symphyse mandibulaire, caractère qui existe aussi chez *M. macedonicum*. En tout état de cause on doit considérer leur lien de parenté avec réserve.

Pour une seule et même topologie, la localisation des homoplasies dépend des hypothèses faites sur la minimisation des réversions (option DELTRAN de PAUP v.3.0s, Swofford, 1991) ou sur la minimisation des convergences (option ACCTRAN de PAUP v.3.0s). Sachant que le nombre de caractères non observés sur les différents taxons est important, les différentes optimisations ont une influence sensible sur la localisation des transformations, c'est-à-dire sur les longueurs des branches.

Quels que soient les arbres et les optimisations de localisations des homoplasies quatre taxons terminaux sont dépourvus d'autapomorphies. Deux peuvent être tenus pour des ancêtres. Il s'agit de *C. rusingense*, ancêtre de tous les autres Chalicotheriidae et de *C. goldfussi*, ancêtre du groupe (*C. wuduensis* Titov Veles). Les deux autres peuvent être tenus pour indistincts de leur groupe frère. Il s'agit de *M. styriacum*, non distinct de *M. grande*, et de Vathylakkos non distinct de *M. macedonicum*.

La figure 9 montre les effets des optimisations DELTRAN (fig. 9A) et ACCTRAN (fig. 9B) sur l'arbre 0 de la figure 8, c'est-à-dire l'arbre qui montre "*M. brevirostris* comme groupe frère de l'ensemble (*Macrotherium* (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*)). On voit que l'optimisation ACCTRAN identifie *M. styriacum* à *M. grande* et identifie Vathylakkos à *M. macedonicum* (Dytiko). L'optimisation DELTRAN considère au contraire "*M. styriacum*" comme souche de *M. grande* et Vathylakkos comme souche de *M. macedonicum* (Dytiko). Mais les caractères impliqués sont dans ce cas ou bien ambigus (caractères 29, 30) ou bien non observés chez les ancêtres potentiels (12). En outre, l'optimisation DELTRAN affecte à La Grive deux apomorphies: 21 (1) et 23 (1), tandis que l'optimisation ACCTRAN montre La Grive en position d'ancêtre de (*Chalicotherium goldfussi* (*C. wuduensis*, Titov Veles)), les apomorphies 21 (1) et 23 (1) apparaissant en amont.

Dans les cas des deux autres arbres de la figure 8, l'optimisation ACCTRAN considère également La Grive comme un ancêtre (arbre 1), ou bien considère "*M. brevirostris* comme un ancêtre de l'ensemble (*Nestoritherium*, *Chalicotherium*) (arbre 2).

En dernier lieu, "*C. rusingense* semble bien le chalicothériiné de l'Ancien Monde

le plus primitif. En conséquence son attribution à *Chalicotherium* reviendrait à faire de celui-ci un genre polyphylétique du point de vue topologique et paraphylétique du point de vue des caractères partagés. Mais nous pensons que l'espèce "*C.*" *rusingense*, représentée par un matériel abondant, a été bien décrite par Butler (1965) et elle peut constituer le type d'un genre nouveau:

BUTLERIA n. gen.

Espèce-type: *B. rusingensis*

Origine du nom: en hommage à P.M. Butler pour ses études sur les chalicothères du Kenya.

Diagnose: Chalicotheriinae de petite taille; face relativement longue; pas de dépression périnasale; arcades dentaires supérieures rectilignes et faiblement convergentes; symphyse mandibulaire courte (jusqu'au niveau de P_2); hauteur de la branche horizontale de la mandibule augmentant vers l'arrière; inflexion de la région angulaire de la mandibule; P^2 allongée; P^3 avec une crête antérieure complète; protolophe de P^4 rejoignant le paracône; protocône en position antérieure; métacône de M^3 déplacé lingualement; hypocône de M^3 relié au cingulum; entoconide net sur P_4 ; P_2 présente; métastyliide distinct sur les molaires; présence d'incisives inférieures.

Discussion sur la taxonomie des Chalicotheriinae

Au Miocène moyen et au Miocène supérieur, on constate que les Chalicotheriinae eurasiatiques présentent deux types de crâne bien distincts qui correspondent chacun à une lignée particulière et qui justifient le maintien de deux genres bien séparés.

L'un, *Chalicotherium*, correspond à des formes dont le crâne est certes raccourci par rapport à celui d'un schizothériné comme *Moropus* mais qui reste encore relativement long. Nous trouvons dans ce genre *C. goldfussi*, l'espèce-type. De grande taille, elle a été décrite d'après le matériel provenant des sables à *Deinotherium* d'Eppelsheim (Vallésien, Miocène supérieur) et on la retrouve à Höwenegg, La Grive Saint-Alban et Saint Gaudens. La denture jugale supérieure est plus évoluée que celle de "*M.*" *brevirostris*. Dans ces deux espèces la M^3 se distingue par la muraille externe du métacône fortement oblique vers l'intérieur de même que la lame du métastyle. Villalta & Crusafont (1943) signalent l'espèce à Hostalets de Pierola. Comme nous l'avons vu ci-dessus c'est aussi à *C. goldfussi* qu'il faut rapporter le maxillaire de Nikolsburg. La détermination de la mandibule de Henndorf est plus délicate mais, sur la foi en particulier de sa forte taille, c'est ici que nous les placerons en suivant ainsi Zapfe (1979). Pour le spécimen de La Grive, la symphyse courte, caractère primitif, justifie le maintien de la sous-espèce *rhodanicum*.

Le deuxième genre, *Macrotherium*, renferme des espèces au crâne fortement raccourci. *M. grande* se rencontre dans des sites du Miocène moyen, Sansan, la station-type, ou Neudorf. De taille moyenne, *M. grande* possède une denture supérieure primitive et une symphyse mandibulaire courte. A la même espèce se rattachent sans doute les pièces décrites dans le gisement de San Quirico de Gallineros en Espagne

(Villalta & Crusafont, 1943). C'est aussi au genre *Macrotherium* qu'appartient le crâne DKO 234 mais il constitue l'holotype d'une nouvelle espèce: *M. macedonicum*.

