

**LES OISEAUX AQUATIQUES (GAVIIFORMES A ANSÉRIFORMES) DU
GISEMENT AQUITANIEN DE SAINT-GÉRAND-LE-PUY
(ALLIER, FRANCE) : RÉVISION SYSTÉMATIQUE**

par
Jacques CHENEVAL*

SOMMAIRE

| | Pages |
|--|-------|
| Résumé, Abstract, Zusammenfassung | 35 |
| Introduction | 36 |
| Historique | 36 |
| Cadre géologique | 36 |
| Méthode | 37 |
| Abréviations | 39 |
| Systematique | 39 |
| Ordre Gaviiformes | 39 |
| Famille Gaviidae | 40 |
| Sous-famille Colymboidinae | 40 |
| Genre <i>Colymboides</i> | 40 |
| <i>Colymboides minutus</i> | 40 |
| Ordre Procellariiformes | 47 |
| Famille Diomedidae | 47 |
| Genre <i>Plotornis</i> | 47 |
| <i>Plotornis arvernensis</i> | 48 |
| Ordre Pelecaniformes | 52 |
| Sous-ordre Pelecani | 53 |
| Famille Phalacrocoracidae | 53 |
| Genre <i>Phalacrocorax</i> | 53 |
| <i>Phalacrocorax littoralis</i> | 53 |
| Genre <i>Nectornis</i> nov. gen. | 56 |
| <i>Nectornis miocaenus</i> | 56 |
| Famille Sulidae | 65 |
| Genre <i>Empheresula</i> | 65 |
| <i>Empheresula arvernensis</i> | 65 |
| cf. <i>Empheresula arvernensis</i> | 66 |
| Famille Pelecanidae | 68 |
| Genre <i>Mioplecanus</i> nov. gen. | 68 |
| <i>Mioplecanus gracilis</i> | 68 |

Mots-clés : OISEAUX AQUATIQUES, SYSTÉMATIQUE, AQUITANIEN, ALLIER, FRANCE.

| | |
|---|-----|
| Ordre Ciconiiformes..... | 77 |
| Sous-ordre Ardeae..... | 77 |
| Famille Ardeidae..... | 77 |
| Sous-famille Ardeinae..... | 77 |
| Genre <i>Proardeola</i> | 77 |
| <i>Proardeola walkeri</i> | 78 |
| Sous-ordre Ciconiae..... | 81 |
| Famille Ciconiidae..... | 82 |
| Genre <i>Grallavis</i> | 82 |
| <i>Grallavis edwardsi</i> | 82 |
| Famille Threskiornithidae..... | 82 |
| Sous-famille Threskiornithinae..... | 82 |
| Genre <i>Plegadis</i> | 82 |
| <i>Plegadis paganus</i> | 82 |
| Ordre Phoenicopteriformes..... | 89 |
| Famille Palaelodidae..... | 90 |
| Famille Phoenicopteridae..... | 90 |
| Genre <i>Phoenicopterus</i> | 90 |
| <i>Phoenicopterus croizeti</i> | 90 |
| Ordre Anseriformes..... | 96 |
| Sous-ordre Anseres..... | 96 |
| Famille Anatidae..... | 96 |
| Sous-famille Dendrocygninae..... | 96 |
| Genre <i>Dendrochen</i> | 96 |
| Sous-famille Anserinae..... | 96 |
| Genre <i>Cygnopterus</i> | 97 |
| <i>Cygnopterus alphonsi</i> nov. sp. | 97 |
| Conclusion..... | 106 |
| Remerciements..... | 106 |
| Bibliographie..... | 107 |
| Légende des planches..... | 112 |

RÉSUMÉ

Six ordres d'oiseaux adaptés à la vie aquatique sont représentés parmi l'abondante avifaune de Saint-Gérard-le-Puy : Gaviiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes et Anseriformes.

La révision de cette avifaune a conduit à de nombreux changements systématiques :

- ▶ Procellariiformes : *Puffinus arvernensis* n'appartient pas aux Procellariidae mais aux Diomedidae et est transféré dans le genre fossile *Plotornis*, précédemment décrit dans le Miocène moyen de France,
- ▶ Pelecaniformes : *Phalacrocorax littoralis* est maintenu ; *P. miocaenus*, assez différent des espèces actuelles, est transféré dans le nouveau genre *Nectornis*. *Empheresula arvernensis*, décrit dans le gisement oligocène de Gannat, semble également présent à Saint-Gérard-le-Puy. *Pelecanus gracilis* montre des différences avec les espèces actuelles et est classé dans le nouveau genre *Miopelecanus*,
- ▶ Ciconiiformes : *Ardea formosa nom. oblit.* est un synonyme de *Proardeola walkeri*,
- ▶ Anseriformes : une nouvelle espèce proche des cygnes est décrite et classée dans le genre fossile *Cygnopterus*, signalé antérieurement dans l'Oligocène moyen d'Europe ; cette espèce est appelée *C. alphonsi*.

Par comparaison avec l'écologie des espèces actuelles les plus voisines et par étude des adaptations ostéologiques, le mode de vie le plus probable de chaque espèce est précisé.

ABSTRACT

Six orders of birds adapted to aquatic life are represented among the numerous avifauna of "Saint-Gérard-le-Puy": Gaviiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes, and Anseriformes.

The present study of this avifauna proposes several changes in systematics:

- ▶ Procellariiformes : *Puffinus arvernensis* does not belong in Procellariidae but in Diomedidae, and it is transferred to the fossil genus *Plotornis*, previously described in the Middle Miocene of France,
- ▶ Pelecaniformes : *Phalacrocorax littoralis* remains in *Phalacrocoracidae*; *P. miocaenus* is different from the modern species, and is transferred to the new genus *Nectornis*. *Empheresula arvernensis*, described in the Oligocene deposits of Gannat, seems to be present in Saint-Gérard-le-Puy too. *Pelecanus gracilis* shows many differences from the modern species, and belongs to the new genus *Miopelecanus*,
- ▶ Ciconiiformes : *Ardea formosa nom. oblit.* is a synonym of *Proardeola walkeri*,
- ▶ Anseriformes : a new species closely related to swans is described, and belongs to the fossil genus *Cygnopterus*, of the Middle Oligocene of Europe; this species is called *C. alphonsi*.

The ecology of each species is suggested by comparison with that of its nearest living relatives, and by study of osteological adaptations.

ZUSAMMENFASSUNG

Sechs am Wasser lebenden Gattungen bestehen in der reichlichen Vogelfauna von Saint-Gérard-le-Puy : Gaviiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes und Anseriformes.

Die Durchsicht dieser Vogelfauna hat viele systematische Verwandlungen verursacht :

- ▶ Procellariiformes : *Puffinus arvernensis* gehört nicht an den Procellariidae, aber an den Diomedidae und wird an die fossile Gattung *Plotornis*, die im französischen mittleren Miozän früher beschrieben wurde, versetzt,
- ▶ Pelecaniformes : *Phalacrocorax littoralis* behält seine systematische Stellung ; *P. miocaenus*, von den gegenwärtigen Arten ziemlich abweichend, wird an die neue Gattung *Nectornis* versetzt. *Empheresula arvernensis*, die früher in der oligozänen Lage von Gannat beschrieben wurde, scheint auch, in Saint-Gérard-le-Puy anwesend zu sein. *Pelecanus gracilis* unterscheidet sich von den heutigen Arten und wird der neuen Gattung *Miopelecanus* zugeschrieben,
- ▶ Ciconiiformes : *Ardea formosa nom. oblit.* und *Proardeola walkeri* sind Synonyme,
- ▶ Anseriformes : eine neue Art, die mit den Schwänen verwandt ist, wird beschrieben und der fossilen, im mittleren europäischen Oligozän früher dargestellten Gattung *Cygnopterus* zugeschrieben ; diese Art wird *C. alphonsi* genannt.

Die wahrscheinlichste Lebensweise jeder Art wird im Vergleich mit derjenige heutiger Arten und mit Hilfe der Beobachtungen der Knochenanpassungen deutlich ausgedrückt.

« Extraordinaire, émouvante, la végétation de plumes couvrait le marécage à perte de vue et, sous les nuages immobiles et pesants, un deuxième ciel, plus proche, vivant et innombrable, celui-là, semblait avoir triomphé de tout le vide de l'autre. Les oiseaux créaient ainsi, tout près de la terre, un ciel à portée de la main et enfin accessible...

...Hirondelles, cigognes, hérons, mouettes, toute la vieille Europe ailée des chaumières et des ports de pêche semblait s'être réfugiée là, parmi les jabirus immenses, les marabouts, les pélicans, les balaeniceps... »

R. GARY, *Les Racines du Ciel*.

INTRODUCTION

HISTORIQUE

En 1833, I. Geoffroy-Saint-Hilaire mentionne pour la première fois la découverte de vertébrés fossiles à Saint-Gérard-le-Puy. Conjointement, des études paléontologiques sont annoncées par J.B. Croizet (1833) et Domnando (1833).

Depuis 150 ans la région dite de « Saint-Gérard-le-Puy » a fait l'objet de nombreuses études géologiques et paléontologiques. Les plus importantes études géologiques sont celles de A. Pomel (1846a, 1846b, 1853), P.A. Julien (1881), J. Giraud (1902), G.F. Dollfus (1911), L. de Launay (1922-23), J. Jung (1946) et M. Donsimoni (1975).

La faune de Saint-Gérard-le-Puy est très variée et particulièrement abondante, regroupant des mammifères, des oiseaux, des reptiles, quelques amphibiens, quelques insectes et des gastéropodes.

Les oiseaux, souvent brièvement mentionnés dans les premières études de faunes, n'ont été finalement étudiés que plus tardivement par A. Milne-Edwards (1863, 1867-71, 1870, 1872). Les déterminations de cet auteur ont été reprises pratiquement sans changements par R. Lydekker (1891) et K. Lambrecht (1933). Diverses études ponctuelles ont été faites plus tardivement pour le plongeon (Storer, 1956), le marabout (Cheneval, 1984), l'ibis (Olson, 1981), les flamants (Harrison & Walker, 1976; Cheneval, 1983b), les canards (Cheneval, 1982), le serpenteaire (Mourer-Chauviré & Cheneval, 1983), les grues et les râles (Cracraft, 1973), les hiboux et les chouettes (Brodkorb, 1970) et les martinets (Collins, 1976), mais aucune révision d'ensemble n'a encore été réalisée depuis les travaux de A. Milne-Edwards.

CADRE GÉOLOGIQUE

Les terrains aquitaniens de Saint-Gérard-le-Puy sont situés dans la Limagne bourbonnaise, au sud-est de Moulins, dans le département de l'Allier (fig. 1).

Au cours de l'Aquitaniens la région s'est couverte de dépressions lacustres où se sont déposées des formations calcaires dont l'aspect et la structure sont très variables suivant le lieu étudié et dont le plus caractéristique est le calcaire à phryganes.

La stratification est très confuse dans ces calcaires concrétionnés, souvent disposés en récif (calcaire en « chou-fleur ») et ne formant pas la plupart du temps une assise continue. Les intervalles sont comblés par des lits de sables ou d'argiles fossilifères. Cet ensemble forme des buttes appelées dans la région « turots ».

La valeur stratigraphique de ces formations n'est donc pas absolue. Il s'agit plutôt de l'expression d'un faciès que d'une époque bien déterminée. Seule la paléontologie permet des repères plus précis.

Les masses de calcaires ont été exploitées de longue date comme pierre à chaux, plus récemment comme poudre à ciment. Le terme « Saint-Gérard-le-Puy » n'est donc pas l'appellation d'un gisement unique mais regroupe tout un ensemble de gisements découverts dans les carrières des communes de Saint-Gérard-le-Puy, Montaigu-le-Blin (carrières de Chantegré, Ciernat, Les Pérards et Poncenat) et de Boucé (carrière du Vendant). Par extension ont été aussi inclus dans cette appellation les gisements des communes de Bransat, Chavroches, Langy et Saulcet (fig. 1).

De par la dispersion du matériel dans les collections de nombreux muséums et universités, le gisement dit de Saint-Gérard-le-Puy est mondialement connu. En paléornithologie c'est le gisement tertiaire français le plus riche en oiseaux; d'autres gisements tertiaires tels les Phosphorites du Quercy ou La Grive-Saint-Alban en ont livré mais de manière moins abondante.

L'originalité de Saint-Gérard-le-Puy consiste en l'abondance des formes aquatiques. Il n'a aucun équivalent européen; aux Etats-Unis on peut le comparer aux gisements éocènes de Canyon Creek au Wyoming dans lesquels ont été trouvés des milliers d'os de *Presbyornis*.

Ainsi que je l'ai précisé, aucune révision d'ensemble de l'avifaune n'a été faite depuis les travaux d'A. Milne-Edwards qui fonda la paléornithologie en grande partie grâce à l'étude des oiseaux de Saint-Gérard-le-Puy.

Ce travail a été entrepris mais, devant l'abondance du matériel, je me suis limité, dans un premier travail (Cheneval, 1983a) dont les principaux résultats systématiques sont repris ici, à l'étude des six ordres d'oiseaux adaptés à la vie aquatique représentés : Gaviiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes et Anseriformes.

Le matériel étudié provient de la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris qui contient les types décrits et figurés par A. Milne-Edwards (1867-71); ont été également étudiées les collections du Musée Guimet d'Histoire naturelle de Lyon et surtout l'importante collection Julien, restée inédite jusqu'à présent, conservée antérieurement à l'Université de Clermont-Ferrand et actuellement au Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude-Bernard-Lyon I.

MÉTHODE

La systématique utilisée est celle de la liste de J.L. Peters (Check-list of birds of the world, vol. 1 : Mayr & Cottrell, 1979).

Le mode de vie et le régime alimentaire des espèces actuelles sont empruntés essentiellement à P. Geroudet (1959, 1967), S. Cramp *et alii* (1977) et L.H. Brown, E.K. Urban & K. Newman (1982).

Les termes ostéologiques employés sont ceux de la terminologie de H. Howard (1931, 1980).

Les os sont mesurés selon la méthode de A. Bacher (1967) mise au point lors de l'étude morphologique des Anseriformes actuels. Pour le coracoïde, j'ai appelé « longueur totale » la distance « tête-angle externo-distal de la facette sternale » et « longueur

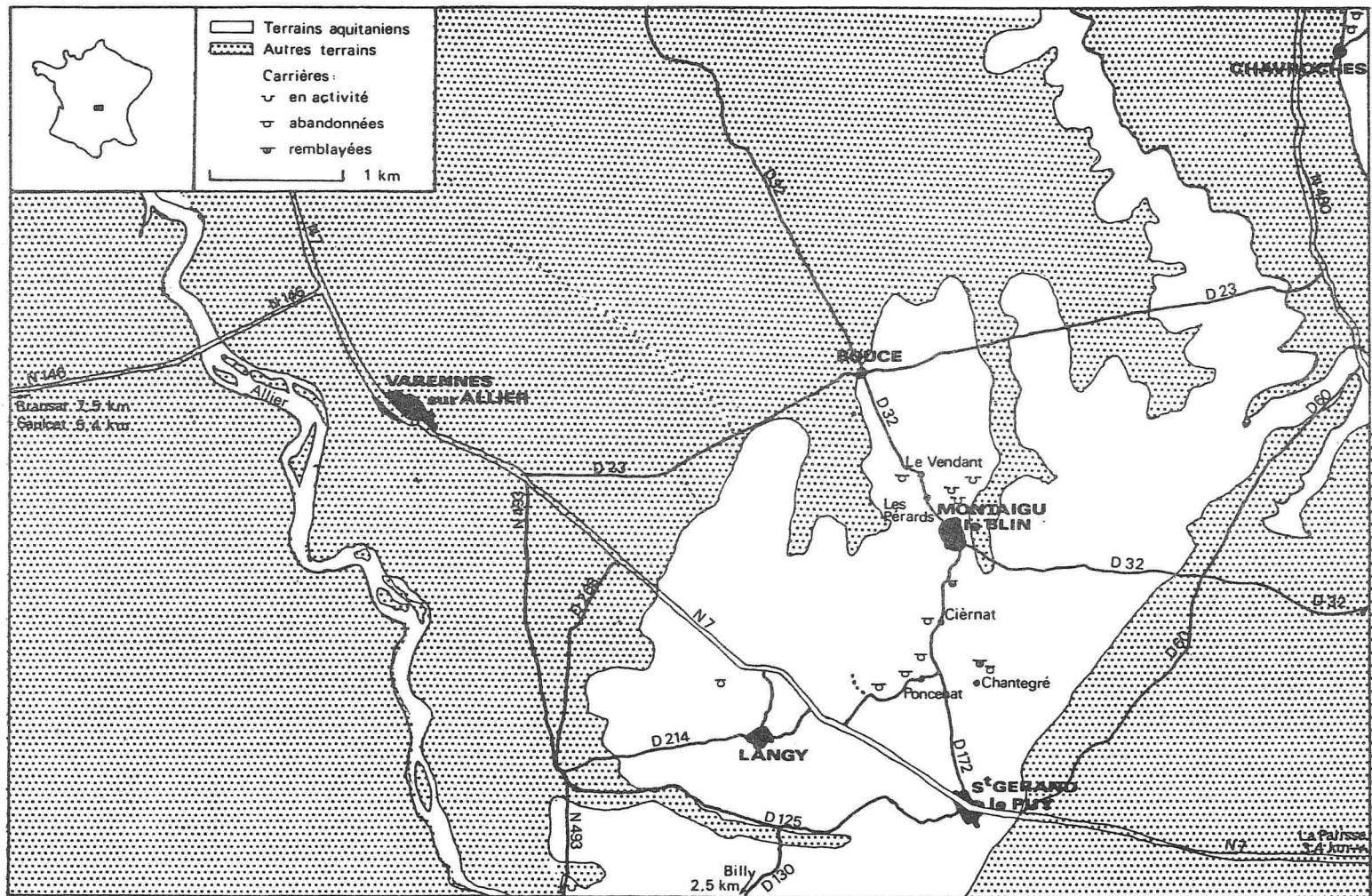


Fig. 1. — Carte géologique et géographique de la région de Saint-Gérard-le-Puy.

partielle» la distance « tête-angle interno-distal ». De même, pour le fémur, sont distinguées comme « longueur totale » la distance « trochanter-condyle externe » et comme « longueur partielle » la distance « tête-condyle interne ».

Le matériel de comparaison, sauf mention particulière, provient de la collection de crânes et de squelettes complets d'espèces actuelles conservée au Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard - Lyon I.

ABRÉVIATIONS

Les abréviations utilisées dans le texte sont les suivantes :

- . BMNH, British Museum of Natural History, Londres.
- . CMNH, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.
- . FSL, Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard - Lyon I, Villeurbanne.
- . IRSN, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles.
- . LAC, Museum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Anatomie comparée, Paris.
- . ML, Musée Guimet d'Histoire naturelle, Lyon.
- . MNHN, Museum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, Paris.
- . PB, University of Florida, Department of Zoology, collection Pierce Brodkorb, Gainesville.

SYSTÉMATIQUE

Ordre GAVIIFORMES WETMORE & MILLER, 1926

En 1867-71, A. Milne-Edwards décrit à Saint-Gérard-le-Puy un humérus, un cubitus et un fémur qui présentent « un certain nombre de caractères propres au genre *Colymbus* associés à des particularités de structures spéciales au genre *Podiceps* » (1867-71, vol. 1, p. 298). Bien que grèbes et plongeurs ne soient pas à l'époque séparés en deux ordres distincts, A. Milne-Edwards précise bien que le fossile se rapproche davantage des plongeurs sans pouvoir être classé dans le même genre ; il crée donc pour cette espèce le genre *Colymboides* et l'appelle *C. minutus* pour indiquer sa faible taille.

Dans le même ouvrage, A. Milne-Edwards décrit également à Saint-Gérard-le-Puy un tarsométatarse appartenant à un palmipède énigmatique qui ressemble aux puffins (Procellariiformes) et qu'il nomme *Hydrornis natator*.

R. Lydekker (1891a) décrit une nouvelle espèce de *Colymboides*, *C. anglicus*, de l'Eocène supérieur d'Angleterre et place *H. natator* en *incertae sedis* parmi les Procellariidae. Le genre *Hydrornis* étant pré-occupé, H.C. Oberholser (1905) l'émende en *Dyspetornis*. K. Lambrecht (1933) place également *H. natator* dans la famille des Procellariidae.

Enfin, en 1956, R.W. Storer, avec l'aide d'un matériel inédit conservé au Museum de Bâle, établit qu'*H. natator* est synonyme de *C. minutus*.

Famille GAVIIDAE ALLEN, 1897

Sous-famille COLYMBOIDINAE BRODKORB, 1963

Genre *COLYMBOIDES* MILNE-EDWARDS, 1867-71

- 1867-1871 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 297.
 1867-1871 - *Hydrornis* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 362.
 1891a - *Hydrornis* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 191.
 1891a - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 192.
 1905 - *Dyspetornis* OBERHOLSER, p. 60.
 1933 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 261.
 1933 - *Hydrornis* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 266.
 1956 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Storer, p. 413.
 1959 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Lucazeau, p. 50.
 1963a - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Brodkorb, p. 222.
 1976 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Harrison, p. 64.
 1976c - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Harrison & Walker, p. 326.
 1980 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Svec, p. 378.
 1982 - *Colymboides* MILNE-EDWARDS : Svec, p. 254.

Espèce-type : *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS, 1867-71.

Autre espèce comprise dans le genre : *Colymboides anglicus* LYDEKKER, 1891.

Distribution : Eocène supérieur, Miocène inférieur et moyen.

Diagnose : « Imperfectly known; founded upon a humerus presenting some of the characters of *Colymbus*, with others found in *Podiceps*. The undermentioned coracoid approximates to that of *Colymbus*, and is unlike *Podiceps*, the same being true of the sternum » (diagnose éméndée par R. Lydekker, 1891a, p. 192).

Colymboides minutus MILNE-EDWARDS, 1867-71

(pl. 1)

- V. 1867-1871 - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 297, pl. 54, fig. 1-14
 V. 1867-1871 - *Hydrornis natator* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 362, pl. 57, fig. 18-22
 1891a - *Hydrornis natator* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 191
 1891a - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 192
 1905 - *Dyspetornis natator* (MILNE-EDWARDS) : Oberholser, p. 60
 1933 - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 261
 1933 - *Hydrornis natator* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 266
 1956 - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Storer, p. 413, fig. 1-4
 1959 - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Lucazeau, p. 50
 1963a - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Brodkorb, p. 222
 1980 - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Svec, p. 378, pl. 1, fig. 1
 1982 - *Colymboides minutus* MILNE-EDWARDS : Svec, p. 254, fig. 9

Lectotype : humérus gauche presque complet Av6581 MNHN figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl.54, fig. 1-3.

Paralectotypes : fémur gauche presque complet Av6617 MNHN (*ibid.*, pl. 54, fig.11-14); tarsométatarse droit complet Av2931 MNHN (= *Hydrornis natator* de Milne-Edwards, *ibid.*, pl. 57, fig. 18-22).

Locus typicus : Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France)

Stratum typicum : Miocène, Aquitanien, zone MN 2a

Matériel et dimensions (tableau 1) : lectotype; paralectotypes; coracoïdes MNHN Av6568, FSL 440317, 443489-443499, ML S' G 1056; humérus MNHN Av6569-6580, 6582,

| | extrêmes | moy. | n | var. | | extrêmes | moy. | n | var. |
|---------------------|-------------|------|----|------|-----------------------|-------------|------|----|--------|
| <u>Coracoïde</u> | | | | | <u>Métacarpe</u> | | | | |
| Longueur totale | 26,96-30,60 | 29,0 | 7 | 1,15 | Longueur totale | 29,88-34,08 | 32,0 | 12 | 1,55 |
| Longueur partielle | 24,40-27,48 | 26,5 | 8 | 0,91 | Largeur proximale | 6,28- 7,08 | 6,8 | 14 | 0,07 |
| Largeur distale | 12,78-14,72 | 13,8 | 5 | 0,40 | Largeur diaphyses | 4,14- 4,80 | 4,4 | 8 | 0,04 |
| Diagonale distale | 15,12-15,40 | 15,3 | 3 | 0,01 | Diagonale distale | 4,18- 5,24 | 4,5 | 11 | 0,07 |
| <u>Humérus</u> | | | | | <u>Fémur</u> | | | | |
| Longueur totale | 59,42-67,10 | 62,8 | 19 | 4,31 | Longueur totale | 30,56-33,00 | 31,8 | 4 | 1,14 |
| Largeur proximale | 11,22-12,76 | 12,0 | 13 | 0,15 | Longueur partielle | 29,38-31,90 | 30,7 | 4 | 1,18 |
| Largeur diaphyse | 3,14- 4,00 | 3,7 | 49 | 0,04 | Largeur proximale | 7,48- 8,00 | 7,8 | 6 | 0,04 |
| Diamètre diaphyse | 2,60- 3,38 | 3,0 | 47 | 0,03 | Diamètre proximal | 3,74- 4,16 | 3,9 | 5 | 0,03 |
| Largeur distale | 6,70- 8,60 | 7,5 | 44 | 0,13 | Largeur distale | 7,08- 7,78 | 7,4 | 8 | 0,05 |
| <u>Radius</u> | | | | | <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Longueur totale | 48,14-52,78 | 51,0 | 9 | 1,87 | Longueur totale | 51,50-55,92 | 54,0 | 3 | 3,47 |
| Largeur proximale | 2,70- 3,10 | 2,9 | 11 | 0,01 | Largeur proximale | 5,72- 6,30 | 5,9 | 5 | 0,04 |
| Diamètre proximal | 3,00- 3,56 | 3,3 | 10 | 0,03 | Diagonale proximale | 8,12- 9,10 | 8,5 | 5 | 0,10 |
| Largeur diaphyse | 1,90- 2,30 | 2,1 | 13 | 0,01 | Largeur diaphyse | 2,80- 3,04 | 2,9 | 5 | 0,01 |
| Largeur distale | 3,70- 4,74 | 4,3 | 11 | 0,08 | Diamètre diaphyse | 2,02- 2,06 | 2,0 | 2 | 0,0004 |
| <u>Cubitus</u> | | | | | <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| Longueur totale | 48,70-55,94 | 52,1 | 25 | 2,52 | Longueur totale | 30,68-32,98 | 31,8 | 9 | 0,66 |
| Largeur proximale | 5,26- 6,18 | 5,6 | 28 | 0,05 | Largeur proximale | 6,38- 6,84 | 6,6 | 9 | 0,02 |
| Diamètre proximal | 4,74- 5,46 | 5,1 | 25 | 0,04 | Largeur diaphyse | 2,16- 2,44 | 2,3 | 9 | 0,01 |
| Diagonale proximale | 5,82- 6,90 | 6,2 | 25 | 0,08 | Largeur distale | 5,14- 6,30 | 5,7 | 9 | 0,08 |
| Largeur diaphyse | 2,32- 2,92 | 2,6 | 29 | 0,02 | Diagonale distale | 7,00- 7,98 | 7,4 | 9 | 0,08 |
| Diagonale distale | 4,84- 5,62 | 5,2 | 31 | 0,04 | | | | | |

Tableau 1
Colymboides minutus, dimensions des os longs, en mm.

6583, 6602, 6606, SG 10045, FSL 91838, 440061, 443529-443559, ML S' G 1033; radius MNHN Av6596-6599, 6604, 6608, FSL 440093, 440443, 443522-443528; cubitus MNHN Av 6584-6595, 6603, 6607, FSL 440282, 440440, 440441, 440554, 443508-443521, ML S' G 277; métacarpes MNHN Av6600, 6601, 6605, 6609, 9458, 9459, FSL 443500-443507; fémurs MNHN Av6610, 6613, 6616, 6618-6620, FSL 443485-443488; tibiôtarses MNHN Av6611, 6614, 6621, 6623, 6624, FSL 443483, 443484; tarsométatarses MNHN Av2930, 2932, 2933, 6612, 6615, FSL 443480-443482.

Diagnose éméndée : plus petite espèce du genre; coracoïde à tête très arrondie, procoracoïde et processus sterno-coracoïdien peu développés; humérus à crête deltoïde très saillante, fosse pneumatique ronde, peu profonde et creusée de foramens qui n'existent pas chez *Gavia*, entépicondyle et ectépicondyle peu développés; cubitus à olécrâne peu développé, prééminence du ligament articulaire antérieur peu saillante et sans gouttière postérieure, tubérosité carpienne moins développée; fémur long et grêle, à gouttière rotulienne très étroite; tibiôtarse à crête cnémienne interne beaucoup moins développée en hauteur que chez *Gavia*, condyle interne peu déjeté vers le côté interne; tarsométatarses moins comprimés que chez *Gavia*, hypotarse à quatre crêtes calcanéennes, les deux plus internes se rejoignant pour former un canal, trochlée du doigt II moins déjetée en arrière.

Description : *Colymboides minutus* n'a jamais été décrit en détail : A. Milne-Edwards (1867-71) n'a observé que peu de matériel et R.W. Storer (1956) a seulement indiqué les grandes différences qui séparent les Gaviiformes des Podicipédiformes. J'ai donc étudié plus en détail les ressemblances de *C. minutus* avec chacun de ces deux ordres grâce au matériel de comparaison suivant :

— Gaviiformes : squelettes de *Gavia arctica arctica* (plongeon arctique), *G. immer* (plongeon imbrin) et *G. stellata* (plongeon catmarin);
— Podicipédiformes : squelettes de *Podiceps cristatus* (grèbe huppé) et *Tachybaptus ruficollis* (grèbe castagneux).

Colymboides minutus se distingue des plongeurs actuels par les caractères suivants :

Coracoïde (pl. 1, fig. 1) : (1) surface coraco-humérale droite et faiblement creusée et facette furculaire très ronde comme chez *Tachybaptus*; (2) tubérosité brachiale très peu marquée; (3) facette glénoïdale très plate; (4) facette scapulaire peu creusée; (5) procoracoïde peu développé; (6) fenêtre coracoïdienne très ronde et plus éloignée du bord procoracoïdien; (7) diaphyse fine, sans être aussi grêle que chez les grèbes; (8) attache du *coracobrachialis* plus rugueuse; (9) angle interno-distal plus fin; (10) impression sterno-coracoïdienne moins creusée; (11) processus sterno-coracoïdien faiblement développé; (12) facette sternale plus faible et moins profonde.

Humérus (pl. 1, fig. 2) : (1) sillon ligamentaire moins large et plus profond; (2) sillon bicipital moins creusé; (3) bord externe de la crête deltoïde plus arqué et plus saillant; (4) surface bicipitale plus large que haute et crête bicipitale peu développée en dessous de la fosse pneumatique; (5) tubérosité externe légèrement moins saillante et attache pectorale petite mais bien creusée; (6) gouttière capitale large; (7) tubérosité interne très petite; (8) fosse pneumatique bien ronde, creusée de petits foramens pneumatiques qui n'existent pas chez *Gavia*; (9) attache de l'*infraspinatus* plus visible; (10) crête médiane légèrement plus saillante; (11) attache du *latissimus dorsi posterioris* beaucoup moins marquée, la ligne du même muscle très faiblement marquée; (12) impression du *brachialis anticus* et dépression brachiale superficielles mais à bord interne saillant comme chez

Gavia; (13) attache du *pronator brevis* moins haute; (14) entépicondyle et proéminence entépicondylienne développés; (15) condyle interne petit, très rond; (16) face entre le condyle interne et la dépression brachiale plate et non pas creusée d'une fossette comme *Gavia*; (17) condyle externe fin; (18) ectépicondyle et proéminence ectépicondylienne moins importants; (19) pas de fossette profonde comme chez *Gavia* mais une face plate entre le condyle externe, la dépression radiale et la proéminence ectépicondylienne; (20) gouttières tricipitales moins profondes; (21) fosse olécrânienne étroite mais plus profonde.

Radius (pl. 1, fig. 3) : (1) tubérosité capitale légèrement moins développée; (2) facette ulnaire plus marquée et plus plate; (3) tubercule bicipital pratiquement invisible; (4) gouttière tendineuse beaucoup moins profonde, à bord latéral peu saillant; (5) proéminence ligamentaire moins étendue mais légèrement plus saillante; (6) dépression ulnaire moins profonde; (7) facette scapholunaire très fine.

Cubitus (pl. 1, fig. 4) : (1) cotyle externe plus plat; (2) olécrâne moins développé; (3) proéminence du ligament articulaire antérieur peu saillante, plus large et moins haute, sans gouttière postérieure; (4) impression du *brachialis anticus* plus superficielle; (5) dépression radiale proximale moins profonde; (6) diaphyse moins comprimée et moins épaisse, surtout dans sa moitié distale; (7) gouttière tendineuse moins large et moins profonde; (8) condyle interne légèrement plus saillant; (9) tubérosité carpienne beaucoup moins développée et beaucoup plus pointue.

Métacarpe (pl. 1, fig. 5) : (1) attache ligamentaire du processus pisiforme légèrement plus saillante; (2) fosse ligamentaire interne moins profonde; (3) attache ligamentaire externe moins saillante; (4) processus du métacarpien alulaire beaucoup moins long (environ le quart de la longueur totale de l'os contre le tiers pour *Gavia*); (5) symphyse métacarpienne proximale beaucoup plus proche de la trochlée carpienne; (6) tubérosité intermétacarpienne légèrement plus saillante; (7) espace intermétacarpien plus large; (8) symphyse métacarpienne distale petite, les deux métacarpiens fusionnant juste au-dessus de l'épiphyse distale; (9) gouttière tendineuse peu marquée; (10) facette du doigt II petite et plate, à bord externe très carré et peu saillant; (11) tubérosité du métacarpien II moins saillante, sans crête la séparant de la facette digitale; (12) sillon entre les facettes digitales profond comme chez *Gavia* mais étroit; (13) facette du doigt III très petite.