C'est à cette même espèce, *M. macedonicum* que nous rattachons les spécimens de Vathylakkos (Arambourg & Piveteau, 1929) et le maxillaire de Pikermi (Symeonidis, 1973).

La mandibule d'Eggersdorf, type de *Chalicotherium styriacum*, est plus délicate à interpréter, tant il est difficile de déterminer une mandibule surtout si elle est fragmentaire. Bien qu'un peu plus grande, elle est proche de la taille de DKO 234. Elle pourrait aussi bien être rapprochée de *M. grande* comme le pensent Schaefer & Zapfe (1971), que constituer une espèce indépendante selon l'opinion de Mottl (1966). Il se pourrait que cette pièce, datée de l'extrême début du Vallésien, représente une étape entre *M. grande*, tel qu'on le connaît à Sansan ou à Neudorf, et DKO 234, holotype de *M. macedonicum*. Pour l'instant, suivant les résultats de l'analyse cladistique, nous la plaçons dans l'espèce *M. grande*.

La mandibule de Titov Veles (Garevsky & Zapfe, 1983) n'est pas très différente de DKO 234 sauf pour ce qui concerne l'absence des incisives. Mais il est parfois difficile de décider de l'absence ou de la présence de ces dents, souvent réduites, si la région antérieure de la mâchoire est tant soit peu érodée. On peut d'ailleurs noter sur la figure de Garevsky & Zapfe (1983) que du côté gauche on n'observe pas l'alvéole de la P_2 et du côté droit l'alvéole antérieure de P_3 et celle de P_2 . Ces alvéoles ont semble-t-il disparu, ce qui pourrait être le cas des alvéoles des incisives. Sur le cladogramme, elle se place dans le genre *Chalicotherium* mais le faible nombre de caractères pertinents pourrait donner trop d'importance à l'absence des incisives.

Deux fragments de mandibule et une P^4 supérieure isolée provenant de Gorna Susica (Bulgarie) ont été attribuées à *C. goldfussi* (Bakalov, 1955) mais nous n'avons pu examiner directement ces spécimens et les figures ne permettent pas une détermination précise. L'âge, de par la présence de *Mesopithecus*, pourrait correspondre au Turolien.

Le site de Pljevlja (Monténégro) a aussi livré des restes de Chalicotheriidae (Petronijevic, 1957). Il s'agit d'une série P^2 - M^3 supérieures d'une P_4 et d'une M_3 isolées ainsi que d'un fragment de mandibule avec M_3 . Ces pièces sont en mauvais état mais leur taille correspond à celle de *M. grande*. Leur âge correspondrait au Miocène moyen, ce qui cadrerait assez bien avec l'allure primitive des molaires inférieures pourvues d'un métastylide net.

Un certain nombre de dents isolées provenant du bassin d'Aquitaine et encore inédites à ce jour appartiennent aux Chalicotheriidae.

Une M^3 (MNHN, Paris; SML 83) provenant de Malartic, Gers (MN 7-8), ne diffère pas de son homologue de Saint Gaudens ou d'Eppelsheim et se rattache sans conteste à *C. goldfussi*. Il en est de même d'une M^3 (MNHN, Paris; GER 619) de Tournan (MN 7-8), Gers, qui se distingue cependant par des styles (parastyle et mésostyle) plus renflés et une crête nette qui prolonge le paralophe jusqu'au sommet du protocône. Deux moulages de M^3 (MNHN, Paris; sans n°) de Simorre, Gers (MN 7-8) appartiennent aussi à *C. goldfussi*. C'est, avec quelques hésitations, à la même espèce que nous rattachons une M^1 et une M^2 provenant du même gisement (MNHN, Paris;

sans n°) et représentées également par des moulages. Une P_4 inférieure provenant de Malartic (MNHN, Paris; SML 357) présente une morphologie voisine de celle du spécimen de La Grive (LGr 1065) mais elle est un peu plus petite; nous l'incluons cependant dans la même espèce *C. goldfussi*. Il en est de même pour une M_3 (MNHN, Paris; SML 271) provenant aussi de Malartic. En revanche, une M^3 supérieure (MHN, Toulouse; PNB 141) découverte à Polastron (MN 6) ne se différencie pas de la même dent chez *M. grande*.

Des chalicothères ont été aussi reconnus dans des sites de la Touraine et de l'Anjou sous le nom d'espèce *grande*. On peut également signaler la présence de *Chalicotherium goldfussi* représenté en particulier par une M^3 caractéristique de Savigné-Lathan (coll. Huin, 3228. Moulage à l'Université de Poitiers). La même lignée se retrouve aussi en Macédoine dans le gisement de Prochoma (Turolien, MN 11) avec une M^3 supérieure (PXM 137) qui présente une muraille externe du métacône très fortement inclinée vers le plan sagittal et dont le protolophe est réduit. Cette dent semble avoir atteint un degré plus avancé que celui des spécimens classiques de *C. goldfussi* en ce qui concerne la réduction du paralophe et celle du paraconule. Un matériel plus abondant permettrait peut-être de distinguer taxonomiquement le chalicothère de Prochoma. Mais en attendant de nouvelles découvertes, il faut considérer ce fossile comme *C. goldfussi*.

Les autres espèces de Chalicotheriinae posent un certain nombre de problèmes. *Chalicotherium baltavarensis* PETHÖ, 1885, repose sur une dent provenant du gisement miocène supérieur de Baltavar (Hongrie). L'état de conservation de ce spécimen isolé ne permet pas de l'attribuer à une espèce plutôt qu'à une autre et il est préférable de le considérer comme Chalicotheriidae incertae sedis. Pour Butler (1965) l'unique dent conservée sur la mâchoire pourrait aussi bien être une dent de lait qu'une molaire définitive et son attribution à un Chalicotheriinae plutôt qu'à un Schizotheriinae reste conjecturale.

Macrotherium salinum FORSTER-COOPER, 1922 provient des célèbres gisements des Siwaliks au sud de la chaîne himalayenne dans les niveaux de Chinji et Nagri c'est-à-dire dans le Miocène moyen et supérieur. L'espèce ne semble pas différer beaucoup de *Macrotherium grande* si l'on excepte une taille plus faible et des molaires supérieures au profil occlusal plus carré et munies d'un protoconule bien distinct. Mais le matériel reste bien fragmentaire (Pickford, 1982), ne permettant ni des comparaisons approfondies ni de se faire une idée bien précise des affinités de "*M.*" *salinum*, ni même d'être sûr que toutes les pièces appartiennent à une unique espèce.

Schizotherium pilgrimi FORSTER-COOPER, 1920 repose initialement sur deux molaires supérieures des niveaux de Bugti au Baluchistan datés du Miocène inférieur. De petite taille, leurs proportions relatives rappellent celles de *M. grande* mais il faut dire que les espèces de Chalicotheriinae ne présentent pas sur ce chapitre des valeurs très différentes. Sur les molaires inférieures rattachées à cette espèce, le métastylide est bien détaché du métaconide.

Chalicotherium wetzleri KOVALEVSKY, 1874 provient du Miocène inférieur d'Europe. A peine plus petit que *M. grande* (Koenigswald, 1932), il possède des molaires inférieures munies d'un métastylide bien distinct (Stehlin, 1914; Butler, 1965) et des prémolaires moins molarisées que celles de *M. grande*. Mais, comme c'est le cas

pour "*M.*" *salinum* ou "*S.*" *pilgrimi*, il est actuellement très difficile de déterminer la position phylétique de "*C.*" *wetzleri*, de savoir s'il appartient à l'un ou l'autre des genres de Chalicotheriinae ou bien encore à un genre indépendant.

Tous ces taxons n'ont pas été retenus dans l'analyse phylogénétique.

Enfin *Nestoritherium* pose le même genre de problèmes que les trois espèces précédentes. Fortement dérivé par l'absence de paraconule aux molaires supérieures et l'absence des incisives inférieures, il s'inscrit dans la même tendance évolutive qui existe dans les deux lignées représentées par les genres *Chalicotherium* et *Macrotherium*. Il faut noter cependant que les deux espèces attribuées à *Nestoritherium*, *N. sivalense* et *N. sinense*, diffèrent l'une de l'autre par un des caractères qui séparent en Europe les genres *Chalicotherium* et *Macrotherium*. Sur la première espèce la muraille externe du métacône de M^3 et la crête métastylaire ont une obliquité moyenne par rapport au plan sagittal alors qu'elles sont très inclinées et presque perpendiculaires à ce plan chez la seconde.

L'espèce de Rusinga présente de nombreux caractères primitifs et nous avons vu qu'elle constituait le type du nouveau genre *Butleria*.

REPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES GENRES *MACROTHERIUM* ET *CHALICOTHERIUM*

Le genre *Macrotherium* apparaît probablement en Europe avec l'espèce *M. grande*. Elle est reconnue dans des sites (Sansan, Neudorf ou Stätzling) du Miocène moyen (MN 6). On la retrouve au Vallésien (MN 9) avec, peut-être, une espèce particulière, *M. styriacum* décrite d'après la mandibule d'Eggersdorf et qui pourrait se retrouver à Charmoille dans les différents niveaux du Turolien, MN 11 (Titov Veles ou Vathylakkos), MN 12 (Pikermi) et MN 13 (Dytiko).

Nous n'attribuons pour l'instant qu'une seule espèce, *C. goldfussi*, au genre *Chalicotherium*. Le type provient du Vallésien d'Eppelsheim (MN 9) et on retrouve l'espèce dans des sites du même niveau (Höwenegg, Weissberg ou Henndorf). Cette lignée se retrouve dans des couches plus récentes (Turolien de Prochoma, Grèce) et on la rencontre dans des gisements un peu plus anciens (MN 7-8) comme Simorre, La Grive, Nikolsburg, Saint Gaudens ou Malartic.

Ces deux lignées ont coexisté, en Europe, pendant une longue période mais leur écart de taille, leur anatomie crânienne dissemblable et les différences relevées sur le squelette appendiculaire (Zapfe, 1979) devaient leur conférer des niches écologiques bien distinctes.

CONCLUSION

Faite à partir des restes complets et bien conservés exhumés du gisement de Dytiko 3, cette révision des chalicothères miocènes a montré qu'il était possible de

distinguer plusieurs lignées dans un ensemble jusqu'ici assez confus et de montrer que *Butleria rusingensis* constituait un bon morphotype ancestral pour cet ensemble. Les principaux problèmes posés par la phylogénie des chalicothères résultent souvent d'une inflation taxonomique à partir d'espèces fondées sur un matériel trop incomplet pour être vraiment significatif. Il est probable que dans l'avenir de nouvelles découvertes nous aideront à préciser la position et la validité d'espèces comme *styriacum* et *wuduensis* ou de spécimens comme la mandibule de Titov Veles. Toutefois, il serait souhaitable que dorénavant les nouvelles espèces de chalicothères puissent s'appuyer sur des restes suffisamment complets comprenant au moins quelques portions de crâne afin de ne pas compliquer inutilement une tâche déjà difficile.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à citer ici tous ceux qui nous ont aidé à mener ce travail à bonne fin: pour le prêt de matériel, le don de moulages, ou la permission d'examiner des spécimens, nous remercions le Professeur L. Ginsburg au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, le Professeur L. David et Mr. M. Philippe au Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, notre Collègue P. Mein et Mr. F. Escuillé à l'Université de Lyon, Melle C. Sudre, Conservateur en Chef, et Mr F. Duranthon au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, le Dr. R. Tedford et ses collaborateurs au National Museum (N.H.) de New York et MM. B. Guével, J. Huin et P. Watelet, Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Tours, pour le matériel des faluns de l'Anjou. Notre Collègue le Dr. E. Buffetaut nous a procuré une publication chinoise difficile à trouver et le Dr. M. Chalifoux-Coombs nous a envoyé une photographie du crâne de "*Macrotherium brevirostris*". Les dessins qui illustrent l'article sont dus au talent de Melle S. Riffaut d'après les photographies de MM. C. Sicard et D. Venier. Les photos des planches sont de Mr. C. Sicard. Le manuscrit a été préparé avec talent et patience par Mme G. Florent. Les dernières campagnes de fouilles en Macédoine ont bénéficié d'un soutien financier de la Leakey Foundation.