Fémur (pl. 1, fig. 6) : (1) aspect grêle et courbure de la diaphyse similaires au fémur des grèbes; (2) tête très ronde, nettement séparée du trochanter par un cou très marqué, creusée d'une attache du ligament rond très importante et profonde; (3) trochanter moins saillant; (4) face externe du trochanter très plate et crête trochantérienne épaisse et peu saillante; (5) ligne intermusculaire antérieure plus médiane et légèrement plus saillante; (6) condyles bien moins larges tout en présentant une structure typique de plongeon; (7) gouttière rotulienne étroite mais profonde comme chez *Gavia*; (8) fosse poplitée bien marquée et légèrement décentrée au-dessus du condyle interne, ressemblant ainsi plus aux grèbes; (9) fosse intercondylienne étroite et profonde, formant avec la gouttière rotulienne une crête saillante qui relie le condyle interne et le condyle externe, disposition identique à celle des plongeurs.

Tibiotarse (pl. 1, fig. 7) : (1) surface articulaire externe très bombée comme chez les grèbes; (2) crête cnémienne interne beaucoup moins développée en hauteur, ressemblant à celle des grèbes, mais surface interne concave et rugueuse comme chez les plongeurs, son bord interne ne se prolongeant cependant que jusqu'à la hauteur du

quart supérieur de la crête fibulaire; (3) crête cnémienne externe plus développée; (4) attache ligamentaire nette mais ne se prolongeant pas par une fossette au-dessous du bord postérieur de la surface articulaire interne; (5) crête fibulaire peu saillante, à face postérieure creusée d'une gouttière très profonde dans laquelle s'ouvre le foramen de l'artère médullaire; (6) diaphyse peu robuste, se rétrécissant comme chez les grèbes au-dessus de l'épiphyse distale; (7) gouttière tendineuse profonde à ouverture distale large; (8) condyle interne fin, moins déjeté du côté interne de l'os, à bord postérieur légèrement plus saillant et proéminence ligamentaire interne importante mais peu saillante; (9) gouttière du *peroneus profundus* et proéminence ligamentaire externe bien développées; (10) bord postérieur du condyle externe moins saillant.

Tarsométatarse (pl. 1, fig. 8) : (1) os beaucoup moins comprimé, ressemblant à celui des grèbes dans son aspect général; (2) proéminence intercotyléenne moins saillante; (3) hypotarse à quatre crêtes calcanéennes peu saillantes, les deux plus internes se rejoignant pour délimiter un canal; (4) face antérieure de la diaphyse plate à bord externe non saillant, face postérieure large et bombée, faces interne et externe moins larges; (5) foramen distal large, peu oblique, surmonté d'une gouttière de l'extenseur externe très peu marquée, ressemblant plus aux grèbes, mais plus éloigné de la gouttière intertrochléenne externe; (6) trochlées digitales à conformation typique des plongeurs, la trochlée du doigt II étant cependant beaucoup moins déjetée sur la face postérieure de l'os.

Remarques : A. Milne-Edwards n'a pas désigné d'holotype parmi le matériel qu'il décrit et aucun auteur n'a clairement désigné de lectotype. Je désigne donc l'humérus Av6581 MNHN comme lectotype, cette pièce étant la mieux décrite par A. Milne-Edwards et étant considérée implicitement comme le type par les différents auteurs.

Colymboides minutus est une espèce relativement rare à Saint-Gérard-le-Puy par rapport à d'autres espèces beaucoup plus abondantes (*Dendrochen* et *Palaelodus* par exemple). Le matériel que j'ai étudié représenté un nombre minimal d'environ 36 individus.

Répartition stratigraphique et géographique : l'espèce est également signalée dans le Miocène inférieur de Dolnice en Tchécoslovaquie (Svec, 1980, 1982) et dans le Miocène moyen des Faluns de Saucats en France (Lucazeau, 1959).

Paléoécologie :

Nous avons vu que *C. minutus*, tout en étant typiquement un plongeur, présente également des ressemblances ostéologiques avec les grèbes et plus particulièrement avec le genre *Tachybaptus*. L'analyse des proportions des différents segments osseux (fig. 2) montre la même concordance.

Selon R.W. Storer (1956), la longueur relative des os de la patte reflète le degré de spécialisation à la nage et à la plongée et les différences de proportions de l'aile indiquent plus probablement des différences de nature phylogénétique. A cet égard, les proportions alaires de *C. minutus*, bien que ressemblantes à celles de *Tachybaptus*, sont celles d'un plongeur; la grande longueur du métacarpe en témoigne. Cependant l'humérus plus robuste que celui des grèbes et des plongeurs permet de préciser que *C. minutus* devait bien mieux voler.

Pour la patte, le fémur court et le tibiotarse très long des plongeurs indiquent leur profonde adaptation à la plongée. Le fémur moins court et le tibiotarse moins long de *C. minutus* montrent nettement que cet animal est beaucoup moins adapté à la plongée

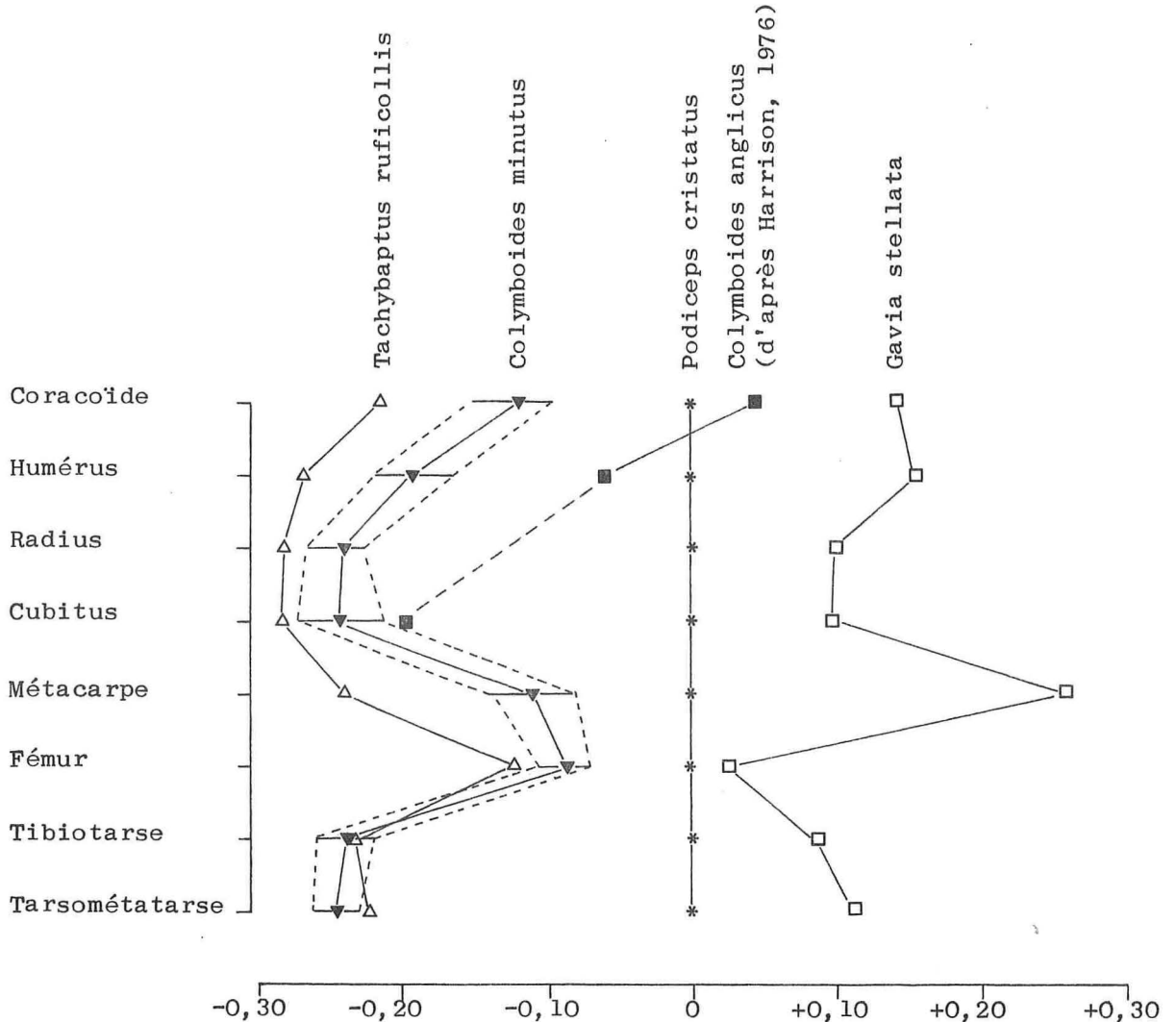


Fig. 2. — Diagramme de Simpson comparant la longueur totale des principaux segments osseux de *Colymboides minutus*, *C. anglicus* et des genres actuels *Gavia* (Gaviiformes) et *Tachybaptus* et *Podiceps* (Podicipediformes). (Pour *C. minutus*, le triangle représente la longueur moyenne et les traits de part et d'autre la variation extrême).

que les *Gavia* actuels; la ressemblance des proportions de la patte avec *Tachybaptus* n'est alors pas étonnante, cet oiseau étant le moins adapté à la plongée de tous les grèbes.

Compte tenu de cette ressemblance, il est vraisemblable que *C. minutus* devait avoir un mode de vie très comparable à celui de *Tachybaptus*. *T. ruficollis* (grèbe castagneux) s'immerge quelques dizaines de secondes et descend à quelques mètres (en comparaison les plongeurs peuvent rester immergés plusieurs minutes et descendent en dessous de 20 mètres). A terre cet animal est beaucoup moins maladroit que les autres grèbes et les plongeurs et il peut même courir. Il se nourrit d'insectes aquatiques, de petits mollus-

ques, de crustacés et de petits poissons qu'il capture soit en plongée soit à la surface de l'eau (Géroudet, 1969).

A partir de l'analyse morphofonctionnelle des appareils sous-lingual et maxillaire des grèbes et des plongeurs, L.P. Korzun (1981) montre que la capacité d'avalier ses proies dans l'eau est corrélée à une adaptation à un mode de vie très aquatique : il en conclut donc que *C. minutus*, puisqu'il est moins adapté, ne devait pas pouvoir s'alimenter dans l'eau et devait ramener ses proies sur la terre ferme. Cette hypothèse ne pourra cependant être confirmée que lorsque le crâne de *C. minutus* sera connu.

Plongeurs et grèbes construisent des nids soit directement en eau peu profonde, soit plus rarement sur terre mais très proche du rivage (Cramp *et alii*, 1977). Le paysage très aquatique de Saint-Gérand-le-Puy était donc favorable à la nidification pour un plongeur. Cependant aucun os d'individu juvénile n'a été trouvé parmi le matériel observé (environ 150 pièces); il semblerait donc que *C. minutus* ne nichait pas à Saint-Gérand-le-Puy.

Ainsi que l'indique P. Svec (1982), les Gaviiformes et les Podicipediformes s'excluent mutuellement. Les Gaviiformes actuels habitent les côtes des mers arctiques et les lacs d'eau douce oligotrophes circumpolaires; les Podicipediformes sont beaucoup plus répandus à la surface du globe dans les zones tempérées et tropicales.

C. minutus vivait donc dans une zone d'habitat plus proche de celle des grèbes que de celle des plongeurs.

Rapport avec les autres Gaviiformes fossiles :

Seuls deux genres fossiles représentent de véritables plongeurs : *Gaviella* et *Colymboides*. *Gaviella* a été décrite par R. W. Shufeldt (1915b) sur une épiphyse proximale de métacarpe de l'Oligocène de Wyoming sous le nom de *Gavia pusilla*. Par la suite, A. Wetmore (1940) crée pour cette espèce le genre *Gaviella* et note que le fossile est si différent de l'actuel *Gavia* qu'il faut le séparer en une sous-famille distincte, les Gaviellinae, qui pourrait même être élevée au rang de famille distincte. *Gaviella* est également distincte de *Colymboides* dont le métacarpe me semble plus proche de celui des plongeurs actuels.

Deux espèces de *Colymboides* ont été décrites : *C. anglicus* de l'Eocène supérieur d'Angleterre et *C. minutus*. Le premier est moins connu : les descriptions portent sur un coracoïde (Lydekker, 1891a), un humérus et un fragment de crâne (Harrison & Walker, 1976c) et enfin un cubitus (Harrison, 1976). Un fragment de sternum, initialement rapporté à cette espèce par R. Lydekker (1891a), représente maintenant l'holotype de *Howardia eous*, classé dans les Anseriformes (Harrison & Walker, 1976c) et éméndé par la suite en *Paleopapia* (Harrison & Walker, 1979b).

Lors de son étude des proportions alaires, C.J.O. Harrison (1976) note que *C. minutus* montre des rapports alaires similaires à ceux de l'actuel *Gavia stellata*, bien que l'aile soit plus courte dans son ensemble, alors que *C. anglicus* présente une aile proportionnellement plus courte. Il en conclut donc que ceci est le résultat d'une divergence évolutive, puisque cette espèce est la plus précoce, et que *C. anglicus* n'a pu donner les formes plus tardives; cette espèce serait alors un rejeton spécialisé d'une souche gaviiforme plus généralisée plutôt que la forme ancestrale directe des *Gavia* et de *C. minutus*.

Il me semble au contraire que les proportions alaires des deux espèces sont très semblables (fig. 2); seul le segment cubital apparaît légèrement plus court chez *C. anglicus*. Or, d'une part chaque os est un spécimen unique chez *C. anglicus* alors que le matériel est beaucoup plus abondant chez *C. minutus*, d'autre part *C. minutus* présente

une assez importante variation de taille (tableau 1) vraisemblablement due à un dimorphisme sexuel comme chez les plongeurs actuels (Milne-Edwards, 1867-71; Storer, 1956; Svec, 1980). Il est alors fort possible que le cubitus de *C. anglicus* soit celui d'un individu de petite taille et que les autres os appartiennent à des individus de plus forte taille. Je suis alors en accord complet avec P. Svec (1982) pour considérer non plus *C. anglicus* mais le genre *Colymboides* dans son entier comme une lignée spécialisée et non comme l'ancêtre direct de *Gavia*. D'ailleurs la présence contemporaine de *C. minutus* et de *Gavia egeriana* dans le même gisement (Svec, 1982) confirme cette opinion.

La troisième sous-famille des Gaviidae est représentée par le seul genre actuel *Gavia*. Il apparaît dès le Miocène inférieur avec *G. egeriana* en Tchécoslovaquie (Svec, 1982). Ont été également décrits *G. brodkorbi* du Miocène supérieur de Californie (Howard, 1978), *G. palaeodytes* du Pliocène inférieur de Floride (Wetmore, 1943; Brodkorb, 1953a, 1955), *G. concinna* du Pliocène inférieur de Floride (Brodkorb, 1953a, 1955) et du Pliocène moyen de Californie (Wetmore, 1940; Howard, 1949) et *G. howardae* du Pliocène moyen de Californie (Brodkorb, 1953a; L. Miller & Bowman, 1958). Les quatre espèces actuelles sont largement représentées dans les gisements quaternaires (Brodkorb, 1963a, p. 224-225).

Toutes ces espèces montrent une nette tendance à un accroissement de taille au cours du temps. Les espèces de *Colymboides* sont également plus petites que toutes celles du genre *Gavia* mais il semble y avoir à l'intérieur de ce genre une tendance inverse, *C. anglicus* étant plus grand que *C. minutus*.

Ordre PROCELLARIIFORMES FURBRINGER, 1888

En 1867-71, A. Milne-Edwards indique dans sa « liste des oiseaux fossiles des terrains miocènes de l'Allier » (vol. 2, p. 571-573) la présence d'un procellariiforme qu'il appelle *Puffinus arvernensis* et ajoute dans une note infrapaginale que « cette espèce, ayant été découverte depuis la publication du chapitre relatif aux oiseaux fossiles de cette famille, sera décrite et figurée dans un travail supplémentaire » (vol. 2, p. 572).

Cette publication n'a jamais été faite. Cependant R.W. Shufeldt (1896), lors de la description d'un puffin du Pléistocène de Sicile, figure avec l'accord de A. Milne-Edwards le tarsométatarse-type de *P. arvernensis*.

La comparaison de cette pièce avec les représentants actuels des familles des Procellariidae et des Diomedidae me conduit à classer l'espèce de Saint-Gérand-le-Puy dans le genre *Plotornis*, connu jusqu'à présent dans le Miocène moyen des Faluns de Saucats (Milne-Edwards, 1874, 1875) et à ranger ce genre parmi les Diomedidae.

Famille DIOMEDEIDAE (GRAY, 1840)

Genre PLOTORNIS MILNE-EDWARDS, 1874

1874 - *Plotornis* MILNE-EDWARDS, p. 4, pl. 11.

1875 - *Plotornis* MILNE-EDWARDS, p. 5, pl. 1.

1933 - *Plotornis* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 266.

1959 - *Plotornis* MILNE-EDWARDS : Lucazeau, p. 44.

1963a - *Plotornis* MILNE-EDWARDS : Brodkorb, p. 245.

Espèce-type : *Plotornis delfortrii* MILNE-EDWARDS, 1874.

Autre espèce comprise dans le genre : *Plotornis arvernensis* (MILNE-EDWARDS, 1867-71).

Distribution : Miocène inférieur et moyen.

Diagnose : beaucoup plus petit que le genre actuel *Diomedea*; tarsométatarse à épiphyses peu élargies par rapport à la diaphyse, gouttière métatarsienne antérieure profondément creusée pratiquement sur toute la longueur de la face antérieure de la diaphyse, trochlée du doigt II plus relevée que celle du doigt IV, trochlée du doigt III déjetée du côté interne de l'os.

Plotornis arvernensis (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

(pl. 2, fig. 1, 2)

- V. 1867-71 - *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS, vol. 2, p. 572.
 1891a - *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. vii.
 Pars 1896 - *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS : Shufeldt, p. 510, pl. 24, fig. 1, 2.
 1930 - *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS (attribué à R.W. Shufeldt) : Wetmore, p. 88.
 1933 - *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 268.
 1963a - *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS : Brodkorb, p. 243.

Holotype : tarsométatarse gauche complet Av2929 MNHN, figuré par A. Milne-Edwards in R.W. Shufeldt, 1896, pl. 24, fig. 1, 2.

Locus typicus : Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum : Miocène, Aquitanien, zone MN 2a.

Matériel et dimensions (tableau 2) : holotype; coracoïde FSL 443674?

Diagnose émendée : plus petite espèce du genre; tarsométatarse à gouttière métatarsienne antérieure creusée très bas sur la face antérieure de la diaphyse, foramen distal proche de l'échancrure intertrochléenne externe, trochlées des doigts II et III peu déjetées du côté interne de l'os.

| | |
|-------------------|------|
| Longueur totale | 42,6 |
| Largeur proximale | 6,2 |
| Largeur diaphyse | 3,2 |
| Largeur distale | 6,4 |
| Diagonale distale | 6,6 |

Tableau 2

Plotornis arvernensis, dimensions du tarsométatarse, en mm.

Description : j'ai eu à ma disposition le matériel de comparaison suivant :

— Diomedeidae : squelette de *Diomedea nigripes* LAC 1886-507 (albatros à pattes noires); tarsométatarses LAC sans numéro de *D. exulans* (albatros hurleur) et *D. chlororhynchos* (albatros à bec jaune).

— Procellariidae : squelettes de *Fulmarus glacialis* (pétrel fulmar), *Calonectris diomedea* (puffin cendré), *Puffinus griseus* (puffin fuligineux) et *P. puffinus yelkouan* (puffin yelkouan); tarsométatarses LAC sans numéro de *Fulmarus glacialisoides* (pétrel argenté), *F. glacialis* (pétrel fulmar), *Thalassoïca antarctica* (pétrel antarctique), *Daption capense* (damier du Cap), *Pterodroma rostrata* (pétrel de Tahiti), *Pachyptila turtur* (prion colombe), *Procellaria cinerea* (puffin gris), *Calonectris diomedea diomedea* (puffin cendré), *Puffinus puffinus* (puffin des anglais) et *P. assimilis baroli* (puffin obscur).
 — Hydrobatidae : squelette de *Oceanodroma leucorhoa* (pétrel cul blanc); tarsométatarses LAC sans numéro de *Oceanites oceanicus* (pétrel océanite) et *Pelagodroma* sp.

Le tarsométatarse (pl. 2, fig. 1) de Saint-Gérard-le-Puy ne peut en aucun cas appartenir à un puffin avec lequel il se distingue en particulier par la forme de

| | <u>Plotornis</u> | <u>Diomedeidae</u> | <u>Procellariidae</u> | <u>Hydrobatidae</u> |
|---------------------------------------|---|---|---|--|
| . cotyle interne | . peu profond bord interne peu relevé | . peu profond bord interne peu relevé | . profond bord interne très relevé | . profond bord interne peu relevé |
| . cotyle externe | . profond bord externe très relevé | . profond bord externe très relevé | . peu profond bord externe pas ou peu relevé | . peu profond bord externe peu relevé |
| . proéminence intercotylienne | . fine et très saillante | . large et très saillante | . plus ou moins fine et peu saillante | . large et peu saillante |
| . hypotarse | . crête interne fine et semblant saillante, crêtes médiane et externe soudées en talon mais séparées par un canal tendineux | . crête interne fine et très saillante, crêtes médiane et externe entièrement soudées en large talon peu saillant | . 3 crêtes bien individualisées, à bords postérieurs soudés pour former 2 gouttières tendineuses, crête interne parfois plus saillante que les 2 autres | . 3 crêtes bien individualisées, crête médiane moins saillante que les 2 autres |
| . diaphyse | . peu comprimée latéralement | . très peu comprimée latéralement | . plus ou moins bien comprimée latéralement | . peu comprimée latéralement |
| . gouttière métatarsienne antérieure | . très profonde sur les 3/4 de la face antérieure | . très profonde sur la 1/2 proximale de la face antérieure | . pas ou peu profonde | . peu profonde |
| . gouttière métatarsienne postérieure | . large, à bord externe peu saillant | . large, à bord externe très saillant | . étroite, à bord externe très peu saillant | . étroite, à bord externe très peu saillant |
| . foramen distal | . large et rond | . très large et rond | . très étroit et très allongé | . très étroit et allongé |
| . trochlée du doigt II | . légèrement plus haut que celle du doigt IV, pas comprimée latéralement aile assez développée | . presque à la même hauteur que celle du doigt IV, pas comprimée, aile bien développée | . plus haut que celle du doigt IV, plus ou moins comprimée latéralement, aile assez peu développée | . plus haut que celle du doigt IV, pas comprimée latéralement, aile assez développée |
| . trochlée du doigt III | . légèrement déjetée vers le côté interne de l'os | . légèrement déjetée vers le côté externe de l'os | . droite | . droite |

Tableau 3
Caractères ostéologiques comparés du tarsométatarse de *Plotornis*,
des *Diomedeidae*, des *Procellariidae* et des *Hydrobatidae*.

l'hypotarse, l'importance de la gouttière métatarsienne antérieure et la forme et la disposition des trochlées digitales. Parmi les Procellariiformes, l'espèce *Plotornis delfortrii*, décrite par A. Milne-Edwards (1874, 1875) dans le Miocène moyen des Faluns de Saucats, montre un tarsométatarse avec une gouttière métatarsienne antérieure également très importante et une disposition des trochlées digitales identique à celle du tarsométatarse de Saint-Gérand-le-Puy; il me semble donc que l'espèce de l'Allier doit également se classer dans le genre *Plotornis*, l'espèce devenant alors *Plotornis arvernensis*.

Le tarsométatarse de *P. arvernensis* montre quelques différences avec celui de *P. delfortrii* :

(1) proéminence intercotyléenne un peu moins saillante et légèrement moins oblique vers la face externe de l'os; (2) cotyle externe légèrement moins incliné vers la face antérieure; (3) gouttière métatarsienne antérieure beaucoup plus longue, atteignant presque le foramen distal; (4) cambrure de la face postérieure de la diaphyse un peu moins prononcée; (5) foramen distal plus proche de l'échancrure intertrochléenne externe; (6) trochlée du doigt II moins écartée du côté interne de l'os et à aile moins développée; (7) trochlée du doigt III moins déjetée du côté interne de l'os; (8) trochlée du doigt IV moins développée postérieurement.

En dépit du fait que A. Milne-Edwards (1874, 1875) ait clairement indiqué que *Plotornis* est très proche de *Diomedea*, K. Lambrecht (1933) et P. Brodkorb (1963a) ont classé ce genre parmi les Procellariidae. La comparaison du tarsométatarse des deux espèces de *Plotornis* avec ceux des Diomedidae et des Procellariidae (tableau 3) ne laisse aucun doute : *Plotornis* est typiquement un Diomedidae.

Le tarsométatarse de *P. arvernensis* présente par rapport à *Diomedea* les différences suivantes :

(1) cotyle interne fortement incliné vers la face antérieure; (2) proéminence intercotyléenne peu élargie et très saillante, légèrement oblique vers le côté externe de l'os; (3) cotyle externe un peu moins incliné vers la face antérieure; (4) aire intercotyléenne postérieure fortement creusée entre le cotyle externe et l'hypotarse; (5) canal tendineux externe bien marqué entre les crêtes calcanéennes médiane et externe; (6) gouttière métatarsienne antérieure beaucoup plus longue, atteignant presque le foramen distal et à bords latéraux fins et aussi saillants l'un que l'autre (chez *Diomedea*, les bords latéraux sont assez épais et le bord externe est plus saillant que l'interne); (7) gouttière de l'extenseur externe très fortement creusée; (8) cambrure de la face postérieure de la diaphyse légèrement moins prononcée et bord externe de la gouttière métatarsienne postérieure légèrement moins saillant; (9) trochlée du doigt II placée un peu plus haut que celle du doigt IV et à aile légèrement moins développée (chez *Diomedea*, les deux trochlées sont approximativement à la même hauteur); (10) trochlée du doigt III légèrement déjetée vers le côté interne de l'os (chez *Diomedea*, la trochlée est déjetée du côté externe); (11) fossette externe de la trochlée du doigt IV très ronde et superficielle (beaucoup plus ovale et plus profonde chez *Diomedea*).

Dans les collections de l'Université Claude Bernard - Lyon I, se trouve un coracoïde (pl. 2, fig. 2) en très mauvais état de conservation : la tête et le processus sterno-coracoïdien sont cassés. De plus cet os appartient à un individu pathologique : l'extrémité proximale et la diaphyse au niveau du procoracoïde présentent d'importantes exostoses de telle façon qu'il est impossible de discerner la forme des facettes glénoïdale et scapulaire. L'extrémité proximale est fortement déjetée antérieurement, l'angle interno-distal est très épais et la lèvre supérieure de la facette sternale semble bien dévelop-

pée. Ces caractères et l'aspect général de l'os me paraissent comparables à ceux des coracoïdes des Procellariiformes, principalement celui de *Diomedea nigripes*. La taille de cet os comme celle du tarsométatarse décrit ci-dessus est sensiblement la même que celle de *Fulmarus glacialis*. *P. arvernensis* étant pour le moment le seul procellariiforme connu à Saint-Gérard-le-Puy, je lui attribue donc, mais avec doute, ce coracoïde.

Remarque : *Puffinus arvernensis* MILNE-EDWARDS, 1867-71 est considéré comme *nomen nudum* par A. Wetmore (1930) et P. Brodkorb (1963a). Cette position ne me paraît pas tenable : cette espèce satisfait aux articles 12 et 16 du Code International de Nomenclature Zoologique et est donc tout à fait utilisable.

L'écriture *P. arvernensis* SHUFELDT, 1896 proposée par A. Wetmore (1930) ne me semble pas plus valable : d'une part, A. Milne-Edwards est l'auteur de la figuration de l'holotype publiée par R. W. Shufeldt (1896), d'autre part l'espèce de A. Milne-Edwards étant utilisable, celle attribuée à R. W. Shufeldt par A. Wetmore tombe alors automatiquement en synonymie.

Répartition stratigraphique et géographique : pour le moment, l'espèce n'est connue qu'à Saint-Gérard-le-Puy.

R. W. Shufeldt (1896) attribue à cette espèce divers os du Pléistocène de Sicile. Ces pièces sont reclassées par K. Lambrecht (1933) dans l'espèce *Puffinus eyermani*, décrite également par R. W. Shufeldt (1896). Cette espèce est par la suite placée en synonymie avec l'espèce actuelle *Calonectris diomedea* (Brodkorb, 1963a, p. 245).

Paléoécologie :

Tous les Procellariiformes ont un mode de vie pélagique ; ils ne viennent à terre que pour pondre et élever les jeunes. Les albatros (*Diomedea* et *Phoebetria*) sont les mieux adaptés à ce mode de vie. Ils vivent sur les océans de l'hémisphère Sud où ils effectuent de très longues migrations circumpolaires et dans le Pacifique Nord ; de rares vagabonds s'observent parfois dans l'Atlantique Nord. Ces animaux se nourrissent principalement de poissons et de céphalopodes qu'ils capturent à la surface de l'eau ou en plongeant superficiellement (Cramp *et alii*, 1977).

Plotornis arvernensis est trop peu connu pour pouvoir indiquer son mode de vie ; étant cependant assez proche de *Diomedea*, il est probable qu'il avait un mode de vie également pélagique. La présence de cette espèce à Saint-Gérard-le-Puy à plusieurs centaines de kilomètres des côtes est donc étonnante. Lors de grandes tempêtes, les oiseaux pélagiques sont parfois entraînés très loin à l'intérieur des terres (Géroutet, 1959). C'est ainsi qu'a été interprétée la présence du mergule nain *Plautus alle* (charadriiforme également pélagique) dans les gisements pléistocènes de La Fage (Corrèze) et de La Baume de Gigny (Jura) (Mourer-Chauviré, 1975a, 1975b). Il est donc probable qu'il en ait été de même pour *P. arvernensis* ; cette hypothèse a d'ailleurs été donnée par A. Milne-Edwards qui indique qu'« un seul os d'un puffin a été trouvé à Saint-Gérard-le-Puy, dans les calcaires à Indusies, mais peut-être provenait-il d'un individu entraîné jusque-là par les vents, et sa présence peut y être accidentelle » (1874, 1875).

Rapports avec les autres Diomedeidae fossiles :

Plotornis est le seul genre fossile de Diomedeidae jusqu'à présent. Les deux espèces de ce genre sont très peu connues : *P. arvernensis* est décrit sur un tarsométatarse et j'ai attribué avec doute un coracoïde à cette espèce ; *P. delfortrii* est connu par un tarsométatarse et un fragment distal d'humérus (Milne-Edwards, 1874, 1875) et un fragment proximal non figuré d'humérus (Lucazeau, 1959) du Miocène moyen des Faluns de Saucats. Ces deux espèces sont beaucoup plus petites que toutes les espèces de *Diomedea*

y compris les plus petites espèces fossiles. Il semble cependant y avoir à l'intérieur du genre un accroissement de taille avec le temps, *P. delfortrii* étant d'environ un tiers plus grand que *P. arvernensis*.

Des restes d'oiseaux de l'Oligocène supérieur de Caroline du Sud et du Miocène moyen du Maryland appartiendraient également à des espèces de *Plotornis* (S.L. Olson, communication personnelle).

Le genre actuel *Diomedea* est connu à partir du Miocène moyen. Quatre espèces fossiles ont été décrites : *D. californica* (L. Miller, 1962; Howard, 1966b, 1978; Wilkinson, 1969) et *D. milleri* (Howard, 1966b) du Miocène moyen de Californie, *D. thyridata* (Wilkinson, 1969) du Miocène supérieur d'Australie et *D. anglica* (Lydekker, 1886, 1891a, 1891b) du Pliocène supérieur et du Pléistocène inférieur d'Angleterre.

A. Wetmore (1943) décrit un tibiotarse du Pliocène inférieur de Floride qu'il classe dans l'espèce *D. anglica*; cette identification semble douteuse (Brodkorb, 1955) mais il s'agit cependant bien d'un albatros.

D'autres albatros fossiles restés pour le moment innomés sont signalés dans divers gisements du Miocène de Californie (Howard, 1982).

Enfin, un Diomedidae indéterminé est signalé dans le Pliocène moyen du Japon (Ono, 1980b).

De par la présence d'albatros fossiles en Floride et en Angleterre, il semble que ces animaux étaient beaucoup plus communs dans l'Atlantique Nord durant la fin du Tertiaire et le début du Pléistocène. La disparition de ces oiseaux dans ces régions serait donc relativement récente.

Ordre PELECANIFORMES SHARPE, 1891

En 1863, A. Milne-Edwards signale deux espèces de Pelecaniformes à Saint-Gérand-le-Puy : un cormoran, *Graculus littoralis*, et un pélican, *Pelecanus gracilis*. En 1867-71, il ajoute à ces deux espèces un autre cormoran, *G. miocaenus*, et un fou, *Sula arvernensis*.

Les deux cormorans ont été par la suite classés dans le genre actuel *Phalacrocorax* dont *Graculus* est un synonyme (Lydekker, 1891a). Sur la seule forme de la ligne intermusculaire du coracoïde, K. Lambrecht (1931b) crée pour ces deux espèces le genre *Oligocorax* mais A. Wetmore (1935) montre que ce critère n'est pas valable et replace les cormorans de Saint-Gérand-le-Puy dans le genre *Phalacrocorax*. *P. littoralis* présente effectivement toutes les caractéristiques de ce genre et est donc maintenu sous cette appellation.

La révision du matériel de *P. miocaenus* et l'étude du matériel inédit des collections de Lyon montrent que cette espèce, tout en étant proche des cormorans, ne peut appartenir au genre actuel *Phalacrocorax*; les os présentent également quelques ressemblances avec ceux des actuels *Anhinga*. L'espèce-type du genre *Oligocorax* étant *P. littoralis* (Brodkorb, 1952), ce nom de genre ne peut être réutilisé; le nouveau genre *Nectornis* est donc créé, l'espèce de Saint-Gérand-le-Puy devient alors *Nectornis miocaenus*.