REFERENCES

- ABEL, O., 1922. — Lebensbilder aus der Tierwelt des Vorzeit. Iena: 1-643.
- ARAMBOURG, C. & PIVETEAU, J., 1929. — Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Ann. Pal.*, Paris, 18: 1-82.
- BACH, F., 1912. — Chalicotherienreste aus dem Tertiär Steiermarks. *Jahrb. k.k. Geol. Reichsanst.*, Vienne, 62: 681-690.
- BAKALOV, P., 1955. — Chalicotheriidae in Südwest Bulgarien. *Bulg. Akad. Wiss., Abt. Geol. geogr. u chem wiss, Mitt. d. Geol. Inst.*, Sofia, 3: 151-159.
- BARONE, R., 1966. — Anatomie comparée des mammifères domestiques, t. I: Ostéologie. Ecole nationale vétérinaire, Lyon: 1-811.
- BLAINVILLE, H.M. Ducrotay de, 1839-1864. — Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des Mammifères récents et fossiles. J.B. Baillière, Paris.
- BUTLER, P.M., 1965. — East African Miocene and Pleistocene Chalicotheres. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Londres, 10: 163-237.
- COLBERT, E.H., 1934. — Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. *Bull.*

- Amer Mus. Nat. Hist.*, New York, 67: 353-387.
- COOMBS, M.C., 1975. — Sexual dimorphism in chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). *Sept. Zool.*, 24: 55-62.
- COOMBS, M.C., 1989. — Interrelationships and diversity in the Chalicotheriidae. In: D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH (Eds.), The evolution of Perissodactyla. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 15. Clarendon Press - Oxford University Press: 438-457.
- CUVIER, G., 1822. — Recherches sur les ossemens fossiles. 2e ed., Paris, 5, 1: 1-405.
- DEPÉRET, C., 1892. — La faune de mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) et quelques autres localités du bassin du Rhône. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 5, 2: 1-93.
- FARRIS, J.S., 1988. — Hennig86, version 1.5, manuel d'utilisation. Port Jefferson station, N.Y.
- FILHOL, H., 1890. — Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan. *Bibliothèque de l'Ecole des Hautes Etudes, section Sci. nat.*, Paris, 37, 1: 1-319.
- FORSTER-COOPER, C., 1920. — Chalicotherioidea from Baluchistan. *Proc. Zool. Soc., Lond.*: 357-366.
- FORSTER-COOPER, C., 1922. — *Macrotherium salinum* sp. n. a new chalicothere from India. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Londres, (ser. 9), 10: 542-544.
- GAREVSKI, R. & ZAPFE, H., 1983. — Weitere Chalicotheriiden-Funde aus der Pikermi Fauna von Titov Veles (Mazedovien, Jugoslawien). *Acat. Mus. Macedonici Sci. Nat.*, 17: 1-20.
- HOLLAND, W.J. & PETERSON, O.A., 1914. — The osteology of the Chalicotherioidea with special reference to a mounted skeleton of *Moropus elatus* Marsh, now installed with Carnegie Museum. *Mem. Carnegie Mus.*, 3: 189-406.
- HU, C.K., 1959. — Chalicotheres from the Tertiary of North China. *Palaevert. Palaeoanthrop.*, 1: 125-132.
- KOENIGSWALD, G.H.R. von, 1932. — *Metaschizotherium fraasi*, n.g., n.sp., ein neuer Chalicotheriide aus der Obermiocän von Steinheim a. Albuch. *Palaeontographica*, Stuttgart, 8 (8): 1-24.
- KOVALEVSKY, W., 1874. — Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuvier. *Palaeontographica*, 22: 131-346.
- KAUP, J.J., 1933. — Descriptions d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Musée grand ducal de Darmstadt. Second cahier, Darmstadt: 1-31.
- KAUP, J.J. & SCHOLL, J.B., 1832. — Catalogue des plâtres des ossements fossiles dans le cabinet d'Histoire Naturelle du Grand Duc de Hesse. Darmstadt: 1-15.
- LARTET, E., 1837. — In: H.M.D. de BLAINVILLE, Rapport sur un nouvel envoi de fossiles provenant du dépôt de Sansan. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 5: 417-427.
- LUCAS, S.G. & SCHOCH, R.M., 1989. — Taxonomy and biochronology of *Eomoropus* and *Grangeria*, Eocene chalicotheres from the Western United States and China. In: D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH (Eds.), The evolution of Perissodactyla. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 15. Clarendon Press - Oxford University Press: 422-437.
- MOTTL, M., 1966. — Eine neue unterpliozäne Säugetierfauna aus der Steiermark, S.O. Österreich. *Mitt. Mus. Bergbau, Geol., Techn., L. mus. "Joanneum"*, Graz, 28: 33-62.
- OSBORN, H.F., 1913. — *Eomoropus*, an American Eocene Chalicothere. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 32, (17): 261-274.
- PETHÖ, G., 1885. — Ueber die fossilen Säugetierueberreste von Baltavar. *J. ung. geol. Reichsanst.*, Budapest: 63-73.
- PETRONJEVIC, Z., 1957. — *Chalicotherium grande* (Lartet) in den Kohle des Plevljabecken (Cerna Gora - Montenegro). *Rec. Trav. Inst. Geol. J. Zujovic*, 9: 93-100.