Le fou décrit dans l'Oligocène de Gannat sur un pelvis et un sternum présente quelques différences avec le genre actuel *Sula* et le genre *Parasula* a été créé pour cette espèce (Harrison, 1975a); ce genre étant pré-occupé a été émendé par la suite en *Empheresula* (Harrison, 1975b). J'ai attribué à cette espèce un fragment de coracoïde de Saint-Gérand-le-Puy qui présente également quelques différences avec le genre *Sula*.

Enfin, lors de l'étude du matériel inédit de *Pelecanus gracilis*, j'ai observé des

différences notables avec le genre actuel *Pelecanus*, ce qui m'a conduit à définir pour cette espèce le nouveau genre *Miopelecanus*.

Sous-ordre PELECANI SHARPE, 1891

Famille PHALACROCORACIDAE BONAPARTE, 1854

Genre PHALACROCORAX BRISSON, 1760

Phalacrocorax littoralis (MILNE-EDWARDS, 1863)

(pl. 2, fig. 3-7)

- 1863 - *Graculus littoralis* MILNE-EDWARDS, Ann. Sc. nat., p. 161; CR Acad. Sc., p. 1222; Rev. Soc. sav., p. 5.
 V. 1867-71 - *Graculus littoralis* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 263, pl. 42 fig. 5-12, 43 fig. 1-7, 44 fig. 1-8.
 1891a - *Phalacrocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Lydekker, p. 56.
 1931b - *Oligocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Lambrecht, p. 81, fig. 2.
 1933 - *Oligocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Lambrecht, p. 290, fig. 104 B.
 1952 - *Oligocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Brodkorb, p. 175.
 1963a - *Phalacrocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Brodkorb, p. 250.
 1972 - *Phalacrocorax cf. littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Rich, p. 39, fig. 3, 4.
 Non 1974 - *Oligocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Martini, p. 138, pl. 9 fig. 8a, 8b.

Lectotype : humérus gauche complet Av9421 MNHN figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 44, fig. 1-5.

| | extrêmes | moy. | n | var. |
|-----------------------|-------------|-------|---|------|
| <u>Humérus</u> | | | | |
| Longueur totale | - | 113,0 | 1 | - |
| Largeur proximale | 17,58-20,20 | 18,9 | 2 | 1,72 |
| Largeur diaphyse | - | 5,8 | 1 | - |
| Diamètre diaphyse | - | 5,0 | 1 | - |
| Largeur distale | - | 12,0 | 1 | - |
| <u>Cubitus</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 9,2 | 1 | - |
| Diamètre proximal | - | 7,7 | 1 | - |
| Diagonale proximale | - | 11,2 | 1 | - |
| <u>Fémur</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 13,0 | 1 | - |
| Diamètre proximal | - | 8,6 | 1 | - |
| <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Largeur distale | 9,82-10,24 | 10,0 | 2 | 0,04 |
| <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 10,7 | 1 | - |

Tableau 4

Phalacrocorax littoralis, dimensions des os longs, en mm.

Paralectotypes : fragment proximal de cubitus droit Av9430 MNHN (*ibid.*, pl. 44, fig. 6-8); fémur droit presque complet Av9431 MNHN (*ibid.*, pl. 43, fig. 1-4); fragment distal de tibiotarse droit Av9432 MNHN (*ibid.*, pl. 42, fig. 9-12); fragment proximal de tarsométatarse droit Av9434 MNHN (*ibid.*, pl. 42, fig. 5-8).

Locus typicus : Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum : Miocène, Aquitanien, zone MN 2a.

Matériel et dimensions (tableau 4) : lectotype; paralectotypes; humérus MNHN Av9422; tibiotarse MNHN Av9433.

Diagnose émendée : espèce d'une taille légèrement inférieure à celle de l'actuel *Phalacrocorax aristotelis*; humérus à crête bicipitale rejoignant distalement la face interne de la diaphyse assez brusquement, gouttière capitale creusée d'une profonde fosse entre la tête et la tubérosité interne, condyle externe très parallèle à l'axe de la diaphyse; cubitus à aire intercotylienne formant une crête saillante, impression du *brachialis anticus* profonde et bien délimitée; fémur à crête trochantérienne épaisse et saillante, diaphyse assez fine, gouttière rotulienne profonde; épiphyse distale du tibiotarse assez peu déjetée du côté interne de l'os et condyle interne moins étendu distalement par rapport au condyle externe; tarsométatarse à gouttière métatarsienne antérieure très profonde.

Description : j'ai comparé *P. littoralis* avec des squelettes des espèces actuelles *P. carbo* (grand cormoran) et *P. aristotelis* (cormoran huppé).

Les divers os de *P. littoralis* se rapprochent beaucoup plus par leur taille de ceux de *P. aristotelis* avec lesquels ils présentent les différences suivantes :

humérus (pl. 2, fig. 3) : (1) sillon ligamentaire large, profond et moins nettement séparé du sillon bicipital; (2) sillon bicipital très profondément creusé proximale mais plus superficiel distalement; (3) crête bicipitale beaucoup plus arrondie et à extrémité distale rejoignant un peu plus brusquement la face interne de la diaphyse; (4) tubérosité externe petite; (5) gouttière capitale très large et creusée d'une profonde fosse entre la tête et la tubérosité interne (cette fosse est très peu marquée chez les *Phalacrocorax* actuels); (6) fosse pneumatique moins profonde; (7) attache du *supraspinatus* bien creusée et nettement délimitée; (8) crête médiane un peu moins développée et légèrement séparée de la ligne musculaire; (9) attache et ligne du *latissimus dorsi posterior* bien marquées; (10) épiphyse distale très peu élargie par rapport à la diaphyse; (11) dépression brachiale très nettement bipartite comme chez certains *Phalacrocorax* actuels et à bord interne très saillant; (12) attache du ligament articulaire antérieur très haute, légèrement déjetée sur la face interne de l'os et parallèle à la diaphyse; (13) proéminence entépicondylienne et entépicondyle moins marqués; (14) crête entre le condyle interne et l'attache ligamentaire moins nettement marquée; (15) condyle interne petit et très rond; (16) condyle externe très parallèle à la diaphyse; (17) proéminence ectépicondylienne fine et bien marquée et ectépicondyle peu développé; (18) fosse olécrânienne très étroite et beaucoup plus profonde; (19) gouttières tricipitales moins nettement marquées.

cubitus (pl. 2, fig. 4) : (1) cotyle interne un peu plus creusé et légèrement moins saillant sur la face antérieure; (2) aire intercotylienne formant une crête plus saillante; (3) cotyle externe un peu plus profond, à lobe externe moins développé et recouvrant moins la dépression radiale; (4) olécrâne un peu moins développé; (5) proéminence du ligament articulaire antérieur très longue, bien séparée du cotyle interne par une profonde gouttière qui remonte jusqu'à l'olécrâne; (6) impression du *brachialis anticus* très

profonde et bien délimitée; (7) dépression radiale proximale peu marquée; (8) papilles d'insertion des rémiges très allongées sur le bord postéro-interne de la diaphyse.

fémur (pl. 2, fig. 5) : (1) tête plus ronde; (2) cou un peu plus étranglé; (3) fosse antérieure entre la tête et le trochanter plus profondément creusée; (4) crête trochantérienne plus saillante et plus épaisse; (5) crête de l'obturateur plus saillante et mieux nettement délimitée; (6) diaphyse un peu moins large en vue latérale et à épaissement moins marqué au tiers distal; (7) ligne intermusculaire antérieure à tracé un peu plus médian; (8) gouttière rotulienne plus profonde; (9) aire poplitée semblant plus superficielle et prolongée d'une gouttière plus nettement marquée au-dessus du condyle interne.

tibiotarse (pl. 2, fig. 6) : (1) gouttière tendineuse moins profonde; (2) ouverture distale au pont sus-tendineux plus ovale; (3) gouttière du *peroneus profundus* un peu plus profondément creusée et légèrement moins déjetée sur la face externe de l'os, plus étroite entre la proéminence ligamentaire externe et le condyle externe; (4) épiphyse distale légèrement moins déjetée du côté interne de l'os; (5) proéminence ligamentaire interne plus saillante; (6) condyle interne s'étendant moins distalement par rapport au condyle externe que chez les *Phalacrocorax* actuels et plus saillant sur la face antérieure; (7) fossette bien creusée dans la fosse intercondylienne et plus large, atteignant presque le condyle externe; (8) condyle externe un peu plus arrondi en vue externe, surtout sur son bord postérieur; (9) sillon intercondylien postérieur moins nettement marqué.

tarsométatarse (pl. 2, fig. 7) : (1) cotyle interne moins profond, à bord postéro-interne légèrement moins saillant; (2) proéminence intercotylienne plus large et moins saillante; (3) cotyle externe moins incliné vers la face antérieure; (4) crête calcanéenne externe moins développée; (5) extrémité proximale de la gouttière métatarsienne antérieure très profonde, à bord externe beaucoup plus saillant; (6) gouttière métatarsienne postérieure moins profondément creusée.

Remarques : aucun holotype n'est désigné par A. Milne-Edwards parmi le matériel qu'il décrit. J'ai donc choisi comme lectotype l'humérus Av9421 MNHN, cette pièce étant le seul os entier connu jusqu'à présent.

Parmi le matériel figuré par A. Milne-Edwards, je n'ai pas retrouvé le coracoïde (1867-71, pl. 43, fig. 5-7).

Phalacrocorax littoralis est une espèce très rare à Saint-Gérard-le-Puy; le matériel que j'ai étudié ne représente que deux individus au minimum.

Répartition stratigraphique et géographique : E. Martini (1974) a signalé la présence de *P. littoralis* dans le Miocène inférieur de Ravalzhausen, en Allemagne. Cependant, le coracoïde décrit se rapproche tant par sa taille que par ses caractères ostéologiques de *Nectornis miocaenus*.

P.V. Rich (1972) attribue avec doute à *P. littoralis* un métacarpe du Miocène supérieur de Tunisie; cet os est pour le moment inconnu à Saint-Gérard-le-Puy mais le spécimen de Tunisie semble avoir une taille compatible avec celle de *P. littoralis*.

Paléoécologie :

Phalacrocorax littoralis est très proche morphologiquement des espèces actuelles. Son écologie devait donc être très voisine de celle des *Phalacrocorax* modernes.

Les cormorans vivent près des côtes, sur les étendues d'eau saumâtre et les petits étangs. Ces animaux sont bien adaptés à la plongée, pouvant rester immergés plusieurs dizaines de secondes et descendant jusqu'à une quinzaine de mètres.

Ils se nourrissent exclusivement de poissons, à l'exception des quelques crabes et des algues pris occasionnellement. Ils ne restent cependant pas longtemps dans l'eau, leur plumage étant mal adapté à l'immersion et nécessitant de longues périodes de séchage durant lesquelles ces oiseaux se perchent sur les rochers et les arbres en maintenant leurs ailes écartées (Géroutet, 1959).

Les cormorans sont répandus dans le monde entier, depuis le Sud du Groenland jusqu'à la Terre de Feu. Le genre *Phalacrocorax* est en fait subdivisé en quatre sous-genres; ceux-ci se différenciant principalement par des caractères morphologiques externes mais aussi par des proportions différentes des segments osseux (Brodkorb & Mourer-Chauviré, 1984). Malheureusement *P. littoralis* est trop peu connu pour pouvoir être rapproché plus particulièrement d'un de ces sous-genres; sa présence à Saint-Gérand-le-Puy n'apporte donc pour le moment aucune indication climatique précise.

De par l'absence d'os juvéniles on pourrait penser que *P. littoralis* ne nichait pas à Saint-Gérand-le-Puy mais cette espèce est beaucoup trop peu connue pour l'affirmer avec certitude.

Genre *NECTORNIS* nov. gen.

Derivatio nominis : du grec νηχτής, nageur, et ὄρνις, oiseau.

Espèce-type : *Phalacrocorax miocaenus* (MILNE-EDWARDS, 1867-71).

Diagnose : la même que celle de l'espèce-type, le genre étant monospécifique pour le moment.

Nectornis miocaenus (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

(pl. 3, fig. 1-7)

V. 1867-71 - *Graculus miocaenus* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 255, pl. 39 fig. 5-18, 40, 41, 42 fig. 1-4.

1891a - *Phalacrocorax miocaenus* (MILNE-EDWARDS) : Lydekker, p. 54, fig. 12.

1931b - *Oligocorax miocaenus* (MILNE-EDWARDS) : Lambrecht, p. 81, fig. 1.

1933 - *Oligocorax miocaenus* (MILNE-EDWARDS) : Lambrecht, p. 290, fig. 104 A.

1935 - *Phalacrocorax miocaenus* (MILNE-EDWARDS) : Wetmore, p. 75.

1963a - *Phalacrocorax miocaenus* (MILNE-EDWARDS) : Brodkorb, p. 251.

1974 - *Oligocorax littoralis* (MILNE-EDWARDS) : Martini, p. 138, pl. 9 fig. 8a, 8b.

Lectotype : tarsométarse droit complet Av9416 MNHN figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 39, fig. 5-9.

Paralectotypes : sternum Av9323 MNHN (*ibid.*, pl. 41, fig. 1-4; brisé depuis sa figuration); furcula Av9442 MNHN (*ibid.*, pl. 41, fig. 5, 6); coracoïde droit presque complet Av9326 MNHN (*ibid.*, pl. 41, fig. 7, 8); scapula Av9324 MNHN (*ibid.*, pl. 41, fig. 9, 10); cubitus gauche complet Av9375 MNHN (*ibid.*, pl. 42, fig. 3, 4); pelvis Av9452 MNHN (*ibid.*, pl. 39, fig. 17, 18); fémur gauche complet Av9406 MNHN (*ibid.*, pl. 39, fig. 5, 13-16).

Locus typicus : Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum : Miocène, Aquitanien, zone MN 2a.

Matériel et dimensions (tableau 5) : lectotype; paralectotypes; furcula MNHN Av9443; coracoïdes MNHN Av9327-9336, 9338-9351, FSL 440200, 443565-443577, ML S'G 315; scapula MNHN Av9325; humérus FSL 91617, 443593-443597, ML S'G 311-313; radius MNHN Av9444-9451, FSL 443589-443592; cubitus MNHN Av9376-9380, 9382-9393, FSL 332002-332006, 443583-443588; métacarpes MNHN Av9394-9405, 3 spécimens sans

| | extrêmes | moy. | n | var. | | extrêmes | moy. | n | var. |
|---------------------|-------------|------|----|-------|-----------------------|-------------|------|----|-------|
| <u>Coracoïde</u> | | | | | <u>Métacarpe</u> | | | | |
| Longueur totale | 43,66-52,08 | 48,6 | 12 | 4,82 | Longueur totale | 41,86-48,40 | 45,7 | 18 | 1,77 |
| Longueur partielle | 39,90-46,58 | 44,2 | 17 | 3,79 | Largeur proximale | 8,64-10,28 | 9,8 | 16 | 0,38 |
| Largeur distale | 14,02-17,48 | 15,7 | 15 | 0,69 | Largeur diaphyses | 6,12- 6,68 | 6,4 | 6 | 0,05 |
| Diagonale distale | - | 19,5 | 1 | - | Diagonale distale | 5,48- 6,40 | 5,9 | 16 | 0,24 |
| <u>Humérus</u> | | | | | <u>Fémur</u> | | | | |
| Longueur totale | 93,60-96,60 | 95,3 | 3 | 1,57 | Longueur totale | 39,70-43,12 | 42,3 | 5 | 1,48 |
| Largeur proximale | 15,24-16,46 | 15,7 | 5 | 0,20 | Longueur partielle | 38,90-41,14 | 40,5 | 4 | 1,08 |
| Largeur diaphyse | 5,32- 5,94 | 5,6 | 7 | 0,03 | Largeur proximale | 10,68-11,34 | 11,0 | 3 | 0,07 |
| Diamètre diaphyse | 4,66- 4,82 | 4,7 | 6 | 0,003 | Diamètre proximal | 6,58- 6,86 | 6,8 | 4 | 0,01 |
| Largeur distale | 11,40-12,08 | 11,8 | 5 | 0,08 | Largeur distale | 10,12-10,92 | 10,5 | 5 | 0,33 |
| <u>Radius</u> | | | | | <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Longueur totale | - | - | - | - | Longueur totale | - | 68,6 | 1 | - |
| Largeur proximale | 3,08- 4,20 | 3,9 | 5 | 0,47 | Largeur proximale | - | 7,6 | 1 | - |
| Diamètre proximal | 4,82- 5,06 | 4,9 | 4 | 0,11 | Diagonale proximale | - | 11,4 | 1 | - |
| Largeur diaphyse | 2,28- 2,68 | 2,4 | 5 | 0,17 | Largeur diaphyse | 4,46- 4,60 | 4,5 | 2 | 0,005 |
| Largeur distale | 6,44- 6,88 | 6,6 | 7 | 0,17 | Diamètre diaphyse | - | 3,4 | 1 | - |
| <u>Cubitus</u> | | | | | <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| Longueur totale | 89,98-101,8 | 96,3 | 5 | 14,94 | Longueur totale | 38,86-41,50 | 39,8 | 4 | 1,08 |
| Largeur proximale | 7,88- 8,84 | 8,4 | 21 | 0,07 | Largeur proximale | 8,00- 9,18 | 8,6 | 6 | 0,14 |
| Diamètre proximal | 6,34- 7,50 | 7,1 | 20 | 0,11 | Largeur diaphyse | 4,20- 4,92 | 4,7 | 6 | 0,05 |
| Diagonale proximale | 10,00-11,10 | 10,6 | 18 | 0,13 | Largeur distale | 9,48-10,78 | 10,2 | 6 | 0,19 |
| Largeur diaphyse | 3,56- 4,82 | 4,2 | 9 | 0,11 | Diagonale distale | 5,98- 7,60 | 6,5 | 6 | 0,26 |
| Diagonale distale | 5,70- 7,58 | 6,9 | 10 | 0,24 | | | | | |

Tableau 5
Nectornis miocaenus, dimensions des os longs, en mm.

numéro, FSL 443580-443582; fémurs MNHN Av9407-9409, FSL 443562, ML S'G 317; tibiotarses MNHN Av9411, FSL 443561; tarsométarses MNHN Av9417-9420, FSL 91618, 443560, 443598.

Diagnose éméndée : espèce d'assez petite taille; coracoïde à procoracoïde bien développé, diaphyse peu courbée sur la face dorsale; humérus à crête bicapitale très arrondi et rejoignant distalement la face interne de la diaphyse très brusquement, condyle externe bien incliné du côté interne, systèmes ectépicondylien et entépicondylien peu développés; cubitus à lobe externe du cotyle externe peu développé, proéminence ligamentaire peu saillante et très peu allongée, diaphyse grêle et peu comprimée, gouttière large et profonde entre la tubérosité carpienne et le condyle interne; fémur long et grêle, crête trochantérienne peu développée, épiphyse distale peu élargie par rapport à la diaphyse, gouttière rotulienne étroite et profonde, gouttière fibulaire peu marquée; tibiotarse à crête cnémienne externe et crête rotulienne peu élevées, condyle interne pratiquement à la même hauteur que le condyle externe; tarsométarse à gouttière de l'extenseur interne très proximale, trochlées digitales pratiquement alignées perpendiculairement à l'axe de la diaphyse, la trochlée du doigt II descendant un peu plus bas que les deux autres.

Description : tout en étant un Phalacrocoracidae typique par ses caractères ostéologiques généraux (tableau 6), *Nectornis miocaenus* présente également quelques ressemblances de détail avec les anhingas. J'ai donc comparé cette espèce avec des représentants des quatre sous-genres de *Phalacrocorax* et avec le genre *Anhinga* grâce au matériel de comparaison suivant :

— Phalacrocoracidae : squelettes de *Phalacrocorax (Phalacrocorax) carbo* (grand cormoran), *P. (Stictocarbo) aristotelis* (cormoran huppé), *P. (Leucocarbo) magellanicus* LAC A3664 (cormoran de Magellan) [les mesures de *P. (Microcarbo) africanus* utilisées pour le diagramme de Simpson ont été effectuées par Mme C. Mourer-Chauviré sur le matériel des collections de l'University of Miami].

— Anhingidae : squelettes de *Anhinga anhinga* PB 22871 (anhinga d'Amérique) et *A. rufa* LAC A3595, 1882-612, 1884-193, 1886-176 (anhinga du Sénégal).

Nectornis miocaenus se distingue des cormorans actuels par les caractères suivants (seules les quelques ressemblances avec *Anhinga* sont également indiquées ci-dessous) :

sternum : (1) carène semblant moins haute; (2) marge carénale antérieure fine, à crête médiane plus saillante; (3) sulcus coracoïdiens très profonds, à lèvres ventrales plus fines et à lèvres dorsales moins épaisses; (4) processus sterno-coracoïdiens plus pointus mais un peu moins développés; (5) processus latéraux postérieurs moins développés.

furcula (pl. 3, fig. 1) (seules sont représentées des branches gauches) : (1) facette coracoïdienne plus ovale (presque carrée chez *Phalacrocorax*, ronde chez *Anhinga*); (2) tubérosité scapulaire formant une pointe aiguë un peu moins développée; (3) clavicule creusée d'une large fosse beaucoup plus profonde en dessous de la facette coracoïdienne.

coracoïde (pl. 3, fig. 2) : (1) tête assez arrondie, ressemblant plus à *P. aristotelis*; (2) facette furculaire beaucoup plus haute que large (large ovale chez *Phalacrocorax*, presque ronde chez *Anhinga*) et légèrement plus tournée vers la face ventrale, sans l'être autant que chez *Anhinga*; (3) facette glénoïdale plus plate et un peu moins inclinée; (4) facette scapulaire plus plate et plus saillante sur la face dorsale, ressemblant un peu par ces caractères à *Anhinga*; (5) procoracoïde très nettement développé en pointe aiguë (pratiquement pas de procoracoïde chez *Phalacrocorax* et *Anhinga*); (6) diaphyse très

| <u>Coracoïde</u> | <u>Phalacrocorax</u> | <u>Anhinga</u> | <u>Nectornis</u> |
|--|---|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"> . tête . facette furculaire . procoracoïde . diaphyse . impression sterno-coracoïdienne | <ul style="list-style-type: none"> . aiguë . allongée . très peu développé . courbure bien marquée au tiers distal . large et superficielle | <ul style="list-style-type: none"> . arrondie . aussi large que longue . très peu développé . presque rectiligne . étroite et très profonde | <ul style="list-style-type: none"> . aiguë . très allongée . bien développé . assez rectiligne . large et profonde |
| <p><u>Humérus</u> (d'après Martin & Mengel, 1975)</p> <ul style="list-style-type: none"> . épiphyse proximale . sillon ligamentaire . impression du <u>brachialis anticus</u> . attache du ligament articulaire antérieur . condyle externe . fosse olécrânienne | <ul style="list-style-type: none"> . élargie par rapport à la diaphyse . long et profond . souvent bipartite, bord interne bien saillant, pas de crête distincte le long de la face externe . ovoïde, allongée dans la sens de la diaphyse . allongé et parallèle à la diaphyse, bord externe peu entrecoupé par une gouttière . étroite et profonde | <ul style="list-style-type: none"> . plus étroite . plus court et un peu plus superficiel . simple et superficielle, crête très marquée . ovoïde, oblique par rapport à la diaphyse . épais et court, incliné du côté interne, entrecoupé plus profondément et plus bas . large et superficielle | <ul style="list-style-type: none"> . très élargie . long et profond . simple, bord interne bien saillant, pas de crête distincte le long de la face externe . triangulaire, allongée dans le sens de la diaphyse . allongé, un peu incliné du côté interne, peu entrecoupé . large et profonde |
| <p><u>Cubitus</u></p> <ul style="list-style-type: none"> . olécrâne . cotyle interne . lobe externe du cotyle externe . proéminence ligamentaire . papilles d'insertion des régimes . gouttière entre la tubérosité carpienne et le condyle | <ul style="list-style-type: none"> . peu développé . superficiel, à bords peu saillants . très saillant et pointu, très recourbé sur la face antérieure . très allongée et superficielle . peu marquées, presque absentes sur le tiers proximal . très profonde et resserrée | <ul style="list-style-type: none"> . plus saillant . plus profond, à bords très saillants . peu saillant et un peu plus arrondi, pas recourbé . très petite et très saillante . plus saillantes, sur toute la longueur de la diaphyse . peu profonde et large | <ul style="list-style-type: none"> . très peu développé . superficiel, à bords peu saillants . peu saillant et arrondi, pas recourbé . allongée et superficielle . très peu marquées . très profonde et large |
| <p><u>Fémur</u></p> <ul style="list-style-type: none"> . forme générale . crête trochantérienne . diaphyse . épiphyse distale . condyle externe | <ul style="list-style-type: none"> . court et arqué . épaisse et saillante . robuste, fort épaississement au tiers distal . très élargie par rapport à la diaphyse . très saillant postérieurement | <ul style="list-style-type: none"> . allongé et rectiligne . fine et peu saillante . grêle, pas d'épaississement . peu élargie . peu saillant | <ul style="list-style-type: none"> . court et un peu arqué . Très épaisse et peu saillante . grêle, pas d'épaississement . un peu élargie . saillant postérieurement |
| <p><u>Tibiotarse</u> (d'après Olson, 1975)</p> <ul style="list-style-type: none"> . aire interarticulaire . gouttière du <u>peroneus profundus</u> . pont sus-tendineux . fosse intercondylienne . condyle interne | <ul style="list-style-type: none"> . très peu saillante . très allongée et très saillante sur la face externe . très oblique à la fois en direction latérale et antéro-postérieure, pas de fossette au dessus du condyle externe . assez étroite, profonde fossette creusée dans le condyle interne mais aussi sur presque toute la largeur de la fosse . s'étendant beaucoup plus distalement que l'externe | <ul style="list-style-type: none"> . très saillante . très courte et peu saillante sur la face externe . un peu moins oblique et seulement en direction latérale, profonde fossette au dessus du condyle externe . large, fossette creusée seulement dans le condyle interne . presque à la même hauteur que l'externe | <ul style="list-style-type: none"> . très peu saillante allongée et saillante sur la face externe . très oblique à la fois en direction latérale et antéro-postérieure, pas de fossette au dessus du condyle externe . étroite, profonde fossette creusée seulement dans le condyle interne . s'étendant un peu plus distalement que l'externe |
| <p><u>Tarsométatarse</u></p> <ul style="list-style-type: none"> . forme générale . crête calcanéenne interne . trochlées digitales | <ul style="list-style-type: none"> . allongé, diaphyse étroite . très saillante postérieurement . en arc de cercle, trochlées II et IV plus hautes que la III | <ul style="list-style-type: none"> . court, diaphyse très élargie latéralement et très comprimée antéro-postérieurement . très courte . en ligne très oblique, trochlée II très basse, trochlée IV très haute | <ul style="list-style-type: none"> . allongé, diaphyse étroite . très saillante . presque alignées, trochlée II un peu plus basse que les deux autres |

Tableau 6

Caractères ostéologiques comparés des os longs de *Phalacrocorax*, *Anhinga* et *Nectornis*.

droite en vue interne, sans courbure marquée à la moitié de la face dorsale, se distinguant ainsi à la fois de *Phalacrocorax* et d'*Anhinga*); (7) ligne intermusculaire antérieure très marquée, formant une crête très fine et à parcours très droit (rappelons que ce seul caractère avait permis à K. Lambrecht (1931b, 1933) de créer le genre *Oligocorax*); (8) impression sterno-coracoïdienne profonde et large, ressemblant plus à celle de *P. carbo*; (9) facette sternale peu haute, à lèvre ventrale très peu marquée comme chez *P. aristotelis*.

scapula : (1) acromion un peu plus fin et un peu moins développé; (2) articulation coracoïdienne un peu moins saillante; (3) facette glénoïdale un peu plus petite et plus creusée (plate chez *Phalacrocorax*).

humérus (pl. 3, fig. 3) : (1) tête plus globuleuse; (2) tubérosité externe plus saillante et séparée de la tête par une petite gouttière plus marquée; (3) surface bicipitale très large et crête bicipitale très arrondie et à extrémité distale épaisse et rejoignant beaucoup plus brusquement la face interne de la diaphyse (chez *Phalacrocorax* et *Anhinga*, cette crête forme distalement une lame osseuse très fine qui rejoint la face interne de la diaphyse très progressivement); (4) crête deltoïde beaucoup plus saillante du côté externe de l'os et beaucoup plus arquée en direction antéro-externe; (5) gouttière capitale un peu plus étroite; (6) tubérosité interne formant une pointe très saillante comme chez *Anhinga* en dessous de laquelle se trouve une fossette triangulaire bien creusée et nettement délimitée comme chez *P. aristotelis*; (7) attache de l'*infraspinatus* peu marquée; (8) attache du *latissimus dorsi posterioris* beaucoup plus petite et bien moins saillante et ligne du même muscle très peu marquée comme chez *P. aristotelis*; (9) impression du *brachialis anticus* à bord interne fin et très saillant et dépression brachiale très superficielle, ressemblant un peu plus par ces caractères à *P. magellanicus*; (10) attache du *pronator brevis* peu marquée et plus médiane sur la face interne de l'os; (11) attache du ligament articulaire antérieur presque ronde (beaucoup plus allongée chez *Phalacrocorax* et *Anhinga*) et bordée d'une fossette distale bien moins marquée; (12) proéminence entépicondylienne peu marquée et entépicondyle très arrondi et très peu saillant distalement; (13) condyle interne petit, à face antérieure légèrement aplatie comme chez *Anhinga*; (14) sillon intercondylien plus étroit et un peu plus profond; (15) condyle externe plus oblique par rapport à l'axe de la diaphyse, ressemblant ainsi un peu plus à *Anhinga* mais sans courbure proximale aussi marquée; (16) proéminence ectépicondylienne et ectépicondyle très peu marqués; (17) fosse olécrânienne large et plus profonde, sauf sur son bord interne où la fossette creusée dans le condyle interne n'est pratiquement pas marquée; (18) gouttière tricipitale interne bien marquée comme chez *P. carbo*; (19) gouttière tricipitale externe très marquée mais beaucoup plus courte et à bords latéraux en crêtes nettement plus saillantes.

radius : (1) cotyle huméral plus petit et un peu plus profond; (2) tubérosité capitale plus large et moins saillante; (3) tubercule bicipital peu développé; (4) diaphyse plus rectiligne et légèrement plus comprimée latéralement; (5) gouttière tendineuse moins large et plus superficielle; (6) dépression ulnaire très creusée; (7) proéminence ligamentaire petite, sans apophyse distale saillante; (8) facette scapho-lunaire peu développée et beaucoup moins oblique que chez *Phalacrocorax* et *Anhinga*.

cubitus (pl. 3, fig. 4) : (1) cotyle interne plus arrondi, un peu plus creusé et moins saillant sur la face antérieure; (2) aire intercotylienne formant une crête plus saillante entre les deux cotyles; (3) cotyle externe un peu plus creusé et à lobe externe moins saillant et nettement moins incliné sur la face antérieure de l'os, ressemblant par ces caractères à

Anhinga; (4) olécrâne encore moins développé que chez *Phalacrocorax*; (5) proéminence du ligament articulaire antérieur peu saillante et beaucoup moins allongée le long de l'impression du *brachialis anticus* qui est elle-même moins longue mais un peu plus profonde; (6) attache bicipitale plus marquée, comme chez *Anhinga*, mais oblique (presque horizontale chez *Anhinga*); (7) dépression radiale proximale profonde comme chez *Anhinga* mais plus étroite; (8) attache tricipitale très peu marquée; (9) diaphyse grêle et beaucoup moins comprimée latéralement et papilles d'insertion des rémiges très peu marquées; (10) dépression radiale distale moins creusée; (11) tubérosité carpienne un peu moins saillante, à attache ligamentaire peu marquée; (12) condyle interne moins saillant sur la face interne et à tubérosité distale bien moins développée, ressemblant un peu plus à *Anhinga*; (13) gouttière entre la tubérosité carpienne et la tubérosité distale du condyle interne beaucoup plus large et plus profonde, disposition que l'on retrouve chez *Anhinga* où cette gouttière est cependant moins profonde et où la tubérosité du condyle descend nettement plus bas que la tubérosité carpienne; (14) condyle externe petit, à gouttière tendineuse peu marquée; (15) gouttière postérieure moins nettement marquée entre les deux condyles et plus étroite.

métacarpe : (1) lèvre antérieure de la trochlée carpienne un peu plus aiguë mais moins saillante proximale; (2) processus pisiforme un peu plus épais; (3) fosse ligamentaire interne plus superficielle; (4) fosse entre la trochlée carpienne et le processus du métacarpien alulaire plus profonde, sans être aussi développée que celle d'*Anhinga*; (5) symphyses métacarpiennes un peu plus proches des épiphyses correspondantes; (6) gouttière tendineuse peu marquée et ne montant pas aussi haut le long du gros métacarpien; (7) tubérosité du gros métacarpien peu saillante et pas de fossette longeant postérieurement la facette du doigt II qui est peu développée; (8) facette du doigt III très étroite et un peu moins saillante; (9) sillon séparant les facettes digitales large et profond.

pelvis : seules sont représentées les vertèbres thoraciques et lombaires; pas de différences notables avec *Phalacrocorax* mis à part une crête médiane ventrale moins saillante.

fémur (pl. 3, fig. 5) : (1) tête petite, beaucoup moins saillante du côté interne de l'os par rapport à la diaphyse; (2) cou moins allongé et un peu moins étranglé; (3) fosse antérieure entre tête et trochanter très profonde comme chez *P. carbo* (un peu plus superficielle chez les autres *Phalacrocorax*, n'existe pas chez *Anhinga*); (4) crête trochantérienne plus épaisse et nettement moins saillante, ressemblant un peu plus à celle d'*Anhinga*; (5) diaphyse grêle, moins arquée en vue latérale et sans épaississement au tiers distal, caractère que l'on retrouve chez *Anhinga*; (6) ligne intermusculaire antérieure absente et ligne postérieure très faiblement marquée au-dessus du condyle interne; (7) épiphyse distale moins élargie par rapport à la diaphyse, ressemblant ainsi plus à *Anhinga*; (8) condyle interne un peu plus saillant sur la face antérieure, très rond en vue latérale et à gouttière postéro-supérieure bien moins marquée; (9) gouttière rotulienne beaucoup plus étroite mais plus profonde; (10) condyle externe un peu plus saillant sur la face antérieure et à saillie postérieure moins développée; (11) condyle fibulaire faible et gouttière fibulaire très peu marquée; (12) pas de fossette sur la face externe de l'os au-dessus du condyle fibulaire, ressemblant plus à *Anhinga*; (13) fosse intercondylienne étroite, profonde et très allongée distalement comme chez *P. carbo* et *P. magellanicus* (large, un peu plus superficielle et descendant moins chez les autres *Phalacrocorax* et *Anhinga*) mais à contours nettement plus évasés en vue distale.

tibiotarse (pl. 3, fig. 6) : (1) surface articulaire interne très plate et moins saillante sur la face postérieure; (2) fosse entre la surface articulaire externe et la crête cnémienne plus étroite; (3) crête cnémienne externe et crête rotulienne bien moins développées en hauteur; (4) crête fibulaire un peu moins saillante sur la face externe de l'os et gouttière postérieure la séparant de la diaphyse moins profonde; (5) gouttière tendineuse étroite et se poursuivant moins haut sur la face antérieure de la diaphyse; (6) orifice distal au pont sus-tendineux plus petit et plus ovale; (7) gouttière du *peroneus profundus* un peu moins marquée et moins saillante sur la face externe de l'os; (8) condyle interne fin, plus large que haut en vue latérale et descendant à peine plus bas que le condyle externe, ressemblant par ces caractères à *Anhinga*; (9) proéminence ligamentaire interne un peu plus saillante; (10) fosse intercondylienne antérieure plus étroite, bien moins profonde et à fossette très peu marquée et creusée uniquement dans le condyle interne, comme chez *Anhinga*; (11) proéminence ligamentaire externe très peu marquée; (12) condyle externe très arrondi en vue latérale, à bord postéro-distal peu saillant; (13) sillon intercondylien postérieur moins large comme chez *Anhinga* mais un peu plus profond.

tarsométatarse (pl. 3, fig. 7) : (1) cotyle interne un peu plus arrondi, moins profond et légèrement moins saillant antérieurement; (2) proéminence intercotylienne beaucoup plus petite; (3) cotyle externe un peu plus plat et sans saillie à l'angle postéro-externe; (4) crête calcanéenne interne un peu moins saillante et moins épaisse; (5) crête calcanéenne externe très peu marquée et sans gouttière creusée sur son bord externe; (6) pas de petite crête médiane à l'intérieur de la gouttière tendineuse externe; (7) ouvertures des foramens proximaux profondément enfoncées sur la face antérieure de la diaphyse; (8) gouttière métatarsienne antérieure un peu plus profonde; (9) gouttière de l'extenseur interne coupant la face interne de la diaphyse beaucoup plus proximale; (10) gouttière métatarsienne postérieure plus profonde de telle façon que la face externe de l'os est plus mince; (11) facette métatarsienne un peu moins marquée; (12) foramen distal un peu plus étroit, plus allongé et plus proche de l'échancrure intertrochléenne sur la face antérieure de l'os; (13) trochlées digitales pratiquement alignées sur une droite perpendiculaire à l'axe de la diaphyse, celle du doigt II descendant un peu plus bas que les autres (disposées en arc de cercle chez *Phalacrocorax* et alignées sur une droite très oblique chez *Anhinga*); (14) trochlée du doigt II petite, à aile peu développée; (15) échancrures intertrochléennes plus resserrées; (16) trochlée du doigt IV à aile peu développée et à gouttière médiane remontant un peu plus antérieurement.

Remarques : aucun holotype n'ayant été choisi par A. Milne-Edwards, je désigne le tarsométatarse Av9416 MNHN comme lectotype, les autres pièces figurées devenant donc des paralectotypes.

Parmi le matériel-type de la collection Milne-Edwards, je n'ai pas retrouvé le tibiotarse Av9410 MNHN (1867-71, pl. 39, fig. 5, 10-12) et l'humérus (*ibid.*, pl. 42, fig. 1-2).

Nectornis miocaenus est une espèce peu abondante à Saint-Gérard-le-Puy; le matériel observé représente environ une vingtaine d'individus. J'ai trouvé quelques rares os longs d'individus juvéniles : 6 spécimens parmi 150 os longs observés (4 %).

Répartition stratigraphique et géographique : *Nectornis miocaenus* n'a été décrit jusqu'à présent qu'à Saint-Gérard-le-Puy. Cependant E. Martini (1974) a décrit dans le Miocène inférieur de Ravalzhausen un coracoïde qu'il attribue à *Phalacrocorax littoralis*; tant par sa taille que par ses caractères ostéologiques cet os me semble plutôt appartenir à *N. miocaenus*.

Paléoécologie :

Les rapports des segments osseux de *Nectornis miocaenus* sont assez différents de ceux des quatre sous-genres de *Phalacrocorax* (fig. 3). L'aile présente un segment radius-cubitus proportionnellement plus court que les autres os de ce membre; ce caractère se retrouve mais nettement plus amplifié chez *Anhinga*.

La patte semble également plus courte dans son ensemble mais avec un fémur nettement plus allongé que chez les actuels *Phalacrocorax*; cette prédominance du fémur se retrouve également mais là encore nettement plus marquée chez *Anhinga*.

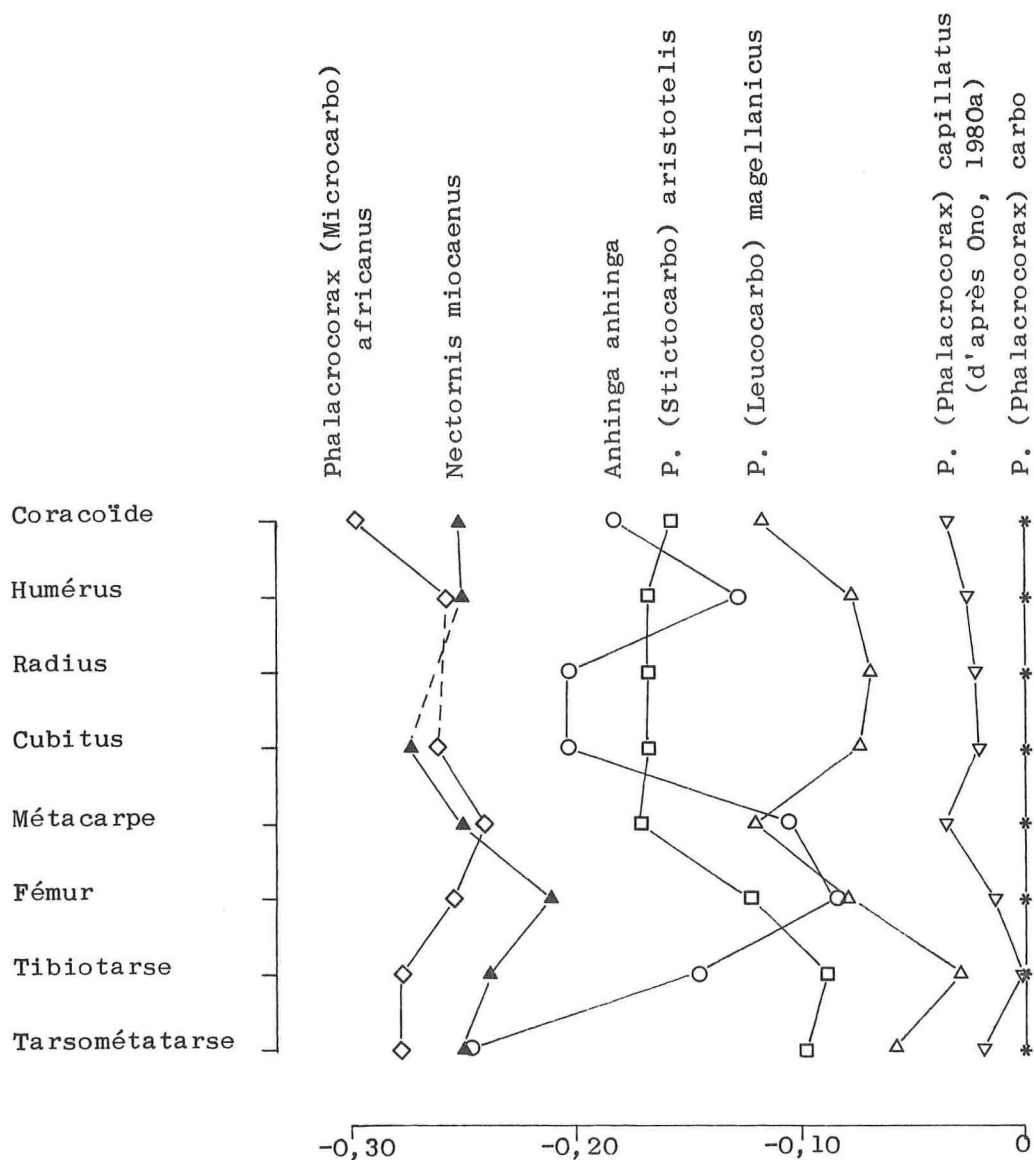


Fig. 3. — Diagramme de Simpson comparant la longueur totale des principaux segments osseux de *Nectornis miocaenus* et des genres actuels *Phalacrocorax* et *Anhinga*.

Dans l'ensemble les proportions des segments osseux sont cependant plus proches de celles des *Phalacrocorax* que de celles d'*Anhinga*. Néanmoins les os de *N. miocaenus* présentent quelques ressemblances avec ceux des *Anhinga*; il serait donc possible que l'espèce fossile ait eu un mode de vie plus ou moins semblable à celui des Anhingidae.

Les anhingas sont des animaux plus aquatiques que les cormorans. Ils vivent dans les eaux douces sur les lacs, les étangs, les rivières à faible courant, les fleuves, les marécages et également dans les estuaires d'eau saumâtre et les criques abritées de la mer. Ils recherchent les eaux peu profondes, surplombées d'arbres et de buissons sur lesquels ils se perchent. Ils forment souvent des colonies de 10 à 100 individus sur un arbre, parfois mêlés à d'autres oiseaux comme les hérons. Leur mode d'alimentation est très particulier : ils chassent à l'approche principalement les poissons en les harponnant de leur bec par une brusque détente de leur long cou replié en S; ils remontent alors à la surface et lancent leur proie en l'air pour l'ingurgiter. Ce sont des animaux bien adaptés à la nage, se déplaçant avec seulement la tête et le cou en dehors de l'eau, et à la plongée, en ramant avec leurs pattes (Cramp *et alii*, 1977; Brown, Urban & Newman, 1982).

Si les *Phalacrocoracidae* sont plutôt cosmopolites (voir p. 55), les *Anhingidae* sont actuellement uniquement tropicaux, en Amérique, du sud des Etats-Unis jusqu'à l'Argentine, en Afrique, en Asie du Sud-Est et en Australie.

Nous avons vu que les individus juvéniles étaient relativement rares; leur présence indique néanmoins que *N. miocaenus* devait probablement nicher à Saint-Gérard-le-Puy.

La coexistence de *Phalacrocorax littoralis* et de *Nectornis miocaenus*, oiseaux d'écologie et de mode alimentaire probablement assez proches, pourrait paraître étonnante. Cependant les cormorans et les anhingas se retrouvent actuellement sur les mêmes étendues d'eau et forment parfois des colonies mixtes de nidification (Brown, Urban & Newman, 1982).

Si l'on admet que l'écologie de *N. miocaenus* ait plus ressemblé à celle des anhingas, il pourrait donc en être de même à Saint-Gérard-le-Puy.

Rapport avec les autres *Phalacrocoracidae* fossiles :

Mis à part *Nectornis miocaenus*, les *Phalacrocoracidae* fossiles sûrs sont pour le moment tous classés dans le genre actuel *Phalacrocorax*. *P. mediterraneus* de l'Oligocène inférieur ou moyen du Colorado (Shufeldt, 1915b) ayant été placé en synonymie avec *Paracrax antiqua* (Gruiformes, Bathornithidae, Cracraft, 1971), *P. littoralis* semble être l'un des plus anciens cormorans fossiles connus. Les espèces fossiles de *Phalacrocorax* sont très nombreuses et réparties dans le monde entier :

- Eocène supérieur à Oligocène supérieur : *Phalacrocoracidae* indét. des Phosphorites du Quercy (C. Mourer-Chauviré, communication personnelle),
- Miocène inférieur : *P. subvolans* de Floride (Brodkorb, 1956) et *P. marinavis* d'Oregon (Shufeldt, 1915b),
- Miocène moyen : *P. anatolicus* de Turquie (Mourer-Chauviré, 1978),
- Miocène supérieur : *P. intermedius* de France (Milne-Edwards, 1867-71), *P. brunhuberi* (= *P. praecarbo*) de Bavière (Ammon, 1918; Brodkorb, 1980), *P. ibericum* d'Espagne (Villalta, 1963), *P. femoralis* de Californie (L. Miller, 1929) et *P. lautus* de Moldavie (Kurochkin & Ganya, 1972),
- Pliocène inférieur : *P. wetmorei* de Floride (Brodkorb, 1955, 1963b) et *P. leptopus* d'Oregon (Brodkorb, 1961),
- Pliocène moyen : *P. destefani* d'Italie (Regalia, 1902), *P. kennelli* de Californie (Howard, 1949; L. Miller & Bowman, 1958). *P. idahensis* d'Idaho et de Floride (Marsh,

1870; Shufeldt, 1915b; Wetmore, 1933; Bordkorb, 1955; Murray, 1970), *P. mongoliensis* (Kurochkin, 1971) et *P. reliquus* (Kurochkin, 1976) de Mongolie,

— Pliocène supérieur : *P. golentensis* du Mexique (Howard, 1965),

— Pléistocène inférieur : *P. macer* d'Idaho (Brodkorb, 1958), *P. rogersi* de Californie (Howard, 1932), *P. chapalensis* du Mexique (Alvarez, 1977) et *P. owrei* de Tanzanie (Brodkorb & Mourer-Chauviré, 1984).

— Pléistocène moyen : *P. macropus* d'Oregon (Cope, 1878; Shufeldt, 1915a; Wetmore, 1955) et *P. tanzaniae* de Tanzanie (Harrison & Walker, 1979a),

— Pléistocène supérieur : *P. pampeanus* d'Argentine (Moreno & Mercerat, 1891).

Les espèces actuelles sont très largement répandues dans les gisements quaternaires (voir liste in Brodkorb, 1963a, p. 254-255).

Le nombre d'espèces fossiles de *Phalacrocorax* est donc très important. Cependant, seule une révision générale permettrait de dégager les relations phylogénétiques de toutes ces espèces entre elles. En particulier il pourrait être possible que certaines de ces espèces appartiennent en fait au genre *Nectornis*.

Les cormorans, déjà présents à la fois en Amérique du Nord et en Europe au Miocène inférieur, ont dû probablement apparaître précédemment. Il semble qu'une forte radiation s'est ensuite produite, dispersant ce genre de par le monde, tout au moins dans l'hémisphère Nord, les fossiles étant pour le moment peu connus dans l'hémisphère Sud.

Famille SULIDAE (REICHENBACH, 1849)

Genre *EMPHERESULA* HARRISON, 1975

1975a - *Parasula* HARRISON, p. 53.

1975b - *Empheresula* HARRISON, p. 175.

Espèce-type : *Empheresula arvernensis* (MILNE-EDWARDS, 1867-71).

Distribution : Oligocène supérieur, Miocène inférieur?

Diagnose : la même que celle de l'espèce-type, le genre étant monospécifique pour le moment.

Empheresula arvernensis (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

V. 1867-71 - *Sula arvernensis* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 267, pl. 42 fig. 13, pl. 43 fig. 12.

1891a - *Sula arvernensis* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 46.

1933 - *Sula arvernensis* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 285.

1963a - *Sula arvernensis* MILNE-EDWARDS : Brodkorb, p. 257.

1975a - *Parasula arvernensis* (MILNE-EDWARDS) : Harrison, p. 53.

1975b - *Empheresula arvernensis* (MILNE-EDWARDS) : Harrison, p. 175.

Lectotype : plaque de calcaire avec pelvis presque complet MNHN sans numéro, 1903-16, figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 43 fig. 12, désigné par R. Lydekker (1891a, p. 46).

Paralectotype : plaque de calcaire avec sternum presque complet MNHN sans numéro, 1903-16 (*ibid.*, pl. 42 fig. 13).

Locus typicus : Gannat (Allier, France).

Stratum typicum : Oligocène, Chattien, zone MN 0.

Matériel : lectotype; paralectotype.

Diagnose : « Sternum with narrow and anteriorly-projecting manubrial region. Coracoid sulcus sloping diagonally towards posterior, bluntly angled at labial proeminence. Costal margin short. Sternum long with broad posterior end. Posterior lateral processes narrow, long and incurved; sternal notch long and narrow. Median, xiphial area of sternum broad, with three processes projecting to level of lateral processes. Pelvis with divergent posterior ridges of anterior iliac crest well-defined, and pelvic shield between acetabula slightly concave. Posterior and laterally-tapering shields of ischium projecting posteriorly well beyond synsacrum » (diagnose éméndée par C.J.O. Harrison, 1975a, p. 53).

Description : le pelvis et le sternum sont en assez bon état de conservation. C.J.O. Harrison (1975a) a mis en évidence les différences suivantes par rapport au genre actuel *Sula* :

sternum : (1) marges costales plus courtes; (2) moitié postérieure de l'os plus large, à bords latéraux incurvés; (3) processus latéraux postérieurs beaucoup plus longs, plus étroits et incurvés postérieurement; (4) échancrures sternales un peu plus larges et beaucoup plus longues; (5) aire xiphiale large, beaucoup plus longue et divisée en trois lobes par deux échancrures assez profondes (chez *Sula* il n'y a que deux lobes séparés par une seule échancrure médiane peu profonde),

pelvis : (1) crête médiane dorsale un peu moins saillante; (2) crêtes postérieures divergentes de la crête iliaque antérieure mieux définies; (3) bouclier pelvien un peu concave entre les acetabulums.

cf. *Empheresula arvernensis*
(pl. 3, fig. 8)

Matériel : fragment proximal de coracoïde droit FSL 443675.

Dans les collections de Lyon se trouve un fragment de coracoïde provenant de Saint-Gérand-le-Puy et qui présente toutes les caractéristiques des Sulidae. Il s'agit d'une moitié proximale en très bon état de conservation, mis à part le procoracoïde qui est cassé (pl. 3, fig. 8).

Cet os a une taille légèrement plus faible que celle de l'actuel *Sula bassana*; il présente quelques différences avec cette espèce et ne peut donc se ranger dans le genre actuel. Presque tous les genres fossiles de Sulidae représentent des espèces plus petites que *Sula*; seul *Empheresula arvernensis* a une taille voisine de *Sula*.

Nous venons de voir que *E. arvernensis* n'est connu que par un pelvis et un sternum; une comparaison directe avec le coracoïde de Saint-Gérand-le-Puy est donc impossible. Compte tenu de la similitude de taille, cet os me semble cependant pouvoir appartenir à l'espèce *E. arvernensis*. Les deux gisements de Gannat et de Saint-Gérand-le-Puy sont d'ailleurs peu éloignés l'un de l'autre aussi bien géographiquement que géologiquement.

Ce coracoïde présente par rapport à *Sula bassana* (fou de Bassan) les différences suivantes :

(1) tête plus large et plus arrondie; (2) surface coraco-humérale beaucoup moins longue et moins large; (3) facette furculaire beaucoup plus haute et plus plate au-dessus de la tubérosité brachiale, à facette interne un peu moins tournée vers la face interne de l'os; (4) foramen pneumatique plus réduit, formant une profonde fosse juste en dessous de la tubérosité brachiale et ne descendant pas autant le long de la facette glénoïdale; (5) facette glénoïdale plus étroite et plus verticale (très oblique chez *S. bassana*) et à pointe

distale plus étroite et beaucoup plus longue; (6) pas de facette scapulaire (léger creux entre la pointe distale de la facette glénoïdale et le procoracoïde chez *S. bassana*); (7) moitié proximale de la diaphyse (seule visible) beaucoup plus comprimée latéralement, avec crêtes médianes beaucoup plus marquées sur les faces antérieure et postérieure.

Dimensions : longueur maximale du fragment 44,6 mm; longueur de la surface coraco-humérale 13,8 mm; hauteur maximale de la facette glénoïdale 13,5 mm (chez *S. bassana*, moyennes des 8 spécimens observés : 14,9 et 16,4 mm).

Répartition géographique et stratigraphique : pour le moment, *E. arvernensis* n'est connu qu'à Gannat et à Saint-Gérard-le-Puy.

Paléoécologie :

Les fous sont répandus actuellement sur les mers du monde entier, depuis l'Islande jusqu'à la province du Cap. Ces oiseaux sont uniquement marins, vivant relativement près des côtes qu'ils rejoignent uniquement pour nicher en colonies sur les falaises. Ils se nourrissent principalement de poissons mais aussi de céphalopodes et de crustacés qu'ils capturent en plongeant en piqué dans la mer (Géroutet, 1959; Cramp *et alii*, 1977).

Du fait de la pauvreté du matériel, il est impossible de préciser l'écologie d'*E. arvernensis*. Cependant les Sulidae ayant tous la même écologie, il est assez probable qu'il en était de même pour le fossile.

La présence d'un fou à Saint-Gérard-le-Puy (et à Gannat) est donc assez étonnante. Comme je l'ai déjà expliqué pour l'albatros *Plotornis arvernensis*, les oiseaux s'égarèrent parfois lors de grands coups de vent; ainsi, de nos jours, « exceptionnellement, déporté par la tempête ou égaré par le brouillard, un Fou se fourvoie sur le continent, erreur qu'il paie toujours de sa vie; on en a trouvé en Saxe, en Bavière et en Dauphiné » (Géroutet, 1959, p. 72).

Rapport avec les autres Sulidae fossiles :

En dehors d'*Empheresula*, il existe quatre genres fossiles de Sulidae. *Palaeosula* avec *P. stocktoni* du Miocène supérieur de Californie (L. Miller, 1935; Howard, 1958), *Miosula* avec *M. media* du Miocène supérieur de Californie (L. Miller, 1925) et *M. recentior* du Pliocène moyen de Californie (Howard, 1949) et *Sarmatosula* avec *S. dobrogensis* du Miocène supérieur de Roumanie (Grigorescu & Kessler, 1977) sont des genres regroupant des espèces beaucoup plus petites que les actuels *Sula* et qui se distinguent par des proportions différentes de l'aile liées peut-être à une écologie différente.

Microsula regroupe deux espèces, *M. pygmea* du Miocène moyen des Faluns de Saucats (Milne-Edwards, 1874, 1875) et *M. avita* du Miocène moyen du Maryland (Wetmore, 1938). D'abord considéré comme un sous-genre de *Sula* (Wetmore, 1938), *Microsula* a été élevé par la suite au rang de genre (Brodkorb, 1963a). C.J.O. Harrison (1975a) propose pour l'espèce *pygmea* le nouveau genre *Pseudosula* qu'il classe dans une famille spéciale des Pseudosulidae (ces noms étant pré-occupés ont été par la suite éliminés en *Enkurosula* et *Enkurosulidae* par G.N. Kashin en 1977); cependant il ne me semble pas que cette espèce soit très différente des Sulidae actuels et de *M. avita* pour nécessiter cette distinction. Les espèces du genre *Microsula* sont également plus petites que les espèces du genre *Sula*.

Une étude générale de toutes ces petites formes serait nécessaire pour déterminer leurs affinités entre elles et avec les grandes espèces des genres *Sula* et *Empheresula*.

Les fous actuels sont, selon les auteurs, classés dans un seul genre, *Sula*, ou distingués en deux genres, *Sula* et *Morus*. Si l'on accepte cette distinction, le genre *Sula* serait apparu à l'Oligocène avec *S. ronzonei* de l'Oligocène inférieur du Puy-de-Dôme (Gervais, 1849; Milne-Edwards, 1867-71). C.J.O. Harrison (1975a) propose pour cette espèce le genre *Prophalacrocorax* qu'il classe parmi les Phalacrocoracidae mais le pelvis-type est en très mauvais état de conservation et ses affinités me semblent bien incertaines.

Les autres espèces fossiles du genre *Sula* sont *S. universitatis* du Miocène inférieur de Floride (Brodkorb, 1963c), *S. pohli* (Howard, 1958) et *S. willetti* (L. Miller, 1925; Howard, 1962) du Miocène supérieur de Californie, *S. guano* et *S. phosphorata* (Brodkorb, 1955) du Pliocène inférieur de Floride et enfin *S. humeralis* (L. Miller & Bowman, 1958) du Pliocène moyen de Californie.

Le genre (ou le sous-genre) *Morus* serait plus tardif et apparaîtrait au Miocène avec *M. loxostylus* du Miocène moyen du Maryland (Cope, 1871) et du New Jersey (Shufeldt, 1915b; Wetmore, 1926). Les autres espèces fossiles sont *M. vagabundus* du Miocène moyen de Californie (Wetmore, 1930; Compton, 1936; L. Miller, 1961; Howard, 1966b), *M. lompocanus* (L. Miller, 1925; Howard, 1968, 1978) et *M. magnus* (Howard, 1978) du Miocène supérieur de Californie, *M. peninsularis* du Pliocène inférieur de Floride (Brodkorb, 1955) et enfin *M. reyanus* du Pléistocène supérieur de Californie (Howard, 1936).

Les espèces actuelles de *Sula* (et de *Morus*) sont bien représentées dans les gisements quaternaires d'Europe, d'Amérique du Nord et des îles de l'Atlantique et du Pacifique (voir liste in Brodkorb, 1963a, p. 261).

Famille PELECANIDAE VIGORS, 1825

Genre MIOPELECANUS nov. gen.

Derivatio nominis : formé par addition au nom de genre actuel *Pelecanus* du préfixe *Mio-* pour indiquer l'âge miocène de ce genre.

Espèce-type : *Pelecanus gracilis* MILNE-EDWARDS, 1863.

Diagnose : la même que celle de l'espèce-type, le genre étant monospécifique pour le moment.

Miopelecanus gracilis (MILNE-EDWARDS, 1863)

(pl. 4, 5, fig. 1-5)

1863 - *Pelecanus gracilis* MILNE-EDWARDS, Ann. Sc. nat., p. 161; CR Acad. Sc., p. 1222; Rev. soc. sav., p. 5.

V. 1867-71 - *Pelecanus gracilis* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 250, pl. 38, 39 fig. 1-4.

1891a - *Pelecanus gracilis* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 45.

1933 - *Pelecanus gracilis* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 277.

1963a - *Pelecanus gracilis* MILNE-EDWARDS : Brodkorb, p. 265.

Holotype : fragment proximal de tarsométatarse figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 38 fig. 1-5; probablement perdu.

Locus typicus : Labeur, commune de Vaumas (Allier, France).

Stratum typicum : Oligocène inférieur à Miocène inférieur?

Matériel et dimensions (tableau 7) :

— Labeur : holotype; furcula MNHN Av9425, figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 38 fig. 11-14 (clavicule droite cassée depuis sa figuration).

— Saint-Gérand-le-Puy : crâne ML S¹ G 1438; fragment de bec ML S¹ G 3556; coracoïdes FSL 443641-443643, ML S¹ G 214; scapulas FSL 443670-443673, ML S¹ G 1411; humérus

| | extrêmes | moy. | n | var. | | extrêmes | moy. | n | var. |
|---------------------|-------------|-------|----|------|--------------------------|--------------|-------|----|-------|
| <u>Coracoïde</u> | | | | | <u>Fémur</u> | | | | |
| Longueur totale | - | 110,6 | 1 | - | Longueur totale | 99,48-110,9 | 104,7 | 6 | 17,13 |
| Longueur partielle | - | 101,1 | 1 | - | Longueur partielle | 95,86-106,6 | 101,3 | 6 | 13,98 |
| Largeur distale | - | 32,7 | 1 | - | Largeur proximale | 24,36- 27,92 | 25,9 | 8 | 1,24 |
| <u>Humérus</u> | | | | | <u>Diamètre proximal</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 52,8 | 1 | - | Largeur distale | 24,86- 28,54 | 26,2 | 7 | 1,76 |
| Largeur distale | 32,10-34,38 | 33,2 | 2 | 1,30 | Diamètre distal | 17,02- 19,16 | 18,2 | 6 | 0,59 |
| <u>Radius</u> | | | | | <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Largeur proximale | 9,92-11,00 | 10,4 | 17 | 0,10 | Largeur proximale | - | 20,7 | 1 | - |
| Diamètre proximal | 11,76-13,52 | 12,7 | 16 | 0,21 | Diagonale proximale | - | 29,1 | 1 | - |
| Largeur diaphyse | - | 8,2 | 1 | - | Largeur diaphyse | 9,40-10,80 | 10,2 | 3 | 0,33 |
| Largeur distale | 17,40-19,66 | 18,5 | 2 | 1,28 | Diamètre diaphyse | 8,34- 9,52 | 8,9 | 3 | 0,24 |
| <u>Cubitus</u> | | | | | <u>Largeur distale</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 25,4 | 1 | - | Largeur distale | 18,94-20,46 | 19,7 | 5 | 0,34 |
| Diamètre proximal | - | 20,5 | 1 | - | <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| Diagonale proximale | - | 29,3 | 1 | - | Longueur totale | 79,82-89,28 | 85,9 | 8 | 8,19 |
| Largeur diaphyse | - | 9,0 | 1 | - | Largeur proximale | 18,40-20,60 | 19,7 | 10 | 0,57 |
| | | | | | Largeur diaphyse | 9,00-10,94 | 10,0 | 13 | 0,30 |
| | | | | | Largeur distale | 17,62-21,28 | 19,5 | 9 | 1,11 |
| | | | | | Diagonale distale | 16,98-20,42 | 19,1 | 9 | 1,31 |

69

Tableau 7
Miopelecanus gracilis, dimensions des os longs, en mm.

MNHN Av 9426 (figuré *in* A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 39 fig. 1-4), FSL 443668, 443669; radius FSL 443648-443667; cubitus FSL 443645-443647; fémurs MNHN Av 9427 (figuré *in* A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 38, fig. 6-10), FSL 91880, 443636-443640, ML S' G 3560-3563; tibiotarses FSL 443627-443635, ML S' G 3559; tarsométatarses FSL 91761, 91763, 443599-443626, ML S' G 1450, 3557, 3558; phalange MNHN Av9429.

Diagnose émendée : crâne à frontal creusé d'une fine gouttière médiane, foramen magnum haut et creusé dans une profonde fosse surmontée d'un épais bourrelet en forme de fer à cheval, fosse temporale très large à axe très oblique; coracoïde à épiphyse proximale très haute, facette glénoïdale large et peu creusée, facette scapulaire très profonde, impression sterno-coracoïdienne très creusée, facette sternale haute et à lèvre postérieure très développée au-dessus de l'angle interno-distal; humérus à surface bicipitale large formant un arrondi très globuleux distalement, gouttière capitale très large, fosse pneumatique très large et très profonde, attache du *supraspinatus* bien marquée, profonde fosse entre l'attache du *latissimus dorsi posterioris* et la crête deltoïde, dépression brachiale profonde; cubitus à cotyle interne large et profond, olécrâne peu développé, proéminence du ligament articulaire antérieur très peu marquée, diaphyse très comprimée antéro-postérieurement; fémur à trochanter très peu saillant, crête trochantérienne étroite et très saillante, fosse poplitée large et profonde, condyle interne très développé, condyle externe large, fosse intercondylienne étroite et profonde; tibiotarse à fosse pneumatique très développée en dessous de la surface articulaire externe, attache ligamentaire très marquée, diaphyse très droite, condyle interne peu déjeté du côté interne de l'os et très saillant antérieurement; tarsométatarse à crête calcanéenne interne très développée, gouttière de l'extenseur interne bien marquée, trochlée du doigt II plus haute que celle du doigt III, trochlée du doigt III très développée et à sillon médian très profond, trochlée du doigt IV nettement plus haut que celle du doigt II.

Description : j'ai comparé les os de *Miopelecanus gracilis* avec le matériel suivant :
 — squelettes complets de *Pelecanus rufescens* (pélican gris), *P. philippensis crispus* (pélican frisé), *P. occidentalis* (pélican brun d'Amérique),
 — 1 crâne de *P. erythrorhynchos* (pélican à bec rouge ou pélican blanc d'Amérique), 3 crânes de *P. occidentalis*, 3 crânes de *P. sp.*,
 — 1 humérus de *P. onocrotalus* (pélican blanc de l'Ancien Monde).

Tous les os longs observés et le crâne présentent de profondes différences avec ceux des espèces du genre actuel *Pelecanus*. Il me semble donc impossible de classer ce pélican fossile dans le genre *Pelecanus*. J'ai donc créé pour cette espèce le genre *Miopelecanus*.

A. Milne-Edwards (1863, 1867-71) observe que le tarsométatarse du pélican fossile est allongé et grêle. En fait, cette observation n'est valable que par rapport à *P. onocrotalus*. La taille de *M. gracilis* est nettement supérieure à celles de *P. rufescens* et *P. occidentalis*; elle semble intermédiaire entre celles de *P. philippensis* et *P. onocrotalus* qui sont de grandes espèces de pélicans.