- PICKFORD, M., 1982. — Miocene Chalicotheriidae of the Potwar plateau, Pakistan. *Tertiary Research*, 4: 13-29.
- SCHAEFER, H. & ZAPFE, H., 1971. — *Chalicotherium grande* und *Chalicotherium goldfussi*. Odontologische und osteologische. *Untersch. Verh. Naturf. Ges. Basel*, 81: 157-199.
- STEHLIN, H.G., 1914. — Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. *Verh. naturf. Ges. Basel*, 25: 179-202.
- SWOFFORD, D., 1991. — Phylogenetic analysis using Parsimony, version 3.0.s. computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- SYMEONIDIS, N., 1973. — *Chalicotherium goldfussi* Kaup (Perissodactyla, Mammalia) aus dem Altpliozän von Pikermi (Griechenland). *Ann. Geol. Pays Helléniques*, Athènes, 25: 301-307.
- THENIUS, E., 1959. — Wirbeltierfaunen. In: Handb. f. stratigr. Geol., 3 (2), Tertiär: 1-328.
- VILLALTA-COMELLA, J. de & CRUSAFONT PAIRO, M., 1943. — Los vertebrados del Mioceno continental de la cuenca del Valles-Panades. 3. Ungulados; A: Perisodactilos 1. Chalicotheriinae. *Est. Geol.*, 1: 111-167.
- WEHRLI, H., 1939. — Die Chalicotherien aus den Dinotheriensanden Rheinhessens. *Mitt. Reichsst. Bodenforsch. Zweigst. Darmstadt*, 5, 20: 26-33.
- XUE, X.X. & COOMBS, M.C., 1985. — A new species of *Chalicotherium* from the upper Miocene of Ganou Province, China. *J. Vert. Paleont.*, 5: 336-344.
- ZAPFE, H., 1979. — *Chalicotherium grande* aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova Ves, Tschechoslowakei). *N. Denkschr. Naturhist. Mus. Wien*, 2: 1-282.
- ZAPFE, H., 1989. — *Chalicotherium goldfussi* Kaup aus dem Vallesien von Howenegg im Hegau (Südwest Deutschland). *Andrias*, Karlsruhe, 6: 117-126.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Macrotherium macedonicum n. sp. Calvarium DKO 234 (holotype). Dytiko 3, Miocène supérieur, Macédoine (Grèce). Université de Thessaloniki.

a: vue supérieure; b: vue inférieure; c: vue postérieure; d: vue latérale droite; e: vue latérale gauche

PLANCHE 2

Macrotherium macedonicum n. sp. Calvarium DKO 234 (holotype). Dytiko 3, Miocène supérieur, Macédoine (Grèce). Université de Thessaloniki. Vue supérieure.

PLANCHE 3

Macrotherium macedonicum n. sp. Calvarium DKO 234 (holotype). Dytiko 3, Miocène supérieur, Macédoine (Grèce). Université de Thessaloniki. Vue latérale droite.

PLANCHE 4

Macrotherium macedonicum n. sp. Calvarium DKO 234 (holotype). Dytiko 3, Miocène supérieur, Macédoine (Grèce). Université de Thessaloniki. Vue inférieure.

PLANCHE 5

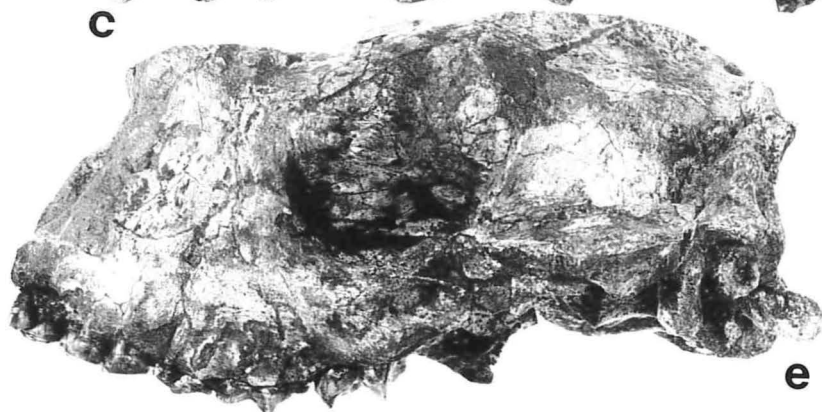
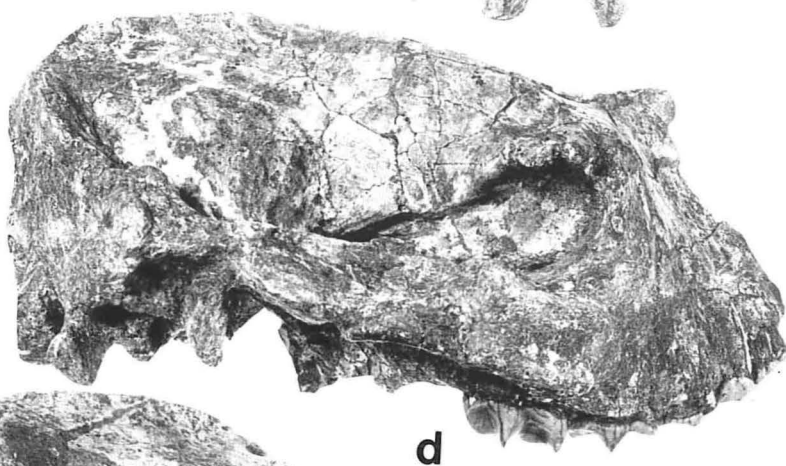
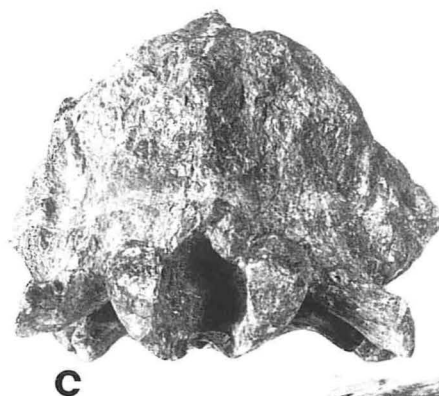
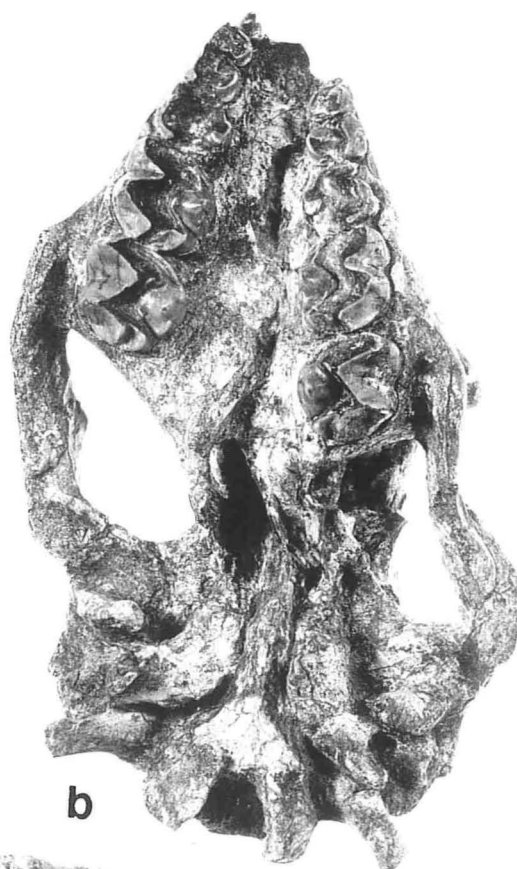
Fig. 1.— *Macrotherium macedonicum* n. sp. Calvarium DKO 234 (holotype) en vue postérieure. Dytiko 3, Miocène supérieur; Université de Thessaloniki.