Miopelecanus gracilis présente, par rapport aux espèces du genre actuel *Pelecanus*, les différences suivantes :

Crâne (pl. 4, fig. 1) : (1) frontal très allongé et plat comme chez *P. occidentalis* mais creusé d'une gouttière médiane nettement délimitée et très fine (je n'ai observé une telle gouttière que chez *P. philippensis* mais nettement moins bien délimitée et beaucoup plus évasée) et beaucoup plus étroit entre les orbites; (2) pariétal large, peu élevé et un peu moins vertical que chez *P. occidentalis*, *P. erythrorhynchos* et *P. rufescens*, sans être aussi

incliné que chez *P. philippensis*, avec une crête médiane très fine et très saillante qui n'existe pas chez les espèces actuelles; (3) foramen magnum plus haut que large comme chez *P. philippensis* (approximativement carré chez les autres espèces actuelles); (4) condyle occipital très rond et très saillant; (5) foramen magnum et condyle occipital placés dans une fosse profondément creusée dans le pariétal de telle façon que celui-ci forme un bourrelet épais et très saillant rejoignant les opisthotiques en passant au-dessus du foramen (chez les espèces actuelles cette fosse est beaucoup moins profonde et le bourrelet qui la surmonte n'existe pas ou est très peu marqué); (6) deux facettes de l'articulation opisthotique très éloignées l'une de l'autre comme chez *P. philippensis*; (7) fosse temporale large et peu profonde, à bords frontal et opisthotique très parallèles comme chez *P. philippensis* et *P. erythrorhynchos* mais à axe nettement oblique alors que la fosse est très proche de l'horizontalité chez les espèces actuelles; (8) processus postorbitaire très peu développé, très large et à extrémité très arrondie.

Bec (pl. 4, fig. 2) : le fragment représente l'articulation avec le frontal, le nasal et une partie du prémaxillaire. Le bec est plus large et un peu plus haut que toutes les espèces actuelles observées : (1) face supérieure avec une lame médiane large entre les deux narines externes, se rétrécissant très rapidement comme chez *P. occidentalis* et *P. rufescens* mais en restant très saillante, et deux lames latérales verticales au-dessous des narines et s'incurvant très rapidement en larges lames horizontales très fines; (2) narines externes très longues, prolongées vers l'avant par des gouttières fines et profondes creusées à la base de la lame médiane; (3) face inférieure du maxillaire très large et très plate comme chez *P. philippensis* et *P. erythrorhynchos* avec une gouttière centrale très fine et très profonde et deux bourrelets latéraux fins et saillants; (4) en vue postérieure, surface d'articulation du bec avec le crâne aussi haute que large comme chez *P. philippensis* et *P. erythrorhynchos*; (5) articulation maxillo-palatine étroite.

Furcula (pl. 4, fig. 3) : (1) facette coracoïdienne semblant beaucoup moins large; (2) gouttière entre le bord interne de la facette coracoïdienne et la tubérosité scapulaire très profonde et très pneumatisée, ne descendant pas autant le long de la clavicule; (3) épaissement de la clavicule en dessous de la facette coracoïdienne beaucoup moins marquée; (4) clavicule très comprimée antéro-postérieurement en dessus de la symphyse, à l'inverse de *Pelecanus* où elle est comprimée latéralement.

Coracoïde (pl. 4, fig. 5) : (1) épiphyse proximale beaucoup plus haute; (2) tête plus large, à face proximale très bombée; (3) cou formant une fosse moins profondément creusée en dessous de la surface coraco-humérale; (4) facette furculaire très mal délimitée, plus déjetée vers la face antérieure de l'os et à bord interne sans crochet saillant au-dessus du foramen pneumatique; (5) facette glénoïdale plus large et concavité en forme de selle moins marquée; (6) facette scapulaire très importante et très profonde; (7) face antérieure de la diaphyse présentant une crête très saillante depuis la facette furculaire jusqu'à la ligne intermusculaire (chez *Pelecanus* cette saillie n'existe pas et la face antérieure de la diaphyse est régulièrement bombée); (8) impression sterno-coracoïdienne très profonde, longée d'une attache du *coraco-brachialis* formant une crête fine très saillante; (9) facette sternale plus haute, à lèvre antérieure très peu saillante et à lèvre postérieure présentant un développement plus considérable vers l'angle interno-distal.

Scapula (pl. 4, fig. 4) : (1) acromion très développé, fin et pointu comme chez *P. rufescens* mais foramen pneumatique petit comme celui de *P. philippensis*; (2) tubérosité beaucoup plus saillante à la base de l'acromion; (3) articulation coracoïdienne globuleuse et très saillante (peu saillante chez *P. philippensis*, plate chez *P. rufescens* et *P.*

occidentalis); (4) facette glénoïdale bien développée et beaucoup plus large que chez les espèces actuelles; (5) tubérosité, au tiers proximal de la lame scapulaire, peu marquée et très peu saillante; (6) lame scapulaire proportionnellement beaucoup plus large que celle des espèces actuelles.

Humérus (pl. 5, fig. 1) : (1) sillon ligamentaire plus profond et mieux délimité; (2) surface bicipitale large, à bord interne très arrondi, sans crête saillante la séparant nettement du sillon bicipital et formant un arrondi très globuleux mais beaucoup moins saillant à son extrémité distale; (3) sillon bicipital très large et plus profondément creusé; (4) crête deltoïde épaisse et régulièrement arquée depuis la tubérosité externe, sans tubérosité saillante et épaisse sur son angle le plus externe; (5) gouttière capitale très large; (6) tubérosité interne peu marquée; (7) fosse pneumatique très large et très profonde, surmontée d'une crête médiane épaisse et très saillante et à bord externe très épais et saillant qui rejoint la tubérosité distale de la surface bicipitale; (8) attache de l'*infraspinatus* en forme de fossette profonde très allongée sur le bord externe de la fosse pneumatique; (9) attache du *supraspinatus* en facette très saillante prolongeant la crête médiane (cette attache musculaire n'est pratiquement pas marquée chez les espèces actuelles); (10) attache du *latissimus dorsi posteriori* très saillante comme chez *P. occidentalis*; (11) très grande fosse profondément creusée latéralement entre cette attache musculaire et la crête deltoïde (cette fosse n'existe pas chez les espèces actuelles chez lesquelles l'os forme à cet endroit une surface très plate qui rejoint régulièrement la crête deltoïde) de telle façon qu'en vue externe la crête deltoïde forme une lame osseuse très saillante; (12) dépression brachiale beaucoup plus profonde; (13) condyles paraissant plus larges et gouttière intercondylienne probablement beaucoup moins large et moins profonde que chez les espèces actuelles; (14) foramen pneumatique au-dessus du condyle interne semblant très profond et bien délimité comme chez *P. philippensis* et *P. onocrotalus*.

Radius : (1) épiphyse proximale sans différence notable avec celles des espèces actuelles; (2) foramen pneumatique distal profond et très arrondi, à bord médian peu marqué (de forme allongée et à bord médian très saillant chez les espèces actuelles); (3) dépression ulnaire formant une fossette profonde très étroite et très allongée le long du bord interne de la diaphyse; (4) facette scapho-lunaire épaisse.

Cubitus : (1) cotyle interne très large et bien creusé, à bord antérieur beaucoup plus saillant mais à bord interne beaucoup moins saillant; (2) cotyle externe peu développé, très plat, en forme de triangle et à bord externe très peu saillant; (3) olécrâne peu développé; (4) dépression huméro-ulnaire et attache tricipitale peu marquées; (5) proéminence du ligament articulaire antérieur très peu marquée et très peu saillante contrairement aux espèces actuelles; (6) en dessous de cette proéminence, foramen pneumatique beaucoup plus large, beaucoup plus long que chez les espèces actuelles; (7) dépression radiale proximale profonde; (8) diaphyse très comprimée antéro-postérieurement comme chez *P. rufescens*; (9) foramen nutritif très développé.

Fémur (pl. 5, fig. 2) : (1) tête très grosse, creusée d'une attache du ligament rond très importante et très profonde; (2) cou peu large mais plus profondément creusé entre la tête et le trochanter; (3) trochanter encore moins saillant que chez les espèces actuelles; (4) crête trochantérienne étroite mais plus saillante sur la face antérieure de l'os; (5) ligne intermusculaire antérieure très droite, très saillante, médiane et descendant jusqu'au tiers distal de l'os (plus externe et n'atteignant que la moitié de la longueur de l'os chez les espèces actuelles); (6) ligne intermusculaire postérieure longeant le bord interne de la

diaphyse sur sa moitié distale, surmonté proximale par une facette ovale bien marquée (facette large et peu marquée chez *P. philippensis*, pas de facette chez *P. rufescens* et *P. occidentalis*); (7) large fosse musculaire, bordée par la ligne intermusculaire postérieure et la fosse poplitée, atteignant presque le bord externe de la diaphyse (facette sur le bord interne de la diaphyse très étroite et très peu marquée chez *P. philippensis*, plus développée mais uniquement sur la moitié interne de la diaphyse chez *P. rufescens* et *P. occidentalis*); (8) fosse poplitée très large et très profonde, à bord interne très saillant; (9) condyle interne très saillant sur la face antérieure, très large sur la face postérieure et se rétrécissant moins distalement, à bord proximo-interne formant une encoche très marquée qui communique avec la fosse poplitée; (10) condyle externe plus saillant sur la face antérieure, plus large mais légèrement moins saillant sur la face postérieure; (11) condyle fibulaire peu saillant; (12) gouttière fibulaire très large et très profonde; (13) fosse intercondylienne beaucoup plus étroite et légèrement plus profonde; (14) gouttière rotulienne très large et très profonde; (15) fossette du *tibialis anticus* large et plate, bordée postérieurement d'une petite crête plus saillante que celles de *P. rufescens* et *P. occidentalis*, sans atteindre le même développement que chez *P. philippensis*.

Tibiotarse (pl. 5, fig. 3, 4) : (1) surface articulaire interne très plate, à bord interne très peu relevé et sans fossette postéro-interne; (2) surface articulaire externe très bombée; (3) fosse interarticulaire antérieure très large entre la surface articulaire externe et la crête cnémienne externe comme chez *P. philippensis* mais pas aussi profonde; (4) fosse pneumatique très développée à la base postéro-externe de la surface articulaire externe (peu développée chez *P. philippensis*, inexistante chez *P. rufescens* et *P. occidentalis*); (5) fossettes pneumatiques peu marquées et éloignées en dessous de la surface articulaire interne (beaucoup plus marquées et juste en dessous du bord postéro-interne de la surface articulaire externe chez les espèces actuelles); (6) attache du fléchisseur beaucoup plus petite, très saillante et placée beaucoup plus près du bord interne de la diaphyse; (7) attache ligamentaire formant un bourrelet saillant plus marqué que chez *P. philippensis* (pratiquement pas marquée chez *P. rufescens* et *P. occidentalis*); (8) crête cnémienne interne peu développée, creusée distalement d'une fosse pneumatique très développée comme chez *P. philippensis*; (9) crête rotulienne et crête cnémienne externe plus épaisses que celles de *P. philippensis*; (10) diaphyse beaucoup plus droite que chez les espèces actuelles et à face antérieure très bombée et absolument pas inclinée vers le côté externe de l'os; (11) gouttière tendineuse très large, très profonde et se poursuivant très profondément en arrière de la fosse intercondylienne antérieure; (12) gouttière du *peroneus profundus* large et superficielle, ne montant pas aussi haut le long du bord externe de la diaphyse; (13) pont sus-tendineux peu élargi; (14) orifice distal au pont sus-tendineux très large, ovale et légèrement plus perpendiculaire par rapport à l'axe de la diaphyse; (15) condyle interne légèrement moins déjeté du côté interne de l'os, moins large mais beaucoup plus saillant sur la face antérieure de l'os et à bord postérieur très saillant du côté interne de l'os; (16) bord distal du condyle interne très saillant du côté interne et à encoche en forme de crochet très peu marquée; (17) proéminence ligamentaire interne peu marquée; (18) fosse intercondylienne antérieure très profonde avec fossette très creusée dans le condyle interne; (19) condyle externe large et plus saillant sur les faces antérieure et postérieure; (20) proéminence ligamentaire externe très peu marquée; (21) fosse intercondylienne postérieure profonde, à sillon intercondylien moins marqué.

Tarsométatarse (pl. 5, fig. 5) : (1) cotyle externe très plat, à bord externe très peu relevé;

(2) proéminence intercotylienne plus haute que large et à extrémité proximale plus aiguë; (3) crête calcanéenne interne très développée, très haute mais proportionnellement moins épaisse, à tubérosité postérieure très haute, très large et bien saillante du côté interne et à surface proximale creusée comme chez *P. philippensis* mais pas pneumatisée et ne se poursuivant pas en creux jusqu'à la tubérosité postérieure; (4) crête calcanéenne externe courte et entièrement soudée à la crête médiane, elle-même soudée à la face externe de la crête interne, fermant ainsi totalement les gouttières tendineuses en canaux; (5) foramen proximal postéro-interne beaucoup plus resserré, le postéro-externe large et profond et s'ouvrant superficiellement sur la face interne de la crête calcanéenne interne et non pas dans une facette plus ou moins creusée comme chez les espèces actuelles; (6) pas de ligne intermusculaire saillante en dessous du foramen postéro-externe; (7) face antérieure de la diaphyse encore plus plate que celle de *P. philippensis*, à bord externe saillant mais peu aigu; (8) gouttière de l'extenseur interne plus profondément creusée sur la face interne et bien délimitée par des bords saillants; (9) gouttière de l'extenseur externe profonde et étroite comme chez *P. philippensis* mais à bord interne peu saillant et ne remontant pas aussi haut sur la diaphyse; (10) lignes intermusculaires postérieures très saillantes et à parcours très parallèles; (11) facette métatarsienne profondément creusée dans le bord interne de la diaphyse; (12) foramen distal postérieur très rond et placé au-dessus de l'échancrure intertrochléenne (un peu plus au-dessus de la trochlée du doigt III chez les espèces actuelles); (13) trochlée du doigt II un peu plus comprimée latéralement, placée un peu plus haut que celle du doigt III et légèrement plus déjetée postérieurement; (14) trochlée du doigt III très développée, à sillon médian très profond et à bords latéraux divergents de façon que la trochlée s'élargit progressivement en direction distale (bords latéraux parallèles chez les espèces actuelles); (15) trochlée du doigt IV nettement plus haut que celle du doigt II, à bord postérieur très développé et très carré et à angle postéro-proximal nettement marqué et légèrement relevé.

Remarques : A. Milne-Edwards (1863) a d'abord décrit un tarsométatarse provenant du gisement de Labeur et conservé dans la collection Poirrier. Par la suite il décrit (1867-71) une furcula provenant du même gisement et de la même collection, un fémur, une extrémité distale d'humérus et une diaphyse de cubitus provenant tous de Saint-Gérard-le-Puy et conservés dans sa collection et une scapula de la collection Vandehcke.

Le tarsométatarse, seul décrit primitivement, doit donc être considéré comme l'holotype de l'espèce. Je ne l'ai pas retrouvé dans la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris où se trouve pourtant la furcula.

L'ancienne collection Poirrier, dont certaines pièces d'oiseaux se retrouvent dans la collection Milne-Edwards, a été dispersée entre les collections de Munich et de New York. Aucune pièce-type d'oiseaux de Saint-Gérard-le-Puy n'est conservée à l'Institut de Géologie et de Paléontologie de Munich (Fahlbusch, *in litteris*). Les pièces de la collection Poirrier décrites par A. Milne-Edwards sont actuellement conservées dans les collections de l'American Museum of Natural History de New York mais le tarsométatarse de *M. gracilis* en est absent (Andors, *in litteris*). Il faut donc considérer cette pièce comme perdue.

Je n'ai également pas retrouvé la scapula de la collection Vandehcke; cette pièce ne se trouve pas dans la collection Milne-Edwards et la collection Vandehcke est inconnue en Hollande (Freudenthal, *in litteris*) et en Belgique (Sartenaer, communication personnelle).

Le gisement de Labeur est daté de l'Oligocène inférieur mais il est probable qu'il

existe également dans ce gisement des niveaux d'âge aquitainien; il est donc impossible de déterminer exactement à quel niveau ont été trouvés le tarsométatarse et la furcula décrits par A. Milne-Edwards.

La diaphyse de cubitus MNHN Av9428 déterminée comme appartenant au pélican par A. Milne-Edwards ne me semble pas appartenir à un Pelecanidae mais à un Gruidae.

M. gracilis est une espèce rare à Saint-Gérard-le-Puy; le matériel que j'ai observé représente un nombre minimal de 19 individus.

Parmi ce matériel se retrouve une proportion non négligeable d'os juvéniles; entre autres la furcula appartient, ainsi que l'indique A. Milne-Edwards, à un individu juvénile puisqu'elle n'est pas encore soudée au sternum. J'ai observé 19 os d'individus juvéniles sur 91 pièces observées (20,88%).

Répartition géographique et stratigraphique : pour le moment *M. gracilis* n'est connu qu'à Labeur et à Saint-Gérard-le-Puy.

Paléoécologie :

Les restes de *M. gracilis* sont pour la plupart des fragments d'os; seuls trois os longs sont représentés par des spécimens entiers. L'étude des proportions des segments osseux est donc malaisée (fig. 4). Il me semble, par comparaison avec le squelette de *P. philippensis* qui présente une taille similaire, que l'aile de *M. gracilis* est proportionnellement plus courte par rapport à la patte; d'autre part l'humérus me paraît plus robuste. La patte semble avoir un tarsométatarse plus court par rapport au tibiotarse et au fémur (fig. 4). *M. gracilis* devait cependant avoir un mode de vie assez proche de celui des pélicans actuels.

Les pélicans actuels appartiennent tous au genre *Pelecanus*. Ils se subdivisent en trois sous-genres selon leurs habitudes de pêche et de nidification. Les espèces de l'Ancien Monde et d'Australie, *P. onocrotalus*, *P. rufescens*, *P. philippensis* et *P. conspicillatus* forment le sous-genre *Pelecanus*. Les deux espèces américaines représentent chacune un sous-genre, *Cyrtopelicanus* pour *P. erythrorhynchos* et *Leptopelicanus* pour *P. occidentalis*. Cependant leur écologie est très comparable.

Ce sont des oiseaux très aquatiques. Ils vivent en eau de préférence saumâtre sur les lacs, les estuaires et les côtes; ils sont restreints généralement à l'eau peu profonde car ce sont de mauvais plongeurs.

Ils se nourrissent presque exclusivement de poissons qu'ils capturent, en solitaire ou en groupe selon les espèces, soit à la surface en plongeant la tête et en écopant avec leur poche sous-mandibulaire, soit en vol piqué.

Ils forment généralement des colonies de nidification, le nid se trouvant sur le sol ou dans les arbres selon les espèces (Cramp *et alii*, 1977; Brown, Urban & Newman, 1982).

Compte tenu de l'importance des individus juvéniles, il semble que *M. gracilis* nichait à Saint-Gérard-le-Puy. Il devait probablement former une colonie mais il est impossible de savoir s'il était arboricole comme certaines espèces de *Pelecanus* ou s'il se cantonnait au sol.

Les pélicans sont assez cosmopolites. Cependant ils vivent plutôt sous des climats tropicaux car ils ont besoin d'une eau assez chaude. Les deux espèces encore présentes en Europe, bien qu'en très forte régression « à cause des persécutions des pêcheurs » (Géroud, 1959), ne remontent en été pas plus haut que les rivages de la Caspienne. De même en Amérique du Nord, la migration d'été ne dépasse pas le Sud du Golfe du Saint-Laurent.

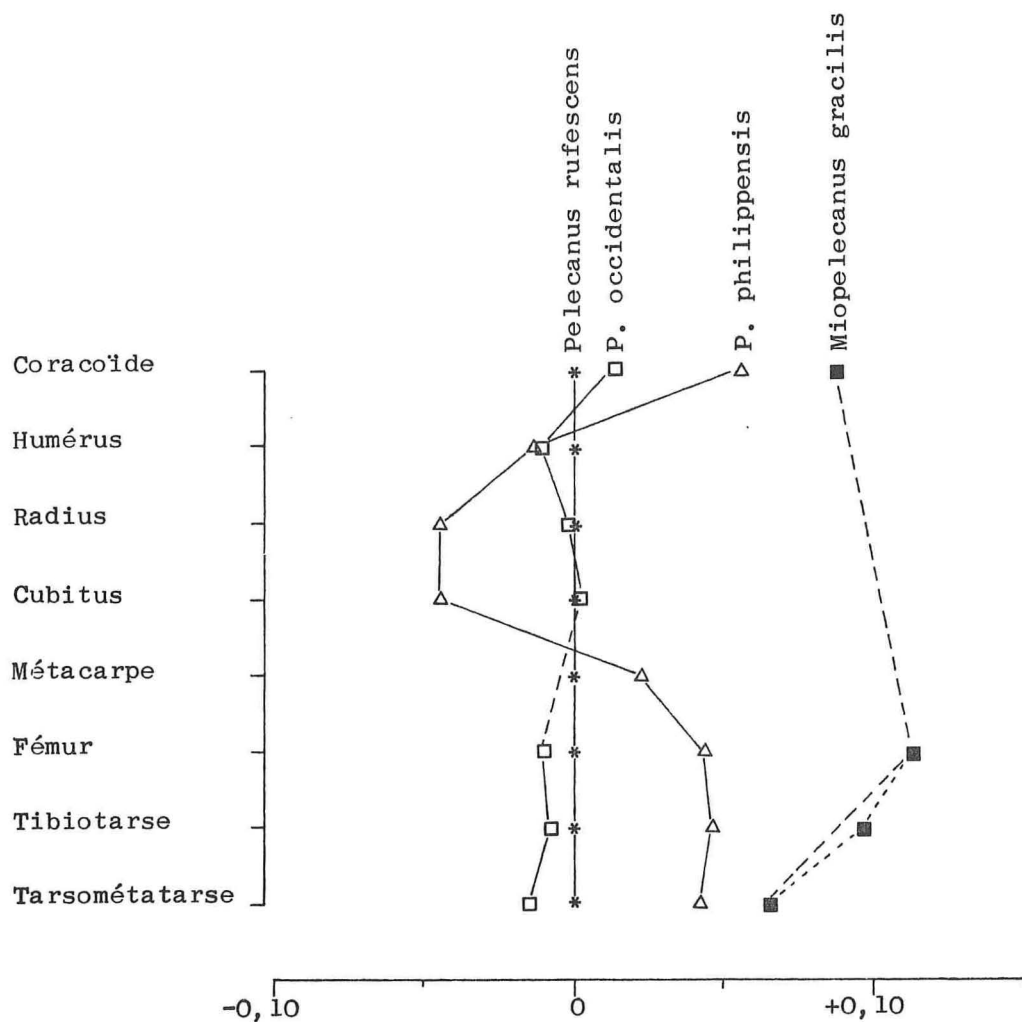


Fig. 4. — Diagramme de Simpson comparant la longueur totale des principaux segments osseux de *Miopelecanus gracilis* et du genre actuel *Pelecanus*. (La longueur du tibiotarse de *M. gracilis* est estimée).

La présence d'un pélican à Saint-Gérard-le-Puy incite donc à penser que le climat de la région devait être assez chaud.

Rapport avec les autres *Pelecanidae* fossiles :

Miopelecanus serait le seul genre fossile pouvant être attribué avec certitude aux *Pelecanidae* et *M. gracilis* serait le plus ancien pélican connu jusqu'à présent.

Les autres rares espèces fossiles de pélicans sont toutes classées dans le genre actuel *Pelecanus*. Parmi ces espèces, *P. intermedius*, décrit sur un crâne du Miocène supérieur d'Allemagne (Fraas, 1870; Lydekker, 1891a), me semble très proche de *M. gracilis* par la forme du frontal, du foramen magnum, des fosses temporales et du prémaxillaire; d'autre part les dimensions des os longs indiquées par K. Lambrecht (1933) sont comparables à celles de *M. gracilis*. Il serait donc possible que cette espèce fasse également

partie du genre *Mioplecanus* et soit même un synonyme de *M. gracilis*, mais une comparaison directe de ces deux espèces serait nécessaire pour pouvoir l'affirmer.

Les autres espèces fossiles appartiennent sans aucun doute au genre *Pelecanus*. Les plus anciennes sont *P. fraasi* du Miocène supérieur d'Allemagne (Lydekker, 1891a) et *P. tirarensis* du Miocène d'Australie (A.H. Miller, 1966). Sont ensuite décrits :

— Pliocène inférieur : *P. cautleyi* (Davies, 1880; Lydekker, 1884, 1891a) et *P. sivalensis* (Davies, 1880; Lydekker, 1891a; Harrison & Walker, 1982) des Siwaliks, *P. odessanus* (Widhalm, 1886; Lambrecht, 1933) d'Ukraine,

— Pliocène supérieur : *P. halieus* (Wetmore, 1933) d'Idaho,

— Pléistocène moyen : *P. aethiopicus* (Harrison & Walker, 1976b) de Tanzanie,

— Pléistocène supérieur : *P. grandiceps* (DeVis, 1905; A.H. Miller, 1966; Rich & Van Tets, 1981), *P. proavus* (DeVis, 1892, 1905; A.H. Miller, 1966; Rich & Van Tets, 1981) et *P. cadimurka* (Rich & Van Tets, 1981) d'Australie.

Les espèces actuelles sont largement représentées dans les gisements quaternaires d'Europe et d'Amérique du Nord (Brodkorb, 1963a, p. 267-268) et d'Australie (Rich, 1982).

Ordre CICONIIFORMES GARROD, 1874

Sous-ordre ARDEAE WAGLER, 1831

En 1867-71, A. Milne-Edwards mentionne dans sa « liste des oiseaux fossiles des terrains miocènes de l'Allier » (vol. 2, p. 571-573) la présence à Saint-Gérard-le-Puy d'un héron qu'il appelle *Ardea formosa* et ajoute, dans une note infrapaginale, que « cette espèce ayant été découverte depuis la publication du chapitre relatif aux oiseaux fossiles de cette famille, sera décrite et figurée dans un travail supplémentaire » (vol. 2, p. 572). Cette note n'ayant jamais été faite, cette espèce doit être considérée comme *nomen oblitum*. En effet, cette espèce ne peut être considérée comme *nomen nudum*, ainsi que la désigne K. Lambrecht (1933), puisqu'elle satisfait aux articles 12 et 16 du Code International de Nomenclature Zoologique. J'estime par contre, puisque cette appellation n'a jamais été utilisée, qu'il faut considérer *A. formosa* comme *nomen oblitum* conformément à l'article 23b du même code.

Récemment C.J.O. Harrison (1979) a décrit un tarsométatarse de Saint-Gérard-le-Puy pour lequel il a créé le nouveau genre *Proardeola* et dont il a appelé l'espèce *P. walkeri*.

J'ai retrouvé dans la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris le matériel de *Ardea formosa*; il s'agit d'un coracoïde en bon état de conservation. Cette pièce, ainsi qu'un autre coracoïde de la même collection, doit être classée dans l'espèce *Proardeola walkeri*.

Famille ARDEIDAE VIGORS, 1825

Sous-famille ARDEINAE GRAY, 1840

Genre *PROARDEOLA* HARRISON, 1979

1979 - *Proardeola* HARRISON, p. 14.

Espèce-type : *Proardeola walkeri* HARRISON, 1979.

Distribution : Miocène inférieur.

Diagnose : la même que celle de l'espèce-type, le genre étant monospécifique pour le moment.

Proardeola walkeri HARRISON, 1979

(pl. 5, fig. 6, 7)

- V. 1867-71 - *Ardea formosa* MILNE-EDWARDS, vol. 2, p. 572.
 1891a - *Ardea formosa* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. vii.
 1933 - *Ardea formosa* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 312.
 V. 1979 - *Proardeola walkeri* HARRISON, p. 14, fig. 2.

Holotype : tarsométatarse gauche complet A777 BMNH figuré in C.J.O. Harrison, 1979, fig. 2 (moulage FSL 443688).

Locus typicus : Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum : Miocène, Aquitanien, zone MN 2a.

Matériel et dimensions (tableau 8) : holotype ; coracoïde MNHN Av2872 (= *Ardea formosa* de A. Milne-Edwards) SG 7293.

| | |
|-----------------------|-------|
| <u>Coracoïde</u> | |
| Longueur partielle | 31,88 |
| <u>Tarsométatarse</u> | |
| Longueur totale | 52,94 |
| Largeur proximale | 7,36 |
| Largeur diaphyse | 3,30 |
| Largeur distale | 6,74 |
| Diagonale distale | 4,62 |

Tableau 8
Proardeola walkeri, dimensions du coracoïde
 et du tarsométatarse, en mm.

Diagnose : « Tarsometatarsus similar in overall size to that of *Ardeola ralloides*. Distal trochleae narrow. Anterior opening of distal foramen proximal to inner edge of trochlea for digit two, in a small hollow extending from intertrochlear notch. External side of shaft proximally stout and flattened. Proximal anterior fossa fairly deep and broad, with well-spaced foramina » (Harrison, 1979, p. 14).

Description : j'ai comparé le matériel de *P. walkeri* avec les diverses espèces actuelles suivantes :

- Sous-famille Ardeinae : *Ardea cinerea* (héron cendré), *A. purpurea* (héron pourpré), *Egretta garzetta* (aigrette garzette), *E. ibis* (héron garde-bœufs), *Ardeola ralloides* (héron crabier),
- sous-famille Nycticoracinae : *Nycticorax nycticorax* (héron bihoreau),
- Sous-famille Botaurinae : *Ixobrychus minutus* (blongios nain), *Botaurus stellaris* (butor étoilé).

Par la forme arrondie de la proéminence intercotylienne et la présence d'un foramen distal traversant la diaphyse (caractères utilisés par R.B. Payne & C.J. Risley (1976) dans leur phylogénie des hérons) mais aussi par la forme et la disposition des trochlées digitales, le tarsométatarse de *P. walkeri* (pl. 5, fig. 7) est sans aucun doute celui d'un Ardeinae ; parmi les genres de cette sous-famille, il ressemble beaucoup au tarsométatarse de *Ardeola ralloides* dont il diffère par les caractères suivants (d'après C.J.O. Harrison, 1979) :

(1) épiphyse proximale un peu plus large et plus épaisse ; (2) bord antérieur du cotyle

externe s'inclinant plus dans une direction antéro-interne; (3) gouttière métatarsienne antérieure large et profonde; (4) face externe de la diaphyse plus profonde et plus plate avec des bords mieux marqués; (5) foramen distal antérieur un peu plus haut et juste au-dessus de l'échancrure intertrochléenne externe (C.J.O. Harrison parle dans sa diagnose de la trochlée du doigt II probablement par erreur; il s'agit en fait de la trochlée du doigt IV); (6) foramen distal postérieur formant un creux s'étendant à l'arrière de l'échancrure intertrochléenne externe; (7) trochlées digitales plus resserrées, surtout sur les bords des trochlées digitales II et IV.

Le coracoïde appelé *Ardea formosa* par A. Milne-Edwards est en assez bon état de conservation : la facette furculaire est un peu érodée, le bord externe de l'impression sterno-coracoïdienne et le processus sterno-coracoïdien manquent (pl. 5, fig. 6). Cet os, comme le tarsométatarse décrit ci-dessus, ressemble beaucoup à celui de *Ardeola ralloides* dont il se distingue par les caractères suivants :

(1) surface coraco-humérale un peu moins large; (2) facette furculaire plus haute et un peu plus plate; (3) facette glénoïdale moins large; (4) facette scapulaire plus petite; (5) procoracoïde plus large et un peu plus développé; (6) impression sterno-coracoïdienne beaucoup moins profonde, ne remontant pas aussi haut sur la diaphyse; (7) bord interne de cette impression sans crête saillante juste au-dessus de la facette sternale (cette crête existe chez tous les Ardeidae actuels que j'ai observés); (8) facette sternale un peu moins profonde, à lèvre postérieure peu saillante.

Remarque : le coracoïde et le tarsométatarse ressemblent tous les deux aux mêmes os de *Ardeola ralloides*. Leurs tailles respectives sont légèrement inférieures à celles de l'espèce actuelle et le rapport de la longueur du tarsométatarse sur celle du coracoïde est du même ordre de grandeur (tableau 9). *A. formosa* nom. oblit. doit donc être considéré comme un synonyme de *P. walkeri*.

Répartition stratigraphique et géographique : pour le moment, *P. walkeri* n'est connu qu'à Saint-Gérard-le-Puy.

Paléoécologie :

P. walkeri est très peu connu; cependant sa grande ressemblance avec le héron crabier *Ardeola ralloides* suppose que son écologie devait être très similaire.

Les hérons crabiers du genre *Ardeola* vivent aux bords des marais, des lacs et des mangroves, en eau douce ou salée. Leur régime alimentaire comprend des petits poissons, des batraciens et des insectes aquatiques; malgré leur nom vernaculaire ils ne se nourrissent qu'occasionnellement de crustacés. Ils capturent leurs proies par des coups de harpon du bec, en chasse active ou à l'affût, toujours en eau peu profonde.

Ils nichent dans les arbres peu élevés, en général en colonies qui peuvent être mixtes avec d'autres hérons, des cormorans ou des ibis (Géroutet, 1967; Blondel & Isenmann, 1981; Brown, Urban & Newman, 1982).

Chacune des sept espèces du genre *Ardeola* a une répartition géographique large, la plus dispersée étant *A. striata* que l'on trouve en Amérique du Nord et du Sud, en Afrique, en Asie, en Australie et même en Polynésie. Ces animaux vivent plutôt sous des climats de types tropical et subtropical; en Europe la migration d'été d'*A. ralloides* ne dépasse pas les rivages de la Mer Noire et de la Caspienne; aux Etats-Unis *A. striata* ne remonte pas plus haut en été que la région des grands lacs.

La présence de *P. walkeri* n'est donc pas étonnante à Saint-Gérard-le-Puy. Les indications paléoécologiques apportées par les autres espèces d'oiseaux montrent que le

| | coracoïde | | | | tarsométatarse | | | | $\frac{\text{tmt}}{\text{cor}}$ |
|------------------------------|-------------|------|----|------|----------------|-------|----|-------|---------------------------------|
| | extrêmes | moy. | n | var. | extrêmes | moy. | n | var. | |
| <u>Ardea cinerea</u> | 58,42-64,60 | 62,4 | 11 | 2,16 | 126,86-163,00 | 147,1 | 10 | 10,73 | 2,36 |
| <u>Ardea purpurea</u> | 51,76-56,82 | 54,0 | 4 | 2,46 | 108,22-138,66 | 119,9 | 4 | 13,50 | 2,22 |
| <u>Egretta ibis</u> | 36,86-39,68 | 38,8 | 4 | 1,33 | 73,82- 81,86 | 76,6 | 4 | 3,77 | 1,97 |
| <u>Egretta garzetta</u> | 37,72-41,86 | 40,5 | 6 | 1,59 | 90,86-109,52 | 101,7 | 6 | 6,51 | 2,51 |
| <u>Ardeola ralloïdes</u> | 31,62-35,44 | 33,6 | 5 | 1,37 | 52,64- 58,26 | 55,7 | 5 | 2,19 | 1,66 |
| <u>Nycticorax nycticorax</u> | 47,88-49,96 | 48,9 | 2 | 1,47 | 75,34- 76,74 | 76,0 | 2 | 0,99 | 1,55 |
| <u>Ixobrychus minutus</u> | 28,98-33,10 | 30,6 | 4 | 1,77 | 43,70- 54,86 | 46,8 | 4 | 5,40 | 1,53 |
| <u>Botaurus stellaris</u> | 59,58-61,84 | 60,7 | 2 | 1,60 | 100,70-101,60 | 101,1 | 2 | 0,64 | 1,67 |
| <u>Proardeola walkeri</u> | - | 31,9 | 1 | - | - | 52,9 | 1 | - | 1,66 |

Tableau 9
 Rapport Longueur du tarsométatarse/Longueur du coracoïde chez *Proardeola walkeri*
 et chez les genres actuels *Ardea*, *Egretta* et *Ardeola* (Ardeinae), *Nycticorax* (Nycticoracinae),
Ixobrychus et *Botaurus* (Botaurinae).

paysage devait être favorable à la présence de hérons. La rareté de *P. walkeri* est plus étonnante, compte tenu du mode de vie plutôt colonial des espèces actuelles.

Rapport avec les autres Ardeinae fossiles :

Le plus ancien genre pouvant être attribué avec certitude aux Ardeidae serait *Proardea* avec *P. amissa* de l'Eocène ou de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy. Ce genre serait assez proche du genre actuel *Egretta* et appartiendrait donc à la sous-famille des Ardeinae (C. Mourer-Chauviré, communication personnelle).

Ardeagrands arborea du Miocène supérieur de Moldavie (Kurochkin & Ganya, 1972) est plus proche du genre actuel *Ardea*; il se classe également parmi les Ardeinae.

Le genre actuel *Ardea* est connu dès le Miocène moyen avec *A. perplexa* de Sansan (Milne-Edwards, 1867-71). On a également décrits *A. aurelianensis* du Miocène supérieur des Faluns de Touraine (Milne-Edwards, 1867-71), *A. polkensis* du Pliocène inférieur de Floride (Brodkorb, 1955) et *A. howardae* du Pliocène supérieur d'Ethiopie (Brodkorb, 1980).

Le genre actuel *Ardeola* est connu au Pléistocène supérieur avec *A.* (= *Butorides*) *validipes* de Floride (Campbell, 1976). *A.* (= *Butorides*) *mauritanus* est décrit dans le Quaternaire de l'île Maurice.

Les espèces actuelles d'Ardeinae sont bien connues dans les gisements quaternaires d'Europe et d'Amérique du Nord et du Sud (Brodkorb, 1953a, p. 284-286).

Sous-ordre CICONIAE BONAPARTE, 1854

R. Lydekker (1891a) a créé le genre *Propelargus* pour un Ciconiidae des Phosphorites du Quercy qu'il appelle *P. cayluxensis*; il range également dans ce genre une extrémité proximale de tarsométatarse et une extrémité distale de tibiotarse de Saint-Gérard-le-Puy sous l'appellation *Propelargus* (?) sp. Par la suite (1891c) il décrit un coracoïde et un métacarpe et désigne le coracoïde comme le type de l'espèce nouvelle *P.* (?) *edwardsi*.

La révision du matériel des Phosphorites du Quercy et l'étude de pièces inédites permettent d'affirmer que *P. cayluxensis* n'appartient pas aux Ciconiidae mais aux Cariamidæ (Gruiformes) (Mourer-Chauviré, 1983).

P. edwardsi est par contre typiquement un Ciconiidae et l'étude de matériel inédit dans les collections de Lyon ne laisse aucun doute sur son classement systématique. L'espèce-type du genre *Propelargus* étant *P. cayluxensis*, il est donc nécessaire de créer un nouveau genre pour désigner le ciconidé de Saint-Gérard-le-Puy. J'ai donc proposé le nom de *Grallavis*; l'espèce devient *Grallavis edwardsi* (Cheneval, 1984).

A. Milne-Edwards (1867-71) décrit une espèce de Threskiornithidae, *Ibis pagana*, à Saint-Gérard-le-Puy. Il note qu'*I. pagana* ressemble à « l'ibis rose d'Amérique, dont Wagler a formé le genre *Eudocimus* » (1867-71, vol. 1, p. 451). Le genre *Ibis* ayant été réservé par la suite à certaines cigognes, P. Brodkorb (1963a) classe cette espèce dans le genre *Eudocimus*. En étudiant le tarsométatarse de cette espèce, S.L. Olson (1981) montre qu'il appartient en fait au genre actuel *Plegadis*, ostéologiquement très proche d'*Eudocimus*; l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy doit donc s'appeler *P. paganus*. L'étude des autres os de l'espèce confirme la détermination de S.L. Olson.

R. Lydekker (1891a) décrit à Saint-Gérard-le-Puy un humérus sous le nom de *Milnea gracilis*, nouveau genre et nouvelle espèce classés dans la famille des Burhinidae (Charadriiformes). J. Cracraft (1972), S.L. Olson (1981) et K.J. Bickart (1981) classent cette espèce parmi le genre *Plegadis* mais, en absence d'une révision de *P. paganus*, ne déci-

dent pas s'il faut la considérer comme un synonyme de *P. paganus* ou s'il faut retenir l'appellation *P. gracilis*. La taille de cet humérus est en fait comparable à celle du même os de *P. paganus*; *P. gracilis* doit donc être considéré comme un synonyme de *P. paganus*.

Famille CICONIIDAE (GRAY, 1840)

Genre *GRALLAVIS* CHENEVAL, 1984

Grallavis edwardsi (LYDEKKER, 1891)

Cette espèce a été décrite précédemment (Cheneval, 1984).

Famille THRESKIORNITHIDAE RICHMOND, 1917

Sous-famille THRESKIORNITHINAE WETMORE & MILLER, 1926

Genre *PLEGADIS* KAUP, 1829

Plegadis paganus (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

(pl. 6)

- pars* 1867-71 - *Ibis pagana* MILNE-EDWARDS, vol. 1, p. 450, pl. 69, 70 fig. 2-8 et 12-20, 71 fig. 1-12.
 1870 - *Ibis pagana* MILNE-EDWARDS : Fraas, p. 49.
 1891a - *Ibis pagana* MILNE-EDWARDS : Lydekker, p. 72. 2.
 1891a - *Milnea gracilis* LYDEKKER : p. 169, fig. 38.
 1927 - *Milnea gracilis* LYDEKKER : Wetmore, p. 13.
 1933 - *Ibis pagana* MILNE-EDWARDS : Lambrecht, p. 331.
 1933 - *Milnea gracilis* LYDEKKER : Lambrecht, p. 530.
 1963a - *Eudocimus paganus* (MILNE-EDWARDS) : Brodkorb, p. 278.
 1967 - *Milnea gracilis* LYDEKKER : Brodkorb, p. 203.
 1972 - *Eudocimus paganus* (MILNE-EDWARDS) : Cracraft, p. 43.
 1972 - *Eudocimus gracilis* (LYDEKKER) ou *Eudocimus paganus* (MILNE-EDWARDS) : Cracraft, p. 43.
 1981 - *Plegadis paganus* (MILNE-EDWARDS) : Olson, p. 165, fig. 1.
 1981 - *Plegadis gracilis* (LYDEKKER) ou *Plegadis paganus* (MILNE-EDWARDS) : Olson, p. 166.
 1981 - *Plegadis gracilis* (LYDEKKER) ou *Plegadis paganus* (MILNE-EDWARDS) : Bickart, p. 275.

Lectotype : tarsométatarse droit complet Av8693 MNHN figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 70 fig. 1-5.

Paralectotypes : crâne Av8695 MNHN (*ibid.*, pl. 71, fig. 10-12); fragment de sternum Av8694 MNHN (*ibid.*, pl. 70, fig. 15-17); coracoïde droit complet Av2920 MNHN (*ibid.*, pl. 70, fig. 18-20); humérus gauche complet Av8640 MNHN (*ibid.*, pl. 71, fig. 1-3); radius presque complet Av8641 MNHN (*ibid.*, pl. 71, fig. 1); cubitus gauche complet Av8642 MNHN (*ibid.*, pl. 71, fig. 1, 4, 5); métacarpe droit complet Av8643 MNHN (*ibid.*, pl. 71, fig. 1, 6, 7); fragment de pelvis Av8644 MNHN (*ibid.*, pl. 70, fig. 15-17); tibiotarse droit complet Av8692 MNHN (*ibid.*, pl. 70, fig. 1, 6-8).

Locus typicus : Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum : Miocène, Aquitainien, zone MN 2a.

Matériel et dimensions (tableau 10) : lectotype; paralectotypes; dentaires MNHN Av4849, 4850; coracoïdes MNHN Av2919, 2921, 8561-8582, FSL 91943, 331270-331275, 442888-442905; humérus MNHN Av8583-8586, 8588-8604, FSL 91869-91871, 332306-332314, 332401-332428, 332625-332633, 442967-442973, BMNH 47457 (= *Milnea gracilis* de R. Lydekker); radius MNHN Av8617, 8619, 8620, FSL 332170-332174, 442957-442966, ML S'G

| | extrêmes | moy. | n | var. | | extrêmes | moy. | n | var. |
|---------------------|-------------|------|----|-------|-----------------------|-------------|------|----|-------|
| <u>Coracoïde</u> | | | | | <u>Métacarpe</u> | | | | |
| Longueur totale | 32,90-39,00 | 36,1 | 11 | 3,11 | Longueur totale | 33,76-44,10 | 40,2 | 15 | 11,66 |
| Longueur partielle | 28,98-36,36 | 32,7 | 21 | 3,25 | Largeur proximale | 8,24- 9,98 | 9,3 | 14 | 0,23 |
| Largeur distale | 11,20-13,68 | 12,7 | 16 | 0,42 | Largeur diaphyses | 4,64- 6,06 | 5,6 | 11 | 0,16 |
| Diagonale distale | 15,12-16,88 | 15,7 | 4 | 0,46 | Diagonale distale | 4,22- 6,80 | 5,6 | 18 | 0,47 |
| <u>Humerus</u> | | | | | <u>Fémur</u> | | | | |
| Longueur totale | 73,02-83,98 | 77,8 | 18 | 10,35 | Longueur totale | 44,58-51,24 | 47,1 | 14 | 4,07 |
| Largeur proximale | 17,80-20,82 | 19,4 | 10 | 1,02 | Longueur partielle | 42,34-48,72 | 45,3 | 17 | 3,50 |
| Largeur diaphyse | 4,26- 6,20 | 5,6 | 35 | 0,15 | Largeur proximale | 8,00- 9,88 | 8,9 | 20 | 0,23 |
| Diamètre diaphyse | 3,98- 5,44 | 4,7 | 31 | 0,14 | Diamètre proximal | 4,92- 6,80 | 5,9 | 16 | 0,20 |
| Largeur distale | 11,32-13,30 | 12,5 | 40 | 0,25 | Largeur distale | 8,22-10,30 | 8,9 | 23 | 0,21 |
| <u>Radius</u> | | | | | <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Longueur totale | 76,56-86,88 | 84,5 | 9 | 10,46 | Longueur totale | 85,68-97,62 | 91,0 | 8 | 16,29 |
| Largeur proximale | 3,30- 3,84 | 3,6 | 18 | 0,03 | Largeur proximale | 6,52- 8,04 | 7,2 | 13 | 0,24 |
| Diamètre proximal | 4,00- 4,80 | 4,3 | 16 | 0,05 | Diagonale proximale | 9,58-12,00 | 10,4 | 11 | 0,54 |
| Largeur diaphyse | 2,22- 2,96 | 2,5 | 13 | 0,03 | Largeur diaphyse | 3,04- 4,06 | 3,7 | 20 | 0,11 |
| Largeur distale | 5,42- 6,82 | 5,8 | 11 | 0,17 | Diamètre diaphyse | 2,98- 3,56 | 3,3 | 19 | 0,06 |
| <u>Cubitus</u> | | | | | <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| Longueur totale | 79,00-92,56 | 87,2 | 24 | 12,86 | Longueur totale | 56,18-69,32 | 62,7 | 14 | 17,63 |
| Largeur proximale | 7,04- 8,76 | 8,0 | 39 | 0,17 | Largeur proximale | 7,74- 9,10 | 8,3 | 19 | 0,15 |
| Diamètre proximal | 5,70- 6,80 | 6,3 | 37 | 0,10 | Largeur diaphyse | 3,26- 3,84 | 3,5 | 19 | 0,03 |
| Diagonale proximale | 9,34-11,00 | 10,1 | 31 | 0,20 | Largeur distale | 7,68- 9,18 | 8,3 | 22 | 0,14 |
| Largeur diaphyse | 3,14- 5,10 | 3,8 | 46 | 0,13 | Diagonale distale | 6,48- 7,78 | 7,1 | 21 | 0,12 |
| Diagonale distale | 5,00- 7,44 | 5,7 | 49 | 0,19 | | | | | |

Tableau 10
Plegadis paganus, dimensions des os longs, en mm.

318-320; cubitus MNHN Av8605-8616, FSL 91834, 335326, 442379-442381, 442913-442956, 442986, ML S'G 316, 971, 975, 1029-1031, 1574; métacarpes MNHN Av8621-8623, 8625, 8627, 8629-8632, 8634-8639, FSL 442908-442912; fémurs MNHN Av8644-8666, FSL 331240-331243, 440060, 442868-442887, ML S'G 276; tibiotarses MNHN Av8667-8690, FSL 440059, 442852-442867, 442985; tarsométatarses MNHN Av2922-2926, 2926a, 8697-8727, FSL 91616, 331100, 331101, 440579, 442809-442850, 442974-442984, ML S'G 61, 1034.

Diagnose émendée : espèce plus petite que l'espèce actuelle *Plegadis falcinellus*; crâne à frontal très étroit entre les orbites; coracoïde à diaphyse assez grêle et procoracoïde bien développé; humérus à tubérosités interne et externe peu développées, fosse pneumatique superficielle et foramen très large, proéminence ectépicondylienne peu saillante; cubitus à gouttière entre l'olécrâne et le bord postérieur du cotyle externe superficielle, papilles d'insertion des rémiges peu marquées; fémur à diaphyse peu courbée, condyle externe plus saillant antérieurement que l'interne; tibiotarse à fosse très profonde entre l'aire articulaire interne et la crête cnémienne interne; tarsométatarses à crête calcaneenne interne plus saillante que l'externe, gouttière métatarsienne antérieure pas marquée sur la moitié distale de la diaphyse, aile de la trochlée du doigt II très effilée.

Description : j'ai disposé du matériel de comparaison suivant :

— squelettes complets de *Eudocimus ruber* (ibis rouge d'Amérique), *Plegadis falcinellus* LAC 1917-25 (ibis falcinelle), *Threskiornis aethiopicus* LAC 1886-676 (ibis sacré), *Geroniticus eremita* (ibis chauve ou chevelu) et *Pseudibis papillosa* (ibis royal),
— crânes de *Eudocimus albus* (ibis blanc), *Theristicus* sp. et *Bostrychia hagedash* (ibis hagedash).

Incontestablement l'espèce fossile ressemble beaucoup à *E. ruber* et *P. falcinellus* et se distingue immédiatement des autres espèces d'ibis par d'importantes différences ostéologiques.

Les deux espèces actuelles *E. ruber* et *P. falcinellus* sont elles-mêmes très proches ostéologiquement; il n'est donc pas étonnant que l'espèce de Saint-Gérand-le-Puy ait été classée dans le genre *Eudocimus* ou dans le genre *Plegadis* selon les auteurs.

S.L. Olson (1981) montre que le tarsométatarses de l'espèce fossile possède des caractères communs avec *P. falcinellus*; il en conclut donc que l'espèce doit également être classée dans le genre *Plegadis*. Les autres os longs comparés à ceux de *E. ruber* et *P. falcinellus* (tableau 11) présentent également des caractères communs avec *P. falcinellus* ce qui confirme la détermination de S.L. Olson.

P. paganus se distingue de l'espèce actuelle *P. falcinellus* par les quelques caractères suivants :

Crâne (pl. 6, fig. 1) : (1) frontal beaucoup plus étroit entre les deux orbites et sans gouttière médiane; (2) supraoccipital beaucoup moins saillant postérieurement; (3) foramen magnum plus haut que large (presque circulaire chez *falcinellus*) et bordé de gouttières latérales plus creusées; (4) fosse temporale un peu moins large et moins profonde; (5) processus postorbitaire plus large mais moins développé.

Dentaire : (1) extrémité du bec beaucoup plus aplatie; (2) gouttière médiane de la face externe beaucoup plus étroite et bien moins profonde; (3) gouttière médiane de la face interne moins élargie à l'extrémité du bec et se rétrécissant beaucoup plus rapidement.

Sternum : (1) carène un peu plus épaisse; (2) épine manubriale ventrale moins saillante; (3) lèvres dorsale et ventrale du sulcus coracoïdien un peu plus saillantes; (4) sulcus

coracoïdien plus creusé; (5) épine manubriale dorsale formant une tubérosité moins large mais plus saillante; (6) impression sterno-coracoïdienne un peu plus profonde; (7) foramens pneumatiques formant un réseau de trabécules osseuses beaucoup plus étendu.

Coracoïde (pl. 6, fig. 2) : (1) facette glénoïdale plus plate et moins large; (2) procoracoïde à extrémité plus pointue et plus relevé proximale; (3) diaphyse un peu plus grêle; (4) impression sterno-coracoïdienne moins profonde; (5) facette sternale plus oblique antéro-postérieurement et à lèvre postérieure moins saillante; (6) processus sterno-coracoïdien peu développé.

Humérus (pl. 6, fig. 3) : (1) sillon ligamentaire moins allongé; (2) sillon bicipital un peu plus plat; (3) crête deltoïde un peu moins saillante; (4) tubérosités interne et externe moins développées; (5) gouttière capitale moins large; (6) fosse pneumatique moins profonde et foramen pneumatique beaucoup plus large; (7) attache du *latissimus dorsi posterioris* très allongée et un peu plus marquée; (8) dépression brachiale moins développée et impression du *brachialis anticus* plus profonde; (9) sillon intercondylien plus étroit et plus profond; (10) proéminence ectépicondylienne moins saillante; (11) fosse olécrânienne légèrement plus profonde; (12) gouttière tricipitale externe plus creusée.

Radius : (1) cotyle huméral un peu plus profond; (2) tubercule bicipital plus important et plus creusé; (3) diaphyse un peu plus courbée; (4) proéminence ligamentaire plus large, un peu moins haute et moins saillante postérieurement.

Cubitus : (1) cotyle interne moins profond; (2) gouttière postérieure entre l'olécrâne et le bord postérieur du cotyle externe plus superficielle; (3) proéminence du ligament articulaire antérieur moins développée; (4) impression du *brachialis anticus* un peu plus profonde; (5) dépression radiale proximale moins creusée; (6) papilles d'insertion des rémiges moins saillantes; (7) condyle externe plus arrondi; (8) condyle interne moins saillant; (9) tubérosité carpienne moins importante mais placée un peu plus distalement.

Métacarpe (pl. 6, fig. 4) : (1) trochlée carpienne plus comprimée antéro-postérieurement; (2) processus du métacarpien alulaire plus fin; (3) processus pisiforme un peu moins développé mais plus pointu; (4) symphyse métacarpienne proximale plus proche de l'épiphyse; (5) facette du doigt III beaucoup moins saillante distalement; (6) gouttière entre les facettes digitales moins large et moins creusée.

Pelvis : (1) acetabulum plus petit; (2) fenêtre ilio-ischiatique plus allongée; (3) antitrochanter plus étroit et moins développé; (4) gouttière entre l'antitrochanter et la crête iliaque postérieure plus large et un peu moins profonde; (5) foramen obturateur plus ovale; (6) ilion un peu moins creusé en dessous de la crête iliaque postérieure.

Fémur : (1) tête un peu plus ronde et cou légèrement plus étranglé; (2) trochanter légèrement moins saillant; (3) diaphyse un peu plus droite en vue latérale; (4) gouttière rotulienne un peu plus profonde et plus étroite; (5) condyle externe un peu plus saillant antérieurement que l'interne (aussi développés l'un que l'autre chez *falcinellus*); (6) aire poplitée légèrement plus profonde; (7) fosse intercondylienne plus large et plus superficielle.

Tibiotarse (pl. 6, fig. 5) : (1) aire articulaire interne un peu plus creusée; (2) fosse beaucoup plus profonde entre l'aire articulaire interne et la crête cnémienne interne; (3) fosse entre l'aire articulaire externe et la crête cnémienne externe bien marquée (n'existe pratiquement pas chez *falcinellus*); (4) crête cnémienne interne très peu développée; (5)

crête rotulienne entre les deux crêtes cnémiennes (cette crête n'existe pratiquement pas chez *falcinellus*); (6) pont sus-tendineux beaucoup moins large et à orifice distal très petit; (7) bord interne de la diaphyse moins saillant à côté de l'orifice proximal au pont sus-tendineux; (8) fosse intercondylienne antérieure plus étroite.

Tarsométatarse (pl. 6, fig. 6) : (1) cotyles un peu moins profonds et proéminence intercotylienne un peu moins saillante; (2) crête calcanéenne interne plus saillante postérieurement que l'externe (aussi saillante chez *falcinellus*); (3) gouttière métatarsienne antérieure descendant moins distalement sur la diaphyse; (4) petit foramen le plus distal (tableau 11) moins important; (5) aile de la trochlée du doigt II plus effilée postérieurement; (6) gouttière intertrochléenne interne un peu plus large.

Remarques : A. Milne-Edwards n'a pas désigné d'holotype parmi le matériel figuré et aucun auteur n'a désigné formellement le lectotype par la suite; je désigne donc le tarsométatarse Av8693 MNHN comme lectotype puisque c'est sur le tarsométatarse que S.L. Olson (1981) s'est basé pour attribuer cette espèce au genre *Plegadis*.

Les autres os figurés deviennent par conséquent des paralectotypes; parmi eux je n'ai pas retrouvé dans la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris la furcula (pl. 71, fig. 8, 9).

Le fémur Av8691 MNHN (pl. 70, fig. 1, 9-11) n'appartient pas à l'espèce *P. paganus* mais à l'espèce *Dendrochen blanchardi* (Anseriformes; Anatidae; Cheneval, 1982, 1983a).

P. paganus est une espèce assez rare à Saint-Gérard-le-Puy. Les os que j'ai observés représentent un nombre minimal de 58 individus. Les individus juvéniles sont assez fortement représentés; les os longs juvéniles sont au nombre de 190 sur 550 pièces observées (34,54 %).

Répartition stratigraphique et géographique : *P. paganus* est également signalé dans le gisement miocène de Steinheim en Allemagne (Fraas, 1870).

Paléoécologie :

Si *Eudocimus ruber* et *Plegadis falcinellus* sont très proches ostéologiquement, l'étude des proportions des segments osseux (fig. 5) les distingue nettement.

Ces proportions confirment l'attribution de l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy au genre *Plegadis*. Les proportions sont identiques à celles de l'espèce actuelle; il faut cependant noter que le métacarpe est bien plus court par rapport à l'ensemble de l'aile. D'autre part la patte est proportionnellement plus courte par rapport à l'aile bien que les proportions qui lui sont propres soient identiques à celles de *P. falcinellus*. Il est donc tout à fait probable que *P. paganus* ait eu la même écologie que l'espèce actuelle.

L'ibis falcinelle se rencontre en eau peu profonde, généralement vaseuse, sur les lacs, les étangs, les deltas, les rivières, les estuaires et parfois les plaines côtières; il évite toute eau profonde, turbulente ou à fort courant.

Son régime alimentaire est très varié : insectes aquatiques ou terrestres, mollusques, vers, crustacés et parfois petits poissons, amphibiens ou reptiles (Géroudet, 1967; Cramp *et alii*, 1977; Brown, Urban & Newman, 1982).

De par l'importance des os juvéniles il est très probable que *P. paganus* nichait à Saint-Gérard-le-Puy. L'ibis falcinelle niche en général en colonie pouvant s'élever à une centaine d'individus, parfois mixte avec d'autres ibis, des cigognes, des marabouts, des hérons et des cormorans; le nid est toujours situé près de l'eau, sur des arbres ou des buissons.

Les trois espèces actuelles du genre *Plegadis* vivent principalement en zones tropicale et subtropicale. *P. falcinellus* que l'on rencontre en Europe, en Afrique, en Asie, en Australie et en Amérique du Nord ne remonte pas plus haut en été que les rivages de la Mer Noire; *P. chihi* se retrouve du Sud des Etats-Unis jusqu'en Amérique du Sud et *P. ridgwayi* est propre à l'Amérique du Sud.

La présence à Saint-Gérard-le-Puy d'une espèce de ce genre indiquerait donc un climat assez chaud.

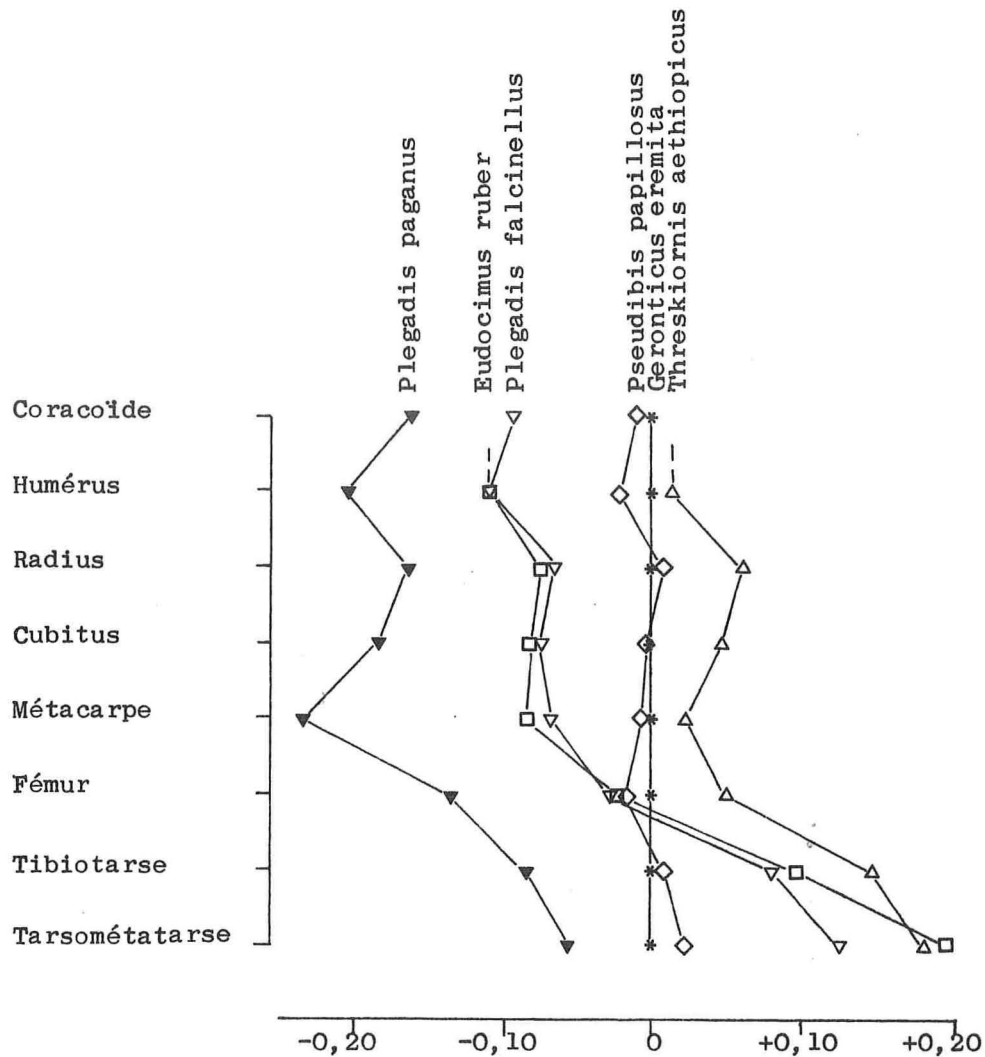


Fig. 5. — Diagramme de Simpson comparant la longueur totale des principaux segments osseux de *Plegadis paganus* et des genres actuels *Plegadis*, *Eudocimus*, *Pseudibis*, *Geronticus* et *Threskiornis*.

| | <u>Eudocimus ruber</u> | <u>Plegadis falcinellus</u> | <u>Plegadis paganus</u> |
|--|---|---|--|
| <u>Tarsométatarse</u> | | | |
| <ul style="list-style-type: none"> . proéminence intercotylienne . cotyle externe . foramen distal (d'après Olson, 1981) | <ul style="list-style-type: none"> . presque droite . très resserré . très proche de l'échancrure intertrochléenne, à l'intérieur duquel s'ouvre un petit foramen invisible en vue antérieure. | <ul style="list-style-type: none"> . inclinée du côté externe . large . plus éloigné de l'échancrure intertrochléenne, petit foramen s'ouvrant entre le foramen distal et l'échancrure intertrochléenne, donc bien visible en vue antérieure | <ul style="list-style-type: none"> . inclinée du côté externe . large . un peu plus éloigné de l'échancrure intertrochléenne, petit foramen s'ouvrant entre le foramen distal et l'échancrure intertrochléenne, donc bien visible en vue antérieure |
| <u>Tibiotarse</u> | | | |
| <ul style="list-style-type: none"> . pont sus-tendineux . face interne du condyle interne | <ul style="list-style-type: none"> . assez saillant sur la face antérieure . profonde gouttière postérieure à la proéminence ligamentaire | <ul style="list-style-type: none"> . plus enfoncé . gouttière plus superficielle | <ul style="list-style-type: none"> . plus enfoncé . gouttière plus superficielle |
| <u>Fémur</u> | | | |
| <ul style="list-style-type: none"> . tête . trochanter . condyle interne | <ul style="list-style-type: none"> . ovale et bien saillante sur la face interne . très saillant . assez arrondi en vue interne | <ul style="list-style-type: none"> . très ronde et peu saillante . peu saillant . plus allongé distalement | <ul style="list-style-type: none"> . très ronde et assez peu saillante . peu saillant . plus allongé distalement |
| <u>Coracoïde</u> | | | |
| <ul style="list-style-type: none"> . épiphyse proximale . tête | <ul style="list-style-type: none"> . très droite par rapport à la diaphyse . très épaisse | <ul style="list-style-type: none"> . inclinée vers le côté interne . plus fine | <ul style="list-style-type: none"> . inclinée vers le côté interne . plus fine |
| <u>Cubitus</u> | | | |
| <ul style="list-style-type: none"> . gouttière entre l'olécrâne et le cotyle externe | <ul style="list-style-type: none"> . superficielle et étroite | <ul style="list-style-type: none"> . profonde et large | <ul style="list-style-type: none"> . profonde et large |
| <u>Humérus</u> | | | |
| <ul style="list-style-type: none"> . tubérosité externe . dépression brachiale . gouttière entre le condyle interne et l'attache ligamentaire | <ul style="list-style-type: none"> . très saillante proximement . impression du <u>brachialis anticus</u> très profonde et dépression brachiale mal délimitée . très large et profonde | <ul style="list-style-type: none"> . peu saillante . impression superficielle et dépression brachiale plus étendue et mieux délimitée . étroite et superficielle | <ul style="list-style-type: none"> . peu saillante . impression superficielle et dépression brachiale plus étendue et mieux délimitée . étroite et superficielle |

Tableau 11
Caractères ostéologiques comparés des os longs de *Eudocimus ruber*, *Plegadis falcinellus* et *P. paganus*.

Rapport avec les autres Threskiornithidae fossiles :

Les ibis fossiles ont été très récemment révisés par S.L. Olson (1981) qui ne retient que très peu d'espèces parmi celles classées initialement dans la famille des Threskiornithidae.

La plus ancienne espèce d'ibis connue serait *Rhynchaetes messelensis* de l'Eocène moyen d'Allemagne (Peters, 1983); *Plumumida lutetialis* du même gisement, classé parmi les Charadriiformes (Hoch, 1980), est un synonyme de *R. messelensis* (Peters, 1983).

Minggangia changgouensis de l'Eocène supérieur de Chine (Hou, 1982) se rapprocherait du genre actuel *Threskiornis*.

Une autre espèce fossile du genre *Plegadis*, *P. gracilis* du Pliocène supérieur du Texas et du Kansas (A.H. Miller & Bowman, 1956; Collins, 1964; Moseley & Feduccia, 1975), a été émendée en *P. pharangites* (Olson, 1981) pour éviter la synonymie avec *P.* (= *Milnea*) *gracilis* (= *P. paganus*).

Les autres espèces fossiles sont *Eudocimus peruvianus* et *Theristicus wetmorei* du Pléistocène supérieur du Pérou (Campbell, 1979).

Apteribis glenos et *A. sp.* du Pléistocène et de l'Holocène des Iles Hawaï (Olson & Wetmore, 1976; Olson & James, 1982) et *Xenicibis xympithecus* du Quaternaire de Jamaïque (Olson & Steadman, 1977) sont très particuliers : à la suite d'une adaptation à l'insularité, ces espèces ont des ailes très réduites et des pattes très courtes et très robustes.