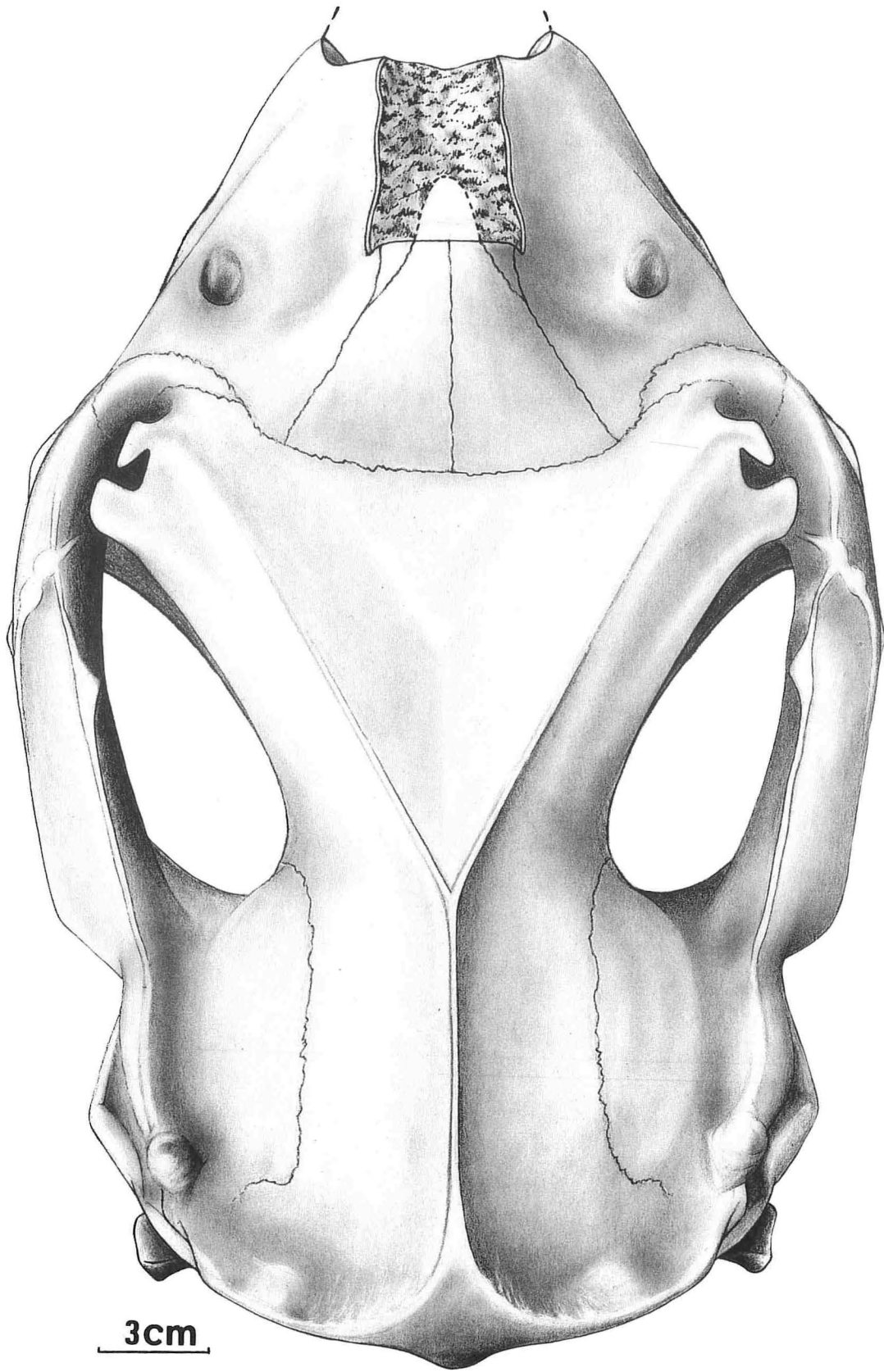
Fig. 2.— *Macrotherium grande* LARTET. Calvarium en vue latérale. Sansan (Gers, France), Miocène moyen; d'après Blainville.