Les espèces actuelles d'ibis sont signalées dans quelques gisements quaternaires d'Amérique du Nord et du Sud, de Madagascar et du Japon (voir liste in Brodkorb, 1963a, p. 279-280).

Ordre PHOENICOPTERIFORMES SHARPE, 1891

P. Gervais (1848-52) est le premier à mentionner à Saint-Gérard-le-Puy un oiseau d'une espèce « voisine des flamants » qu'il compare à divers échassiers et dont il établit quelques affinités avec l'avocette, *Recurvirostra avosetta* (Charadriiformes, Recurvirostridae).

A. Milne-Edwards (1863) crée pour cet oiseau le genre *Palaelodus* et cite trois espèces : *P. ambiguus*, *P. crassipes* et *P. gracilipes*. Par la suite il mentionne deux autres espèces : *P. minutus* et *P. goliath* (1867-71).

R. Lydekker (1891a) et P. Brodkorb (1963a) reprennent les mêmes déterminations mais K. Lambrecht (1933) place *P. gracilipes* en synonymie avec *P. ambiguus*.

Lors de la révision du matériel de la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris et de l'étude du matériel inédit des collections de Lyon (Cheneval, 1983b) j'ai été conduit à ne retenir que trois espèces dans le genre *Palaelodus* : *P. ambiguus*, *P. gracilipes* et *P. crassipes*. *P. minutus* est placé en synonymie avec *P. gracilipes*. L'espèce la plus grande est rangée dans le genre *Megapalaelodus* et devient *M. goliath*.

P. Gervais (1844, 1848-52) décrit également un autre flamant à Saint-Gérard-le-Puy, appartenant au genre actuel *Phoenicopterus*, sous le nom de *P. croizeti*.

A. Milne-Edwards (1863, 1867-71) décrit un matériel complémentaire et note que les os de *P. croizeti* sont très peu différents de ceux de l'espèce actuelle *P. ruber*.

C.J.O. Harrison & C.A. Walker (1976a) estiment que l'espèce fossile diffère profondément des trois genres actuels de flamants *Phoenicopterus*, *Phoeniconaias* et *Phoenicoparrus*. Ils créent en conséquence pour l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy le genre

Gervaisia. Ce nom étant pré-occupé est émendé par G.N. Kashin (1978) en *Harrisonavis*. S.L. Olson & A. Feduccia (1980) pensent que *Harrisonavis* n'a aucune raison d'être et l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy redevient *Phoenicopterus croizeti*.

La révision du matériel de la collection Milne-Edwards, en particulier le bec décrit et figuré par P. Gervais (1848-52), et l'étude du matériel inédit des collections de Lyon montrent à l'évidence que l'espèce fossile est très proche des flamants actuels et confirment la détermination de S.L. Olson & A. Feduccia : l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy doit être maintenue dans le genre actuel *Phoenicopterus*.

Famille PALAELODIDAE (STEJNEGER, 1885)

La révision de cette famille a déjà fait l'objet d'une publication (Cheneval, 1983b).

Famille PHOENICOPTERIDAE BONAPARTE, 1831

Genre *PHOENICOPTERUS* LINNÉ, 1758

Phoenicopterus croizeti GERVAIS, 1848-52

(pl. 7, 8 fig. 1, 2)

- 1844 - *Phoenicopterus ruber* ? LINNÉ : Gervais, p. 39.
 V. 1848-52 - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS, p. 233, pl. 50, fig. 4, 5.
 1863 - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Milne-Edwards, Ann. Sc. nat., p. 156; Bull. Soc. philom., p. 61; Rev. Soc. sav., p. 1.
 V. 1867-71 - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Milne-Edwards, vol. 2, p. 54, pl. 80, 81.
 1891a - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Lydekker, p. 78, fig. 21B.
 1933 - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Lambrecht, p. 344, fig. 117A, 119, 120F.
 1963a - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Brodkorb, p. 272.
 1974 - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Martini, p. 139, pl. 9 fig. 6a, 6b.
 1976a - *Gervaisia croizeti* (GERVAIS) : Harrison & Walker, p. 307, fig. 5A, 6A.
 1978 - *Harrisonavis croizeti* (GERVAIS) : Kashin, p. 131.
 1980 - *Phoenicopterus croizeti* GERVAIS : Olson & Feduccia, p. 45, fig. 20.
 1981 - *Harrisonavis croizeti* (GERVAIS) : Svec, p. 52, pl. 2, fig. 2.

Syntypes : crâne presque complet figuré in P. Gervais, 1848-52, pl. 50, fig. 4, probablement perdu (un moulage de cette pièce est indiqué dans le catalogue de la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris sous le numéro Av6544 mais il n'a pas été retrouvé); bec complet figuré in P. Gervais, 1848-52, pl. 50, fig. 5, probablement perdu (moulage MNHN Av6545).

Locus typicus : Gergovie (Puy-de-Dôme, France).

Stratum typicum : Oligocène supérieur ou Miocène inférieur ?

Matériel et dimensions (tableau 12) :

— Gergovie : syntypes.

— Gannat : moulage de plaque calcaire avec tarsométatarse droit complet MNHN Av6562, figurée in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 81, fig. 2 (original, collection de Laizer).

— Chaptuzat : moulage de plaque calcaire avec métacarpe gauche complet MNHN Av6546, figurée in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 81, fig. 15 (original, collection de Laizer).

— Saint-Gérard-le-Puy : prémaxillaire FSL 442292; coracoïdes FSL 91954, ML S'G 3029a; humérus MNHN Av9424, FSL 91934, 442300-442304; radius FSL 442297-442299;

| | extrêmes | moy. | n | var. | | extrêmes | moy. | n | var. |
|--------------------|-------------|-------|---|------|--------------------------|--------------|-------|----|------|
| <u>Coracoïde</u> | | | | | <u>Métacarpe</u> | | | | |
| Longueur totale | - | 64,8 | 1 | - | Longueur totale | 97,32-102,6 | 99,9 | 4 | 5,17 |
| Longueur partielle | 53,18-65,56 | 59,4 | 2 | 8,75 | Largeur proximale | 16,58- 17,98 | 17,3 | 4 | 0,30 |
| Largeur distale | - | 29,9 | 1 | - | Largeur diaphyses | - | 8,4 | 1 | - |
| Diagonale distale | - | 33,6 | 1 | - | Diagonale distale | 9,06- 9,46 | 9,3 | 2 | 0,28 |
| <u>Humérus</u> | | | | | <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Longueur totale | - | 192,0 | 1 | - | Longueur totale | - | 291,8 | 1 | - |
| Largeur proximale | 32,26-39,68 | 36,0 | 2 | 5,25 | Largeur proximale | 13,10-15,02 | 14,1 | 2 | 1,36 |
| Largeur diaphyse | - | 10,4 | 1 | - | Diagonale proximale | - | 22,0 | 1 | - |
| Diamètre diaphyse | - | 8,9 | 1 | - | Largeur diaphyse | 6,44- 7,36 | 6,9 | 10 | 0,09 |
| Largeur distale | - | 23,0 | 1 | - | Diamètre diaphyse | 6,60- 7,34 | 7,0 | 8 | 0,07 |
| <u>Radius</u> | | | | | <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 7,7 | 1 | - | Longueur totale | - | 307,0 | 1 | - |
| Diamètre proximal | - | 10,1 | 1 | - | Largeur proximale | 14,04-18,70 | 16,6 | 8 | 1,91 |
| Largeur diaphyse | - | 10,6 | 1 | - | Largeur diaphyse | 5,56- 7,36 | 6,2 | 4 | 0,46 |
| Largeur distale | - | 12,4 | 1 | - | Largeur distale | 15,18-17,32 | 16,1 | 3 | 0,80 |
| <u>Cubitus</u> | | | | | <u>Diagonale distale</u> | | | | |
| Diagonale distale | 11,50-12,48 | 11,8 | 3 | 0,20 | Diagonale distale | 15,90-17,46 | 16,7 | 3 | 0,41 |

91

Tableau 12
Phoenicopterus croizeti, dimensions des os longs, en mm.

cubitus MNHN Av6548-6552; métacarpes MNHN Av6547, 8733, FSL 442293, ML S'G 48; pelvis AMNH 10587 (figuré in A. Milne-Edwards, 1867-71, pl. 81, fig. 14; moulage FSL 443690); tibiotarses MNHN Av6553-6556, 6558, FSL 91892, 91941, 92178, 333741-333744, 442283-442290, ML S'G 43, 44, 1429; tarsométatarses MNHN Av6559-6561, 6563-6567, FSL 442278-442282, 442295, 442296, 442305, ML S'G 45, 49.

Diagnose émendée : espèce d'une taille légèrement plus petite que celle de l'espèce actuelle *Phoenicopterus ruber*; humérus à attache du *latissimus dorsi posterioris* très médiale et ligne du même muscle peu marquée; cubitus à condyle externe très arrondi; métacarpe à symphyse métacarpienne proximale proche de l'épiphyse, attache du fléchisseur bien développée; tibiotarse à gouttière tendineuse profonde et étroite, tubercule d'insertion ligamentaire peu développé, gouttière externe du condyle externe peu marquée; tarsométatarse à proéminence intercotylienne peu importante, gouttière de l'extenseur interne et gouttière métatarsienne antérieure très marquée, échancrures intertrochléennes assez larges, surtout l'interne.

Description : les espèces actuelles de flamants se répartissent en trois genres, *Phoenicopterus* pour les grandes espèces, *Phoeniconaias* et *Phoenicoparrus* pour les petites. J'ai donc comparé l'espèce fossile avec chacun des genres de flamants grâce au matériel de comparaison suivant :

- *Phoenicopterus* : squelettes de *P. ruber roseus* (flamant rose), *P. chilensis* LAC 1884-391 (flamant du Chili),
- *Phoeniconaias* : squelette de *P. minor* LAC 1978-59 (petit flamant),
- *Phoenicoparrus* : squelette de *P. jamesi* CMNH 6577 (flamant de James).

Les trois genres actuels de flamants se distinguent principalement par la forme de leur bec et par le développement des doigts de la patte.

Chez *Phoenicopterus* la mandibule supérieure est large; la carène médiane de la face interne est étroite et peu saillante. Chez *Phoeniconaias* et *Phoenicoparrus* la mandibule supérieure est plus étroite; la carène interne est plus large et surtout très saillante (Jenkin, 1956-57; Harrison & Walker, 1976a). Ces différences sont liées à un comportement alimentaire différent (Jenkin, 1956-57).

Les flamants montrent également une réduction progressive du doigt I de la patte que l'on peut suivre à l'importance de la facette métatarsienne du tarsométatarse. *Phoenicopterus* possède un doigt I peu développé et une facette métatarsienne peu marquée, *Phoeniconaias* a un doigt encore plus réduit et *Phoenicoparrus* ne possède pas de doigt I (A.H. Miller, 1963).

Tant par la structure de la mandibule supérieure que par l'existence d'une facette métatarsienne, l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy ressemble tout à fait à celles du genre *Phoenicopterus* dans lequel elle est donc classée. Cette espèce est d'une taille sensiblement identique à celle de *P. ruber* dont elle se distingue par les caractères suivants :

Prémaxillaire (pl. 7, fig. 1) : pratiquement pas de différences avec *P. ruber*; même courbure si caractéristique des flamants; pas de carène médiane sur la face externe et carène interne un peu plus large et moins saillante.

Dentaire : pas de différence avec *P. ruber*; légèrement plus fin, (pl. 7, fig. 2).

Coracoïde : (1) tête assez fine vers la surface coraco-humérale mais s'élargissant davantage vers le cou; (2) facette furculaire plus creusée, plus haute et moins large; (3) fosse pneumatique un peu plus creusée en dessous de la tubérosité brachiale; (4) facette

glénoïdale un peu moins large; (5) orifice postérieur de la fenêtre coracoïdienne plus fermé; (6) facette sternale un peu moins creusée et un peu plus horizontale.

Humérus : (1) surface bicipitale un peu plus bombée; (2) sillon ligamentaire un peu moins creusé et moins large; (3) gouttière capitale un peu plus large et plus profonde; (4) tubérosité interne beaucoup plus plate et fosse pneumatique moins large mais plus profonde; (5) attache de l'*infraspinatus* et du *supraspinatus* moins marquées; (6) attache du *latissimus dorsi posterioris* située beaucoup plus bas, plus médialement et ligne du même muscle moins saillante.

Radius : (1) papille ligamentaire un peu plus creusée; (2) tubercule bicipital un peu plus saillant; (3) dépression ulnaire plus marquée; (4) facette scapho-lunaire un peu plus développée.

Cubitus : (1) cotyle interne un peu moins creusé; (2) cotyle externe un peu plus plat; (3) dépression radiale proximale un peu moins prononcée; (4) impression du *brachialis anticus* moins creusée et un peu plus plate; (5) attache tricipitale moins profonde; (6) condyle externe plus arrondi distalement; (7) tubérosité carpienne plus prononcée et un peu plus relevée en direction proximale.

Métacarpe (pl. 7, fig. 3) : (1) trochlée carpienne moins développée; (2) fosse ligamentaire interne moins profonde; (3) facette polliciale plus plate et un peu moins développée; (4) symphyse métacarpienne proximale plus proche de l'épiphyse; (5) attache du fléchisseur plus marquée; (6) gouttière tendineuse plus profonde; (7) symphyse métacarpienne distale plus étroite; (8) tubérosité du gros métacarpien un peu moins développée de même que la facette du doigt II dont le bord postéro-externe est plus arrondi.

Pelvis (fragment en très mauvais état de conservation) : pas de différence notable avec *P. ruber* mis à part une crête médiane dorsale plus saillante.

Tibiotarse (pl. 7, fig. 4) : (1) attache ligamentaire et attache du fléchisseur moins marquées; (2) gouttière séparant la crête fibulaire de la face postérieure de la diaphyse plus profonde et se prolongeant jusqu'au foramen de l'artère médullaire qui est plus important (chez *P. ruber* cette gouttière s'interrompt entre l'extrémité distale de la crête fibulaire et le foramen); (3) gouttière tendineuse beaucoup plus profonde et plus étroite; (4) pont sus-tendineux plus étroit et un peu moins oblique, à orifice distal plus petit et ovale; (5) tubercule d'insertion ligamentaire, caractéristique des flamants, un peu moins développé; (6) proéminence ligamentaire interne moins saillante; (7) gouttière externe du condyle externe bien moins marquée; (8) sillon intercondylien postérieur un peu moins profond, surmonté d'une fossette moins marquée.

Tarsométatarse (pl. 8, fig. 1, 2) : (1) proéminence intercotylienne un peu moins forte et un peu saillante sur la face antérieure; (2) surface intercotylienne postérieure concave; (3) foramen proximal interne percé un peu plus haut postérieurement, surmonté d'une fossette creusée entre le bord interne du cotyle et la crête calcanéenne interne (cette fossette n'existe pas chez *P. ruber*); (4) gouttière de l'extenseur interne bien plus marquée; (5) gouttière métatarsienne antérieure plus profonde; (6) gouttière de l'extenseur externe moins profonde; (7) aile de la trochlée du doigt II plus arrondie et moins large; (8) foramen distal postérieur plus proche de l'échancrure intertrochléenne externe; (9) échancrures intertrochléennes plus larges surtout l'interne; (10) trochlée du doigt III moins large; (11) trochlée du doigt IV moins développée latéralement, à face externe sans fossette et à aile moins large, très arrondie et plus recourbée proximale.

Remarques : C.J.O. Harrison & C.A. Walker (1976a) décrivent un bec des collections du British Museum of natural History de Londres qu'ils attribuent à *P. croizeti*; ce bec semble plus long, plus étroit et surtout beaucoup moins abruptement incurvé que chez les flamants actuels. Ils créent donc pour cette espèce le genre *Gervaisia*; ce nom étant pré-occupé est éméndé en *Harrisonavis* par G.N. Kashin (1978).

Ces caractères sont typiquement ceux d'un individu juvénile; chez les flamants les jeunes naissent effectivement avec un bec droit qui se courbe progressivement au cours du développement ontogénique (Olson & Feduccia, 1980, fig. 38). S.L. Olson & A. Feduccia qui ont observé un autre fragment de bec peu courbé estiment que l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy ne possède aucun caractère générique significatif et qu'elle doit en conséquence rester dans le genre *Phoenicopterus*.

Le bec figuré par P. Gervais (1848-52, pl. 50) présente en fait une courbure identique à celle des flamants actuels. Les pièces décrites par C.J.O. Harrison & C.A. Walker (1976a) et par S.L. Olson & A. Feduccia (1980) doivent donc appartenir à des individus juvéniles.

Le bec et les autres os de l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy étant très semblables à ceux des flamants actuels, il n'y a effectivement aucune raison de conserver un genre différent; l'espèce *croizeti* appartient bien au genre *Phoenicopterus*.

P. croizeti est une espèce assez rare à Saint-Gérard-le-Puy. Les pièces que j'ai observées représentent environ 14 individus. Parmi ce matériel je n'ai vu que deux os d'individus juvéniles sur 78 os longs observés (2,56 %).

Répartition stratigraphique et géographique : *P. croizeti* est également signalé dans le Miocène inférieur d'Allemagne, à Ranzhausen (Martini, 1974), et de Tchécoslovaquie, à Dolnice (Svec, 1981).

Paléoécologie :

Les os de *P. croizeti* ressemblent beaucoup à ceux de *P. ruber* et les proportions des segments osseux sont identiques mises à part les longueurs relatives du tarsométatarse et du tibiotarse. Actuellement le tibiotarse est plus grand que le tarsométatarse; il semble que les proportions soient inverses chez *P. croizeti* où le tarsométatarse est nettement plus grand que le tibiotarse. Il faut cependant noter que les os complets sont très rares chez *P. croizeti* et que les longueurs sont mesurées sur des exemplaires uniques.

Chez les flamants actuels *Phoenicopterus ruber ruber* et *P. ruber roseus* les variations de taille sont si importantes que les tarsométatarses de mâles (extrêmes 340-390 mm, moyenne 359,9 mm) sont plus grands que les tibiotarses de femelles (extrêmes 273-324 mm, moyenne 307,5 mm) (mesures effectuées par C. Mourer-Chauviré sur les squelettes des collections de l'University of Florida, du Florida State Museum, de la Miami University et de la Kansas University). Le tarsométatarse de *P. croizeti* mesuré pourrait alors être celui d'un mâle et le tibiotarse celui d'une femelle.

Cette grande variation de taille empêche toute réalisation d'un diagramme de Simpson clairement lisible.

Cependant les ressemblances entre l'espèce fossile et l'espèce actuelle sont suffisamment importantes pour affirmer que l'écologie de *P. croizeti* devait être très voisine de celle des flamants actuels.

Les flamants se rencontrent ordinairement en eau peu profonde sur les lacs, les lagunes, les marais salants et les rivages marins plats, de toute façon toujours en eau saumâtre. Ces oiseaux nagent également bien mais rarement.

Ils se nourrissent en filtrant l'eau grâce à la morphologie très particulière de leur bec.

La langue agit en piston pour chasser l'eau entre les deux mandibules qui forment une gouttière tubulaire et les lamelles latérales des mandibules retiennent les particules alimentaires (Jenkin, 1956-57). Généralement les petites espèces de flamants filtrent l'eau de surface alors que les plus grandes espèces draguent la vase du fond. Seule la tête est immergée et souvent en position renversée de façon que la mandibule supérieure touche le fond.

Le régime alimentaire est très varié selon les espèces. Les flamants se nourrissent principalement des particules organiques contenues dans la vase mais aussi de mollusques, de crustacés microscopiques telle l'*Artemia*, de graines, d'algues, d'insectes et de leurs larves et même parfois de petits poissons complètent le régime alimentaire (Géroutet, 1967; Cramp *et alii*, 1977; Brown, Urban & Newman, 1982).

Les flamants forment généralement de grandes colonies mais préfèrent ne pas se mélanger avec d'autres oiseaux.

Des individus juvéniles étant présents à Saint-Gérard-le-Puy, il est probable que *P. croizeti* nichait sur place. Les nids sont actuellement toujours des monticules de boue en forme de cône qui dépassent de l'eau, édifiés avec le bec utilisé comme charrue et truelle; ils sont construits en général sur des plages dénudées au sol humide.

Les flamants vivent sous des climats de types tropical et sub-tropical. En Europe ils sont circum-méditerranéens mais il arrive que des vols ou des individus égarés remontent plus au Nord jusqu'en Hollande (Géroutet, 1967). En Amérique du Nord on ne les trouve pas plus haut que les côtes du Sud de la Floride.

La présence d'un flamant à Saint-Gérard-le-Puy est donc indicatrice d'un climat chaud.

Rapport avec les autres *Phoenicopteridae* fossiles :

La position systématique de nombreux genres fossiles précédemment classés parmi les Phoenicopteriformes a été récemment révisée par S.L. Olson & A. Feduccia (1980).

Seuls deux genres fossiles subsistent parmi les Phoenicopteridae : *Juncitarsus* et *Phoeniconotius*.

Juncitarsus gracillimus de l'Eocène moyen du Wyoming (Olson & Feduccia, 1980) est le plus ancien Phoenicopteriforme connu; cette espèce est assez différente des flamants actuels et montre beaucoup de ressemblances avec les Charadriiformes, principalement les Recurvirostridae.

Phoeniconotius eyrensis du Miocène inférieur d'Australie (A.H. Miller, 1963; Rich, 1982) est plus proche des genres actuels mais possède encore un doigt I de la patte développé.

Les autres espèces fossiles de flamants appartiennent toutes aux genres actuels. *P. croizeti* est l'une des plus anciennes espèces avec *P. aethiopicus* du Miocène inférieur du Kenya (Harrison & Walker, 1976a; Harrison, 1980) et *P. novaehollandiae* du Miocène inférieur d'Australie (A.H. Miller, 1963; Rich, 1982). Cette dernière espèce semble avoir eu un doigt I très développé car la facette métatarsienne est bien marquée (A.H. Miller, 1963). Chez *P. croizeti* cette facette n'est pas plus développée que chez l'actuel *P. ruber*; il semblerait donc que *P. croizeti* et *P. ruber* soient plus proches l'un de l'autre et que *P. novaehollandiae* soit plus primitif.

Les autres espèces fossiles de *Phoenicopteridae* sont *P. floridanus* du Pliocène inférieur de Floride (Brodkorb, 1953b, 1955), *P. stocki* du Pliocène moyen du Mexique (L. Miller, 1944; Howard, 1966a), *P. copei* du Pléistocène moyen d'Orégon (Shufeldt, 1891, 1892; Brodkorb, 1973) et supérieur de Californie (Howard, 1955) et *P. minutus* du Pléistocène supérieur de Californie (Howard, 1955). Un *P. cf. ruber* est également signalé dans le Miocène supérieur du Pakistan (Harrison & Walker, 1982).

Le genre *Phoeniconaias* est connu au Pléistocène inférieur avec *P. gracilis* d'Australie (A.H. Miller, 1963; Rich, 1982). Il est intéressant de noter que les flamants, connus à l'état fossile en Australie au Miocène et au Pléistocène, ne se rencontrent plus dans ces régions actuellement.

A ma connaissance, aucune espèce fossile de *Phoenicoparrus* n'a encore été décrite.

Les espèces actuelles sont connues dans divers gisements quaternaires d'Amérique (Brodkorb, 1963a, p. 273).

Ordre ANSERIFORMES (WAGLER, 1831)

A. Milne-Edwards (1863) mentionne la présence à Saint-Gérard-le-Puy d'un canard sous le nom de *Anas blanchardi*. Par la suite (1867-71) il décrit deux nouvelles espèces, *A. consobrina* et *A. natator*, et mentionne la présence de deux autres espèces, *A. macroptera* et *A. crassa*. Ces espèces sont classées dans la sous-famille des Anatinae mais A. Milne-Edwards précise cependant que le pelvis et le sternum de *A. blanchardi* présentent des caractères communs avec le genre actuel *Dendrocygna* (sous-famille des Dendrocygnae).

R. Lydekker (1891a) et K. Lambrecht (1933) reprennent les mêmes déterminations mais P. Brodkorb (1964) place *A. natator* dans le genre *Querquedula* (placé depuis en synonymie avec le genre *Anas*). H. Howard (1964) mentionne nettement que ces espèces ne semblent pas appartenir au genre *Anas*.

Lors de la révision du matériel de la collection Milne-Edwards du Museum national d'Histoire naturelle de Paris et de l'étude de matériel inédit des collections de Lyon, j'ai été conduit à classer ces espèces dans le genre fossile *Dendrochen* qui appartient à la sous-famille des Dendrocygnae et à ne retenir que trois espèces : *Dendrochen blanchardi*, *D. consobrina* et *D. natator*. *A. macroptera* est synonyme de *D. blanchardi*; je n'ai retrouvé aucun os pouvant être attribué à *A. crassa* qui doit donc être abandonné (Cheneval, 1982).

Parmi le matériel inédit des collections de Lyon, se trouve du matériel appartenant à un oiseau inconnu jusqu'à présent à Saint-Gérard-le-Puy et proche des cygnes actuels (sous-famille des Anserinae). Cette nouvelle espèce est classée dans le genre fossile *Cygnopterus*, précédemment décrit dans l'Oligocène moyen de Belgique (Lambrecht, 1931a, 1933) et du Kazakhstan (Kurochkin, 1968). L'espèce de Saint-Gérard-le-Puy est appelée *Cygnopterus alphonsi*.

Sous-Ordre ANSERES WAGLER, 1831

Famille ANATIDAE VIGORS, 1825

Sous-famille DENDROCYGNINAE REICHENBACH, 1850

Genre DENDROCHEN MILLER, 1944

La révision des espèces de ce genre présentes à Saint-Gérard-le-Puy a déjà été réalisée précédemment (Cheneval, 1982).

Sous-famille ANSERINAE VIGORS, 1825

Les caractères ostéologiques principaux des Anserinae sont les suivants (Woolfenden, 1961) :

coracoïde avec tête presque perpendiculaire à la diaphyse, facette sternale presque horizontale et à lèvre antérieure large et proéminente, humérus avec crête deltoïde proéminente vers la tête, gouttière capitale courte, dépression de la tubérosité interne réduite, attache pectorale élevée et un peu circulaire, métacarpe avec face externe du gros métacarpien très plate, fémur avec crête antérieure du condyle externe très saillante par rapport à la diaphyse, tarsométatarse avec lobe proéminent sur la face antérieure de la trochlée du doigt II.

Il y a parmi le matériel inédit des collections de Lyon une espèce inconnue jusqu'à présent et qui possède tous les caractères des Anserinae mentionnés ci-dessus mais diffère des espèces actuelles de cygnes et d'oies.

Parmi les genres fossiles, elle se rapproche de *Cygnopterus*, décrit dans l'Oligocène moyen de Belgique (Lambrecht, 1931a) et du Kazakhstan (Kurochkin, 1968); une comparaison avec l'espèce-type *C. affinis* m'a montré que l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy possède suffisamment de caractères communs pour être également classée dans ce genre.

Genre *CYGNOPTERUS* LAMBRECHT, 1931

- 1883 - *Sula* BRISSON, *sensu* Van Beneden, p. 133.
 1931a - *Cygnopterus* LAMBRECHT, p. 3.
 1933 - *Cygnopterus* LAMBRECHT, p. 379.
 1964 - *Cygnopterus* LAMBRECHT : Brodkorb, p. 208.
 1964 - *Cygnopterus* LAMBRECHT : Howard, p. 257.
 1968 - *Cygnopterus* LAMBRECHT : Kurochkin, p. 83.

Espèce-type : *Cygnopterus affinis* (VAN BENEDEN, 1883).

Autres espèces comprises dans le genre : *Cygnopterus lambrechtii* KUROCHKIN, 1968; *Cygnopterus alphonsi* nov. sp.

Distribution : Oligocène moyen - Miocène inférieur.

Diagnose : « Humeral crista lateralis strongly developed, coracoid articulation glenoidal oval, femoral trochanter quartus wanting. Distal humeral epiphysis depressed laterally, so that it looks complanate; fossa olecrani deep, its outer margin particularly depressed » (diagnose émanée par E.N. Kurochkin, 1968, p. 83).

Cygnopterus alphonsi nov. sp.

(pl. 8, fig. 3-5, 9)

Derivatio nominis : en l'honneur du professeur Alphonse Milne-Edwards (1835-1900), fondateur de la paléornithologie grâce à l'étude des oiseaux de Saint-Gérard-le-Puy.

Holotype : tarsométatarse droit complet FSL 91883.

Locus typicus : Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum : Miocène, Aquitainien, zone MN 2a.

Matériel et dimensions (tableau 13) : holotype; coracoïdes FSL 91933, ML S'G 71, 3566, 3567; humérus FSL 91923, 91939; métacarpe FSL 334667 ?; fémurs FSL 443680, ML S'G 1449; tibiotarses FSL 91689; tarsométatarse FSL 443676.

Diagnose : espèce d'une taille sensiblement identique à celle de *Cygnopterus affinis*; coracoïde à épiphyse proximale très inclinée intérieurement, large fenêtre coracoïdienne en dessous de la facette scapulaire, impression sterno-coracoïdienne bien marquée; humérus à dépression brachiale superficielle, proéminences entépicondylienne et ecté-

| | extrêmes | moy. | n | var. | | extrêmes | moy. | n | var. |
|--------------------|-------------|------|---|------|--------------------------|-------------|-------|---|------|
| <u>Coracoïde</u> | | | | | <u>Fémur</u> | | | | |
| Longueur totale | - | 96,9 | 1 | - | Longueur totale | - | 99,5 | 1 | - |
| Longueur partielle | 78,24-80,46 | 79,3 | 2 | 1,23 | Longueur partielle | - | - | - | - |
| Largeur distale | - | 48,3 | 1 | - | Largeur proximale | - | 24,9 | 1 | - |
| <u>Humérus</u> | | | | | <u>Diamètre proximal</u> | | | | |
| Largeur proximale | - | 42,9 | 1 | - | Largeur distale | 24,00-24,74 | 24,4 | 2 | 0,52 |
| Largeur diaphyse | - | 13,6 | 1 | - | Diamètre distal | 17,60-18,74 | 18,2 | 2 | 0,81 |
| Diamètre diaphyse | - | 11,1 | 1 | - | <u>Tibiotarse</u> | | | | |
| Largeur distale | - | 30,0 | 1 | - | Largeur diaphyse | - | 10,4 | 1 | - |
| <u>Métacarpe</u> | | | | | <u>Diamètre diaphyse</u> | | | | |
| Longueur totale | - | 91,4 | 1 | - | Largeur diaphyse | - | 8,0 | 1 | - |
| Diagonale distale | - | 9,6 | 1 | - | <u>Tarsométatarse</u> | | | | |
| | | | | | Longueur totale | - | 108,6 | 1 | - |
| | | | | | Largeur proximale | - | 20,9 | 1 | - |
| | | | | | Largeur diaphyse | 9,04- 9,32 | 9,2 | 2 | 0,02 |
| | | | | | Largeur distale | - | 20,5 | 1 | - |
| | | | | | Diagonale distale | - | 20,7 | 1 | - |

Tableau 13
Cygnopterus alphonsi, dimensions des os longs, en mm.

picondylienne assez saillantes, sillon intercondylien large, condyle externe très oblique intérieurement; fémur à crête trochantérienne très peu saillante, diaphyse assez grêle; tibiotarse à attache ligamentaire formant une crête latérale épaisse et saillante, profonde gouttière le long de la crête fibulaire, épiphyse distale peu déjetée intérieurement, gouttière du *peroneus profundus* profonde, pas de gouttière entre la proéminence ligamentaire et le condyle externe; tarsométatarse à crête calcanéenne interne haute et saillante, crêtes calcanéennes médianes et externe peu marquées, diaphyse et épiphyse distale assez comprimées latéralement, trochlée du doigt II comprimée, celle du doigt III dans l'axe de la diaphyse, échancrures intertrochléennes larges.

Description : j'ai comparé les pièces de *C. alphonsi* avec les squelettes complets des espèces actuelles suivantes :

- Genre *Cygnus* : *C. olor* (cygne tuberculé), *C. atratus* (cygne noir), *C. melanocoryphus* (cygne à cou noir), *C. cygnus* (cygne chanteur),
- Genre *Anser* : *A. fabalis* (oie des moissons), *A. anser* (oie cendré), *A. indicus* (oie à tête barrée), *A. canagicus* (oie empereur),
- Genre *Branta* : *B. canadensis* (bernache du Canada), *B. bernicla* (bernache cravant),
- Genre *Cereopsis* : *C. novaehollandiae* (oie céréopse).

J'ai également comparé *C. alphonsi* avec le matériel de *C. affinis* conservé dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique à Bruxelles : humérus gauche presque complet IRSN Ht Av2c; fémur droit presque complet IRSN Ht Av2a; fragment proximal de tibiotarse gauche IRSN Ht Av2b.

L'espèce de Saint-Gérard-le-Puy ne peut être classée dans le genre actuel *Cygnus* dont elle se distingue en particulier par un humérus à diaphyse robuste, à épiphyse distale peu élargie par rapport à la diaphyse, à impression du *brachialis anticus* très nettement marquée et à condyle interne plus large que l'externe et par un fémur à tête très déjetée du côté interne de l'os, à trochanter et crête trochantérienne peu marquées et à condyle interne très développé en largeur. Parmi les Anserinae fossiles, les espèces du genre *Cygnopterus* présentent également les mêmes caractères. Il me semble donc que l'espèce de Saint-Gérard-le-Puy appartienne également à ce genre.

Le genre *Cygnopterus* est assez proche du genre actuel *Cygnus*, auquel les deux espèces précédemment décrites, *Cygnopterus affinis* et *C. lambrechtii*, ont d'ailleurs été comparées, et se distingue aisément des oies des genres *Anser* et *Branta*; la nouvelle espèce *Cygnopterus alphonsi*, mieux connue, présente également quelques ressemblances avec le genre *Cereopsis*. Les descriptions ci-dessous indiquent donc plus particulièrement les différences qui existent entre *C. alphonsi* et les deux genres actuels *Cygnus* et *Cereopsis*.