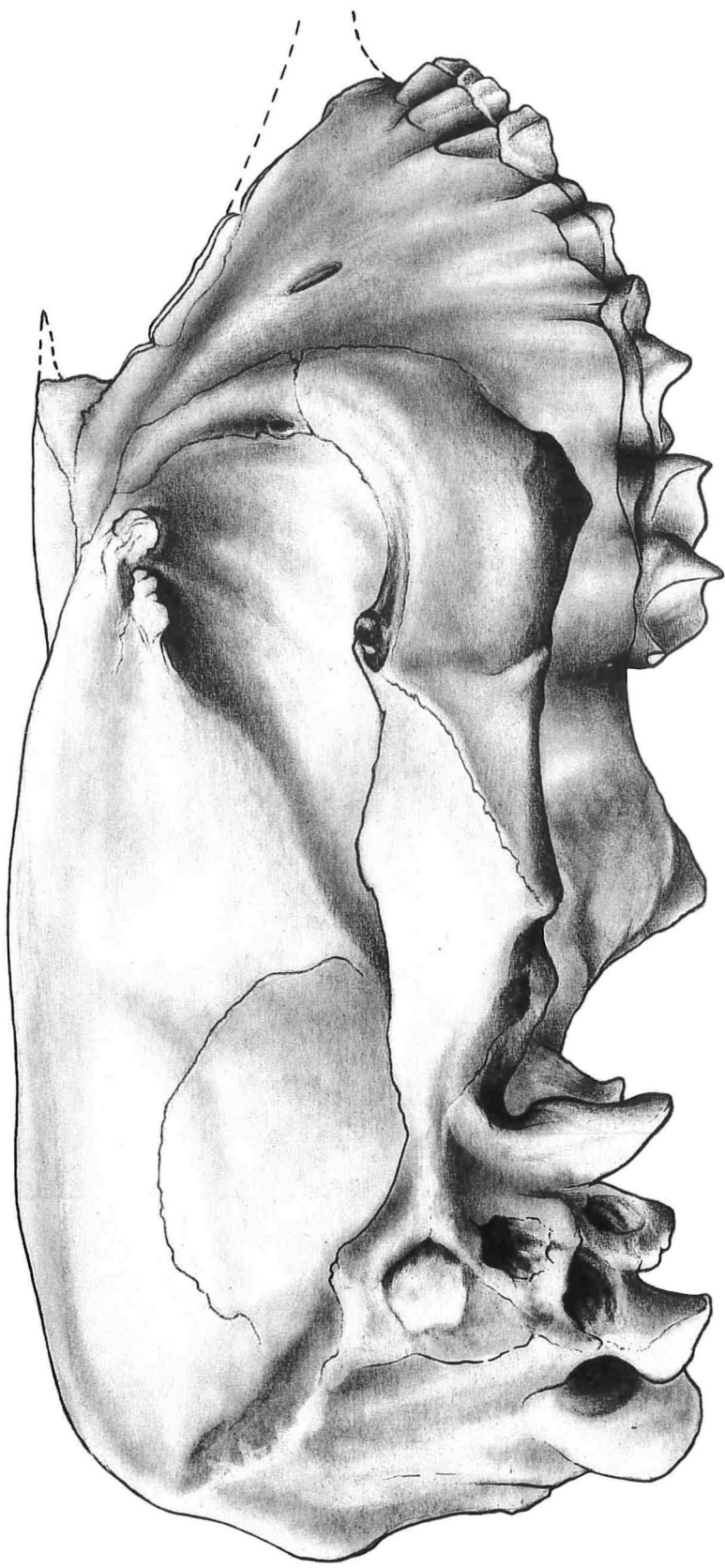
PLANCHE 6

Macrotherium macedonicum n. sp. Calvarium DKO 234 (holotype). Dytiko 3, Miocène supérieur, Macédoine (Grèce). Université de Thessaloniki.

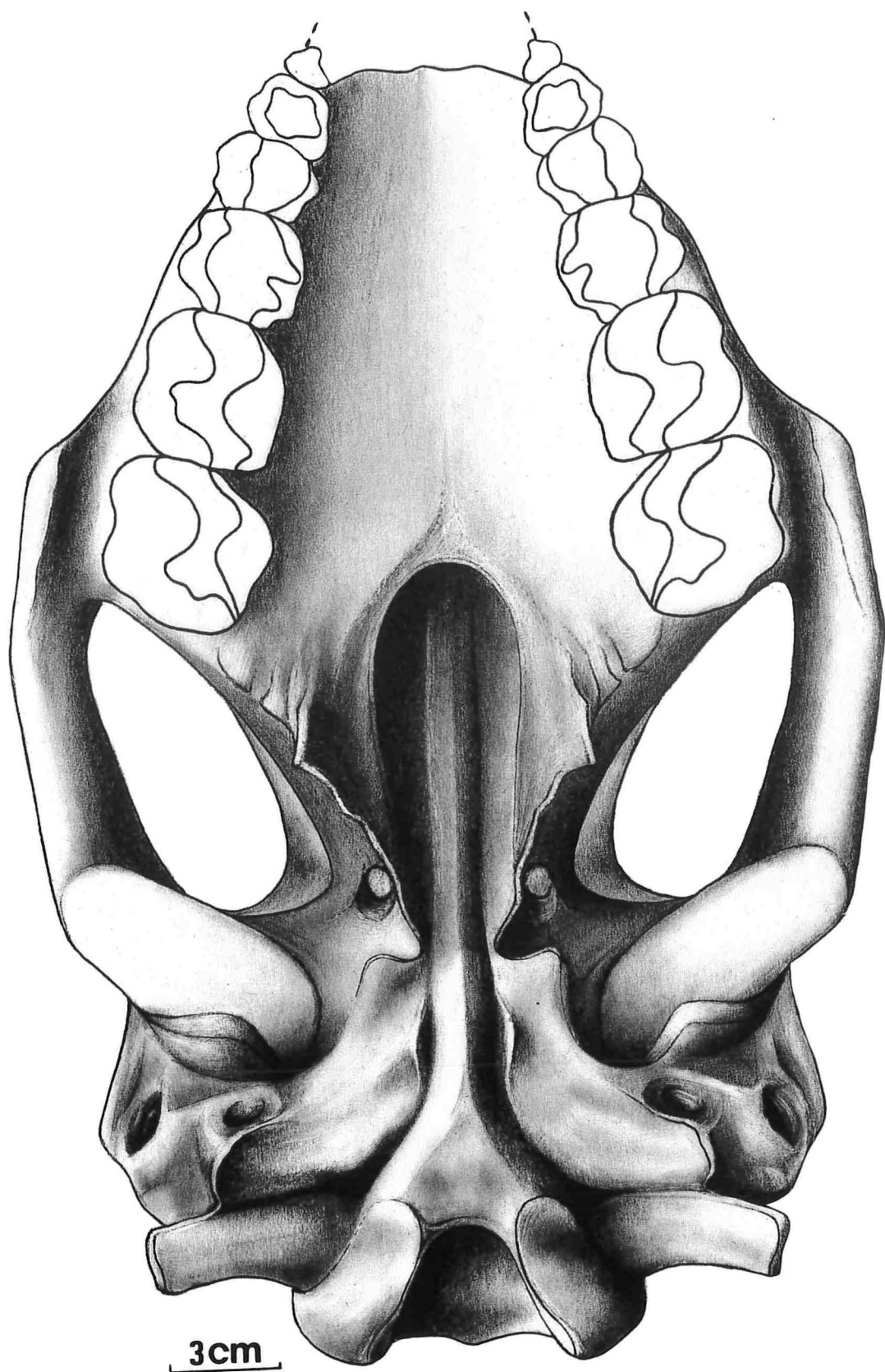
a: hémimandibule gauche en vue occlusale; b: hémimandibule gauche en vue occlusale; c: maxillaire droit en vue occlusale; d: maxillaire gauche en vue occlusale.

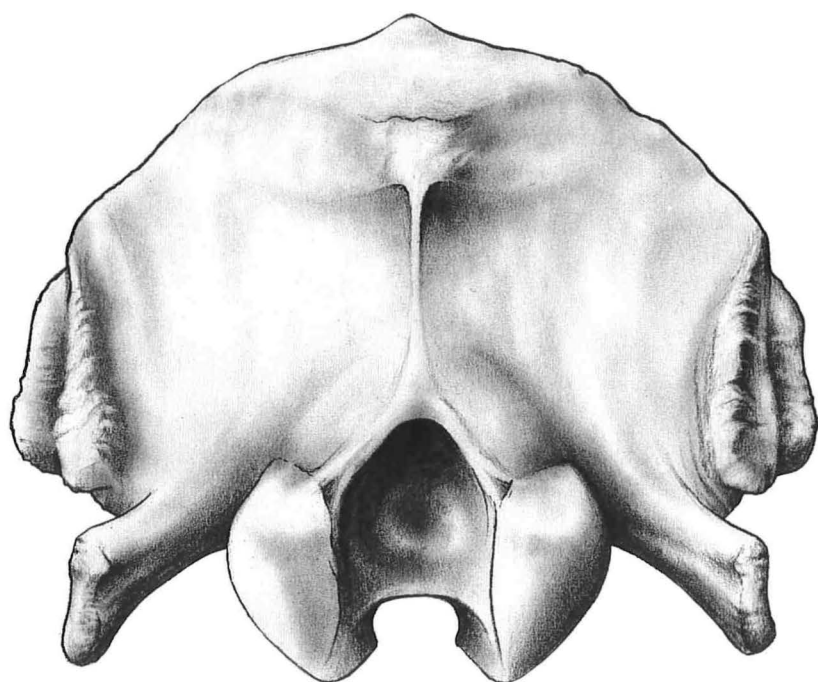




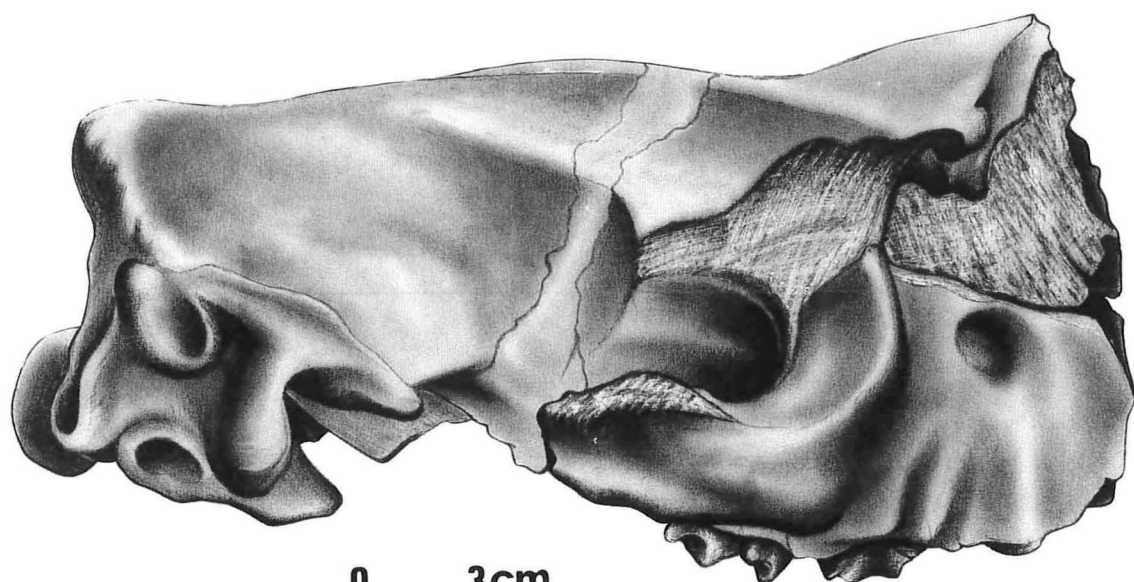


3 cm





0 1cm



0 3cm