Coracoïde (pl. 8, fig. 3) : (1) épiphyse proximale très inclinée vers le côté interne de l'os; (2) tête plus comprimée latéralement que chez *Cygnus*; (3) facette furculaire profondément creusée en dessous de la tête de telle façon que son bord proximal forme une crête très saillante (chez *Cygnus* la facette est en continuité avec la tête et sans crête saillante); (4) facette glénoïdale presque aussi haute que large (plus haute chez *Cygnus*); (5) facette scapulaire très large et très profonde; (6) procoracoïde encore moins saillant que chez *Cygnus* mais à pointe relevée proximale; (7) fenêtre coracoïdienne ronde juste en dessous de la facette scapulaire (cette fenêtre n'existe pas chez *C. cygnus* et *C. melanocoryphus*; chez *C. atratus* et *C. olor* il existe une fenêtre très allongée sur le bord interne de la diaphyse en dessous du procoracoïde); (8) pas de ligne intermusculaire antérieure visible; (9) impression sterno-coracoïdienne assez profonde (très peu mar-

quée chez *Cygnus*); (10) lèvre antérieure de la facette sternale très plate et peu saillante, interrompue par une fosse profondément creusée sur la face interne de la diaphyse (cette fosse n'existe pas chez *Cygnus*); (11) lèvre postérieure de la facette sternale moins saillante mais marquée plus loin en direction du bord externe de l'os.

Humérus (pl. 8, fig. 4, 5) : (1) tête plus large et plus comprimée antéro-postérieurement, à bord proximal plus aigu; (2) sillon ligamentaire plus profond et un peu plus étroit; (3) sillon bicipital semblant moins marqué; (4) gouttière capitale plus large et à bord proximal longé d'une gouttière qui atteint presque la tubérosité interne (cette gouttière est caractéristique de *Cygnus* et ne se retrouve chez aucun autre Anserinae); (5) fosse pneumatique très large et foramen pneumatique creusé beaucoup moins profondément; (6) dépression brachiale plus superficielle et impression du *brachialis anticus* formant une fossette ovale nettement délimitée; (7) attache du *pronator brevis* plus proche du bord proximo-interne de la face interne de la diaphyse; (8) attache du ligament articulaire antérieur un peu moins développée et formant une facette légèrement creusée; (9) proéminence entépicondylienne légèrement plus saillante; (10) condyle interne un peu moins saillant sur la face postérieure; (11) sillon intercondylien plus large; (12) condyle externe fin, surtout à son extrémité proximale qui se recourbe beaucoup plus en direction interne; (13) proéminence ectépicondylienne plus saillante; (14) ectépicondyle moins développé distalement; (15) fosse olécrânienne bien moins profonde; (16) gouttière tricipitale externe moins profonde et moins nettement délimitée.

Métacarpe (attribué avec doute à *C. alphonsi*) : (1) épiphyse proximale plus comprimée antéro-postérieurement; (2) bord externe de la lèvre antérieure de la trochlée carpienne moins nettement entaillé par une gouttière; (3) bord externe de la lèvre postérieure moins saillant; (4) symphyse métacarpienne proximale plus proche de l'épiphyse proximale; (5) tubérosité intermétacarpienne placée juste au niveau de la symphyse (plus proximale que la symphyse chez *Cygnus*); (6) gouttière tendineuse profondément creusée à la hauteur de la symphyse métacarpienne distale et à tracé visible beaucoup plus proximale que chez *Cygnus*, atteignant presque le niveau de la symphyse métacarpienne proximale; (7) symphyse métacarpienne distale très haute et sans gouttière nettement définie sur le bord distal de la symphyse entre les deux facettes digitales; (8) facette du doigt II séparée de la gouttière interdigitale par un renflement plus marqué que chez *Cygnus* (ce renflement est également plus marqué chez *Cereopsis*, *Anser* et *Branta*).

Fémur (pl. 9, fig. 1) : (1) tête plus ovale, beaucoup moins saillante antérieurement et à attache du ligament rond plus creusée et moins bien délimitée; (2) cou moins étranglé; (3) crête trochantérienne beaucoup moins saillante et bien moins longue; (4) facette iliaque creusée d'une fossette très profonde, étroite et droite (chez *Cygnus* cette facette est très plate, mal délimitée et très oblique entre la face externe et la face postérieure de la diaphyse); (5) diaphyse un peu plus grêle et légèrement moins courbée que chez *Cygnus* (selon G.E. Woolfenden (1961) les cygnes ont la diaphyse la plus droite de tous les Anatidae); (6) condyle interne plus large que haut en vue interne (aussi large que haut chez *Cygnus*); (7) condyle externe à bord postérieur plus arrondi et plus relevé en direction proximale; (8) condyle fibulaire moins développé postérieurement en vue externe; (9) gouttière rotulienne un peu plus étroite et un peu plus profonde; (10) aire poplitée beaucoup plus superficielle, plus étroite, bordée d'une crête prolongeant le condyle externe beaucoup plus saillante et formant une gouttière bien moins marquée

sur le bord proximal du condyle interne; (11) fosse intercondylienne beaucoup plus étroite et fossette plus nettement marquée dans le condyle interne.

Tibiotarse (pl. 9, fig. 2) : (1) attache ligamentaire formant une crête latérale très longue, épaisse, légèrement saillante et bordée d'une fossette profonde sur la face antérieure de la diaphyse comme chez *Cygnus* (crête et fossette sont inexistantes chez *Cereopsis*); (2) crête fibulaire épaisse et peu saillante comme chez *Cereopsis* et bordée d'une gouttière profonde jusqu'au foramen de l'artère médullaire comme chez *Cygnus*; (3) face antérieure de la diaphyse très peu bombée au niveau de la crête fibulaire, s'arrondissant et s'amincissant beaucoup plus distalement; (4) épiphyse distale un peu moins déjetée intérieurement que chez *Cygnus* sans être aussi droite que celle de *Cereopsis*; (5) gouttière du *peroneus profundus* beaucoup plus étroite, plus profonde et plus longue que chez *Cygnus* (très peu marquée chez *Cereopsis*); (6) pont sus-tendineux plus oblique, à ouverture distale très large; (7) proéminence ligamentaire externe directement en contact avec le condyle externe (chez *Cygnus* et *Cereopsis* cette proéminence est séparée du condyle par une gouttière plus ou moins bien marquée); (8) condyle externe aussi saillant que celui de *Cereopsis* mais à bord antéro-proximal très oblique comme chez *Cygnus*; (9) fosse intercondylienne postérieure semblant plus étroite et à bord interne semblant moins saillant que chez *Cygnus*.

Tarsométatarse (pl. 9, fig. 3) : (1) cotyle interne à bord interne moins saillant proximale-ment et à bord antérieur plus ouvert et plus saillant antérieurement; (2) proéminence intercotylienne moins large et à extrémité proximale plus aiguë vers le côté externe; (3) cotyle externe plus creusé et à bord antérieur moins incliné et descendant moins distalement; (4) crête calcanéenne interne très haute et très saillante et à bord postérieur développé en épaisse tubérosité comme chez *Cereopsis*; (5) crête calcanéenne externe beaucoup plus saillante; (6) deux crêtes calcanéennes médianes très peu marquées; (7) trois gouttières tendineuses totalement ouvertes, l'interne étant beaucoup plus profonde que les deux autres et l'externe étant très large, disposition qui rappelle celle de *Cereopsis* (chez *Cereopsis* les trois gouttières sont totalement ouvertes mais les crêtes calcanéennes médianes sont très saillantes; chez *Cygnus* les crêtes médianes sont sail-lantes et à bord postérieur développé en tubérosité comme l'interne et la gouttière interne est totalement fermée en canal); (8) diaphyse plus comprimée latéralement que celle de *Cygnus* sans être aussi grêle que celle de *Cereopsis*; (9) gouttière métatarsienne antérieure plus profonde; (10) gouttière métatarsienne postérieure profondément creu-sée sur la face externe de la crête calcanéenne externe et bord postéro-externe de la diaphyse très saillant comme chez *Cereopsis*; (11) foramen distal très grand comme chez *Cygnus* mais gouttière de l'extenseur externe beaucoup plus longue et profonde (cette gouttière n'est pratiquement pas marquée chez *Cereopsis*); (12) épiphyse distale beau-coup plus comprimée latéralement; (13) trochlée du doigt II très haute sur la diaphyse comme chez *Cygnus* mais plus comprimée, à aile peu importante et à bord interne de la gouttière médiane très saillant (cette saillie est également présente chez *Cereopsis*); (14) trochlée du doigt III plus comprimée latéralement et placée plus dans l'axe de la diaphyse que chez *Cygnus* et à gouttière médiane profondément creusée; (15) trochlée du doigt IV assez basse et à aile peu développée comme chez *Cereopsis* mais à gouttière médiane profonde comme celle de *Cygnus* et remontant beaucoup plus haut vers l'extrémité antéro-proximale de la trochlée; (16) échancrures intertrochléennes plus larges surtout l'externe; (17) bord externe de l'os, entre la trochlée du doigt IV et le foramen distal, très comprimé antéro-postérieurement de façon à former une crête latérale saillante, disposition similaire à celle de *Cereopsis*.

C. alphonsi est d'une taille à peu près égale à celle de *C. affinis*. On peut cependant séparer les deux espèces par leurs caractères ostéologiques.

Il faut noter que le seul os commun dans le matériel des deux espèces est le fémur. Le tibiotarse n'est représenté que par un fragment proximal à Rupelmonde et un fragment distal à Saint-Gérard-le-Puy; seule la diaphyse à hauteur de la crête fibulaire est présente chez les deux espèces. L'épiphyse distale de l'humérus et l'épiphyse proximale du coracoïde sont également représentées chez les deux espèces (les épiphyses proximales d'humérus sont en trop mauvais état de conservation chez les deux espèces pour pouvoir être comparées).

C. alphonsi se distingue par les caractères suivants :

Coracoïde : (1) tête plus épaisse et un peu plus bombée; (2) surface coraco-humérale un peu moins creusée; (3) facette furculaire plus profonde, à bord proximal formant une crête plus saillante; (4) canal triossique plus profond; (5) facette glénoïdale plus plate.

Humérus : (1) impression du *brachialis anticus* plus ovale et beaucoup plus profonde; (2) dépression brachiale plus superficielle et moins bien délimitée; (3) attache du ligament articulaire antérieur très petite et ovale (forme une surface très haute chez *C. affinis* pratiquement à la même hauteur que l'impression du *brachialis anticus*); (4) condyles beaucoup plus grêles surtout l'externe; (5) sillon intercondylien bien moins profond; (6) proéminence ectépicondylienne moins saillante; (7) gouttière entre le condyle externe et la proéminence ectépicondylienne ne descendant pas aussi loin sur la face externe; (8) fosse olécrânienne bien moins profonde; (9) gouttière tricépitale interne semblant plus superficielle.

Fémur : (1) tête beaucoup plus globuleuse; (2) crête trochantérienne moins saillante et un peu moins longue; (3) crête de l'obturateur moins marquée; (4) fossette entre la tête et la crête de l'obturateur bien moins profonde et moins bien délimitée; (5) diaphyse à amincissement moins marqué au tiers distal; (6) gouttière rotulienne un peu plus étroite; (7) aire poplitée un peu plus profonde; (8) bord postéro-interne du condyle interne un peu plus carré, surmonté d'une gouttière bien moins marquée; (9) fosse intercondylienne un peu plus étroite, à fossette un peu plus marquée; (10) condyle externe un peu plus saillant postérieurement; (11) gouttière fibulaire un peu plus profonde.

Tibiotarse : (1) crête fibulaire moins saillante; (2) gouttière plus marquée le long de la crête fibulaire sur la face antérieure de la diaphyse; (3) attache du fléchisseur formant une fine crête un peu plus saillante; (4) attache ligamentaire formant une crête tubéreuse légèrement plus épaisse et plus saillante.

C. lambrechtii est décrit uniquement sur un fragment distal d'humérus au demeurant fort mal figuré (Kurochkin, 1968, fig. 1). Cette espèce est plus petite que *C. affinis* et *C. alphonsi*.

Il me semble que l'humérus de *C. lambrechtii* ressemble plus à celui de *C. affinis* mais l'attache du ligament articulaire antérieur me paraît restreinte et la proéminence ectépicondylienne peu saillante, caractères que l'on retrouve chez *C. alphonsi*.

Remarque : l'espèce est assez rare à Saint-Gérard-le-Puy; le matériel observé, parmi lequel je n'ai pas trouvé d'os d'individus juvéniles, représente un nombre minimal de 3 individus.

Répartition stratigraphique et géographique : *C. alphonsi* n'est connu qu'à Saint-Gérand-le-Puy pour le moment.

Paléoécologie :

Les restes de *C. alphonsi* étant pour la plupart des os fragmentaires, il est difficile d'appréhender les proportions des segments osseux. Pour autant que j'ai pu l'observer, ces rapports sont sensiblement identiques à ceux des *Cygnus* actuels (fig. 6).

La taille de *C. alphonsi* étant très voisine de celle de *C. affinis* on peut admettre que la longueur de l'humérus de *C. affinis* est approximativement celle que devrait avoir l'humérus de *C. alphonsi*.

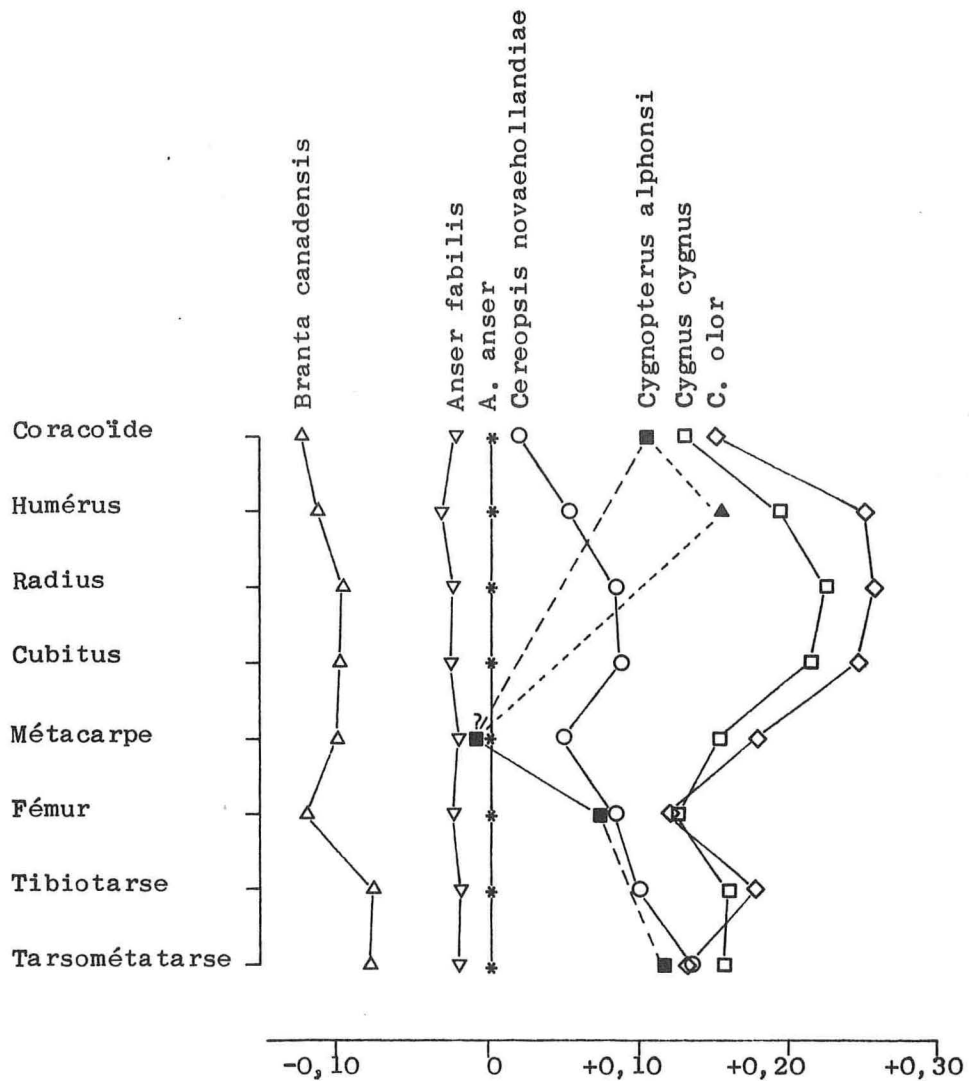


Fig. 6. — Diagramme de Simpson comparant la longueur totale des principaux segments osseux de *Cygnopterus alphonsi* et des genres actuels *Branta*, *Anser*, *Cereopsis* et *Cygnus*. (Le triangle noir représente l'humérus de *Cygnopterus affinis*).

Le métacarpe apparaît proportionnellement beaucoup plus court. Le dimorphisme sexuel est très marqué chez *Cygnus* (Bacher, 1967) et il est possible que le métacarpe attribué à *C. alphonsi* provienne d'une femelle ; mais il est également possible que cet os appartienne à une espèce distincte, plus petite que *C. alphonsi*. Le matériel me semble cependant très nettement insuffisant pour pouvoir trancher entre ces deux hypothèses.

La patte présente des proportions sensiblement identiques à celles de *Cygnus*. Il semblerait donc que l'écologie de *C. alphonsi* ait été assez proche de celle de *Cygnus*.

Il faut cependant noter que K. Lambrecht (1931a, 1933) relie l'importance de la crête deltoïde de l'humérus à de meilleures capacités de vol et la réduction du trochanter fémoral à une adaptation moindre à la nage ; les espèces de *Cygnopterus* devaient donc avoir un mode de vie légèrement moins aquatique que *Cygnus*.

La ressemblance des os de la patte de *C. alphonsi* avec ceux de *Cereopsis novaehollandiae* et leurs proportions relatives à peu près identiques (fig. 6) confirmeraient cette hypothèse. L'oie céréopse, espèce rare et confinée à l'Australie, est beaucoup plus terrestre qu'aquatique. Elle nage très mal et se trouve rarement dans l'eau ; par contre elle se déplace aisément à terre. Sans être aussi terrestre que l'oie céréopse *C. alphonsi* devait être probablement plus à l'aise sur la terre ferme que les cygnes actuels.

Les cygnes se rencontrent le plus souvent sur les lacs d'eau douce peu profonde mais ils fréquentent aussi les rivières d'eau stagnante, les eaux saumâtres, les criques d'eau salée et même les côtes marines calmes.

Ces oiseaux sont herbivores ; ils peuvent brouter grâce aux lamelles qui garnissent les bords du bec. Ils arrachent les herbes aquatiques en immergeant la tête et le cou, parfois en plongeant tout l'avant du corps mais ils ne plongent entièrement que très rarement. Ils broutent également les racines et les plantes des rives. Leur régime alimentaire comprend également des mollusques et des insectes capturés en fouillant la vase et parfois de petits poissons.

Ils sont souvent grégaires sauf en période de reproduction où les nids sont dispersés sur de très vastes territoires ; certaines espèces sont cependant coloniales. Le nid est construit sur les grèves caillouteuses, dans les massifs de roseaux ou les îlots et les amas de tiges sèches (Géroudet, 1959 ; Cramp *et alii*, 1977).

Les cygnes actuels vivent principalement sous des climats tempérés à froids de la zone holarctique. Quelques espèces européennes se rencontrent cependant en Afrique du Nord ; deux espèces se retrouvent sous des climats nettement plus chauds, *C. atratus* en Australie, en Tasmanie et en Nouvelle-Zélande et *C. melanocoryphus* dans toute l'Amérique du Sud.

La présence d'un oiseau voisin des cygnes à Saint-Gérard-le-Puy n'est donc pas significative d'un point de vue climatique.

Rapport avec les autres Anserinae fossiles :

Cygnopterus est l'un des plus anciens genres connus parmi les nombreux Anserinae fossiles avec les genres *Cygnavus* et *Guguschia*.

Cygnavus formosus de l'Oligocène inférieur du Kazakhstan (Kurochkin, 1968) et *C. senckenbergi* du Miocène inférieur d'Allemagne (Lambrecht, 1931a, 1933) sont très différents de *Cygnopterus* et me semblent également plus éloignés de *Cygnus*. Ces oiseaux étaient très robustes et, selon E.N. Kurochkin (1968), étaient bien moins adaptés à la nage mais, par contre, devaient être beaucoup moins maladroits à terre, s'éloignant plus de l'eau ; ils étaient probablement capables également de rester sur une seule patte à la manière des flamants et des grands échassiers.

Guguschia nailiae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Azerbaïdjan (Aslanova & Burczak-Abramowicz, 1968) est également très différent de *Cygnopterus* et de *Cygnus*.

Les deux autres genres fossiles de « cygnes », *Cygnanser* et *Paracygnus*, sont nettement différents des genres précédemment cités ; ils se distinguent en présentant à la fois des caractères de cygnes et d'oies.

Cygnanser csakvarensis du Pliocène inférieur de Hongrie (Lambrecht, 1933 ; Kretzoi, 1957) ressemble à la fois à *Cygnus* et à *Anser* tandis que *Paracygnus plattensis* du Pliocène supérieur du Nebraska (Short, 1969) présente des caractères communs avec *Cygnus* et avec *Branta*.

Le genre actuel *Cygnus* semble apparaître au Miocène supérieur avec *C. herrenthalsi* en Belgique ; il faut cependant noter que cette espèce n'est connue que par une seule phalange de la patte et qu'il semble difficile d'affirmer qu'il s'agisse du genre actuel avec cette seule pièce.

Les autres espèces sont *C. pristinus* du Pliocène de Mongolie (Kurochkin, 1971, 1976), *C. hibbardi* du Pléistocène inférieur d'Idaho (Brodkorb, 1958), *C. falconeri* du Pléistocène inférieur de Malte (Parker, 1865 ; Lambrecht, 1933 ; Northcote, 1982), *C. paloregonus* du Pléistocène moyen d'Oregon (Cope, 1878) et *C. sumnerensis* du Quaternaire de Nouvelle-Zélande (Oliver, 1955).

C. lacustris décrit dans le Pléistocène supérieur d'Australie (DeVis, 1905) ne serait pas un *Cygnus* véritable ; certaines pièces sont d'autre part attribuées à *Pelecanus conspicillatus* et à un « oiseau proche des oies » (Rich, 1982).

Les espèces actuelles de *Cygnus* sont très largement représentées dans les gisements quaternaires d'Europe et d'Amérique du Nord (Brodkorb, 1964, p. 233-234).

Les oies sont actuellement représentées principalement par les genres *Anser* et *Branta*. Divers genres fossiles ont été décrits, se rapprochant plus de l'un ou de l'autre de ces genres ; *Chenornis graculoides* du Miocène inférieur d'Italie (Portis, 1885) est proche de *Anser* alors que *Presbychen abavus* du Miocène moyen de Californie (Wetmore, 1930) et *Eremochen russeli* du Pliocène inférieur d'Oregon (Brodkorb, 1961) ressemblent plus à *Branta*.

Anserobranta tarabukini du Miocène supérieur de Moldavie (Kurochkin & Ganya, 1972) ressemble à la fois à *Anser* et *Branta* et de plus se rapproche par la taille de *Cygnus*.

Le genre actuel *Anser* est connu à partir du Miocène supérieur et le genre *Branta* semble plus tardif, n'apparaissant qu'au Pliocène inférieur.

Le genre actuel *Cereopsis* n'est pas signalé à l'état fossile mais il semblerait que le genre *Cnemiornis* du Quaternaire de Nouvelle-Zélande soit assez proche de ce genre ; *Thambetochen chauliodous* du Pléistocène des Iles Hawaï (Olson & Wetmore, 1976 ; Olson & James, 1982) s'en rapprocherait également. Ces deux genres fossiles représentent des oies à ailes réduites.

Les deux derniers genres actuels d'Anserinae, *Coscoroba* et *Stictonetta*, ne sont à ma connaissance pas connus à l'état fossile.

CONCLUSION

L'avifaune de Saint-Gérard-le-Puy n'avait pratiquement jamais été révisée depuis les travaux de A. Milne-Edwards (1863, 1867-71) mis à part quelques études ponctuelles.

Compte tenu du développement des connaissances en paléornithologie depuis cette époque, la révision de l'avifaune aquatique a conduit à des changements systématiques qui permettent une meilleure représentation des oiseaux existant déjà au début du Miocène. En particulier le gisement de Saint-Gérard-le-Puy marque l'apparition de divers types d'oiseaux encore actuels comme les cormorans, les pélicans et les dendrocynnes. Le Miocène verrait donc la mise en place progressive d'une avifaune proche de l'actuelle.

L'ensemble des données climatiques apportées par les oiseaux aquatiques de Saint-Gérard-le-Puy qui pour la plupart appartiennent à des genres actuels ou sont voisins de genres actuels que l'on trouve en zone tropicale laisserait à penser que le climat de Saint-Gérard-le-Puy à l'Aquitainien ait été à caractère tropical à intertropical humide (Cheneval, 1983a).

Seuls le plongeon *Colymboides minutus* et le cygne *Cygnopterus alphonsi* semblent, par comparaison avec les représentants actuels de ces deux groupes d'oiseaux, plus caractéristiques de zones holarctiques. Mais il serait possible que ces oiseaux aient été migrateurs; on pourrait alors envisager que leur aire de nidification ait été plus nordique et qu'ils ne soient venus à Saint-Gérard-le-Puy qu'au cours de la saison froide pour trouver des conditions climatiques plus avantageuses pour eux (Cheneval, 1983a).

Les oiseaux aquatiques ne représentant qu'une partie de l'abondante avifaune existant à Saint-Gérard-le-Puy, ces résultats pourront certainement être affinés par la révision encore à faire de l'avifaune non-aquatique.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier en tout premier lieu Mme C. Mourer-Chauviré sans les conseils de qui ce travail n'aurait pu aboutir. Je remercie MM. les Professeurs L. Ginsburg, L. David et P. Sartenaer pour m'avoir permis d'étudier le matériel des collections du Museum national d'Histoire naturelle de Paris, du Musée Guimet d'Histoire naturelle de Lyon et de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique de Bruxelles. Je remercie également M. le Professeur P. Brodkorb et MM. C.A. Walker et D.S. Wood pour m'avoir si aimablement envoyé du matériel de comparaison.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVAREZ R., 1977. — A Pleistocene avifauna from Jalisco, Mexico. *Contrib. Mus. Paleont., Univ. Michigan*, Ann Arbor, vol. 24, n° 19, p. 205-220, 2 fig., 2 tabl.
- AMMON L. von, 1918. — Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jungmiocäne Vogelwelt. *Adhandl. Naturwiss. Ver. Regensburg*, Munich, vol. 12, 69 p., 10 fig., 1 tabl.
- ASLANOVA S.M. & BURCZAK-ABRAMOWICZ N.I., 1968. — A fossil swan from the Maykopian series of Azerbaydzhan. *Act. zool. cracov.*, Cracovie, t. 13, n° 14, p. 325-338, 1 fig., 3 tabl., pl. 11-14.
- BACHER A., 1967. — Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Schwäne und Gänse. Inaugural-Disertation. *Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München édit.*, 109 p., 51 fig., 9 diagrammes.
- BICKART K.J., 1981. — A new thick-knee, *Burhinus*, from the Miocene of Nebraska, with comments on the habitat requirements of the *Burhinidae* (Aves: Charadriiformes). *Journ. Vert. Paleont.*, Norman, vol. 1, n° 3-4, p. 273-277, 2 fig.
- BLONDEL J. & ISENMANN P., 1981. — Guide des oiseaux de Camargue. *Delachaux-Niestlé édit.*, Neuchâtel, 344 p., 40 pl., nombreuses fig. et tabl.
- BRODKORB P., 1952. — The types of Lambrecht's fossil bird genera. *Condor*, Los Angeles, vol. 54, p. 174-175.
- BRODKORB P., 1953a. — A review of the Pliocene loons. *Condor*, Los Angeles, vol. 55, p. 211-214, 1 fig., 1 tabl.
- BRODKORB P., 1953b. — A Pliocene flamingo from Florida. *Nat. Hist. Misc.*, Chicago, n° 124, 3 p., 2 fig.
- BRODKORB P., 1955. — The avifauna of the Bone Valley formation. *Florida Geol. Surv., Rep. Investig.*, Tallahassee, n° 14, 57 p., 8 tabl., 11 pl.
- BRODKORB P., 1956. — Two new birds from the Miocene of Florida. *Condor*, Los Angeles, vol. 58, n° 5, p. 367-370, 2 fig.
- BRODKORB P., 1958. — Fossil birds from Idaho. *Wilson Bull.*, New York, vol. 70, n° 3, p. 237-242, 1 fig.
- BRODKORB P., 1961. — Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon. *Quart. Journ. Florida Acad. Sc.*, Gainesville, vol. 24, n° 3, p. 169-184, 7 fig.
- BRODKORB P., 1963a. — Catalogue of fossil birds. Part 1: Archaeopterygiformes through Ardeiformes. *Bull. Florida State Mus.*, Gainesville, vol. 7, n° 4, p. 179-293.
- BRODKORB P., 1963b. — Fossil birds from the Alachua Clay of Florida. *Florida Geol. Surv.*, Tallahassee, sp. publ. n° 2, pap. n° 4, 17 p., 3 pl.
- BRODKORB P., 1963c. — Miocene birds from the Hawthorne formation. *Quart. Journ. Florida Acad. Sc.*, Gainesville, vol. 26, n° 2, p. 159-167, 1 pl.
- BRODKORB P., 1964. — Catalogue of fossil birds. Part 2: Anseriformes through Galliformes. *Bull. Florida State Mus.*, Gainesville, vol. 8, n° 3, p. 195-335.
- BRODKORB P., 1970. — Two fossil owls from the Aquitanian of France. *Quart. Journ. Florida Acad. Sc.*, Gainesville, vol. 32, n° 2, p. 159-160.
- BRODKORB P., 1973. — Pleistocene birds from the Valley of Mexico. *Auk*, Lancaster, vol. 90, n° 2, p. 438-440, 1 tabl.
- BRODKORB P., 1980. — A new fossil heron (Aves: *Ardeidae*) from the Omo basin of Ethiopia, with remarks on the position of some other species assigned to the *Ardeidae*. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 330, p. 87-92, 1 fig., 4 tabl.
- BRODKORB P. & MOURER-CHAUVIRÉ C., 1984. — A new species of cormorant (Aves: *Phalacrocoracidae*) from the Pleistocene of Olduvai Gorge, Tanzania. *Geobios*, Lyon, n° 17, fasc. 3, p. 331-337, 1 fig., 2 tabl., 1 pl.
- BROWN L.H., URBAN E.K. & NEWMAN K., 1982. — The birds of Africa, vol. 1. *Academic press edit.*, Londres, 521 p., 32 pl., nombreuses fig. et cartes.
- CAMPBELL K.E., 1976. — An early Pleistocene avifauna from Harle XVA, Florida. *Wilson Bull.*, New York, vol. 88, n° 2, p. 345-347, 1 fig.
- CAMPBELL K.E., 1979. — The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, Northwestern Peru. *Life Sc. Contrib. roy. Ontario Mus.*, Toronto, n° 118, 203 p., 31 fig., 12 tabl.
- CHENEVAL J., 1982. — Les *Anatidae* (Aves, Anseriformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). *Symposium international G. Cuvier* (Montbéliard, 1982), 13 p., 1 fig., 1 tabl., 1 pl. (présenté le 27 octobre 1982; sous presse).
- CHENEVAL J., 1983a. — Révision de l'avifaune aquatique du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) (Gaviiformes à Anseriformes). *Thèse Doct. 3ème cycle Univ. Cl. Bernard - Lyon I*, n° 1380, 220 p., 29 fig., 19 tabl., 17 pl., dactyl. (inédit).
- CHENEVAL J., 1983b. — Révision du genre *Palaelodus* MILNE-EDWARDS, 1863 (Aves, Phoenicopteriformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). *Geobios*, Lyon, n° 16, fasc. 2, p. 179-191, 1 fig., 1 tabl., 1 pl.
- CHENEVAL J., 1984. — *Grallavis edwardsi* (LYDEKKER, 1891), nouveau genre d'oiseau (Ciconiiformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). *Bull. Soc. linn. Lyon*, n° 2, p. 43-60, 1 fig., 1 tabl., 4 pl.
- COLLINS C.T., 1964. — Fossil ibises from the Rexroad fauna of the Upper Pliocene of Kansas. *Wilson Bull.*, New York, vol. 76, n° 1, p. 43-49, 2 fig., 1 tabl.
- COLLINS C.T., 1976. — A review of the Lower Miocene swifts (Aves: *Apodidae*). *Smiths. Contrib. Paleobiol.*, Washington, n° 27, p. 129-132, 1 fig.
- COMPTON L.V., 1936. — The cranium of the Miocene gannet *Moris vagabondus* WETMORE. *Proc. California Acad. Sc.*, San Francisco, vol. 23, n° 5, p. 83-84, 1 fig.

- COPE E.D., 1871. — Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Trans. amer. Phil. Soc.*, Philadelphie, n.s., vol. 14, p. 1-252, fig. 1-55, pl. 1-14.
- COPE E.D., 1878. — Descriptions of new extinct vertebrata from the Upper Tertiary and Dakota formations. *Bull. US Geol. Surv. Terr.*, Washington, vol. 4, n° 2, art. 16, p. 379-396.
- CRACRAFT J., 1971. — Systematics and evolution of the Gruiformes (Class, Aves). 2. Additional comments on the *Bathornithidae*, with descriptions of new species. *Amer. Mus. Novit.*, New York, n° 2449, 14 p., 6 fig.
- CRACRAFT J., 1972. — A new Cretaceous charadriiform family. *Auk*, Lancaster, vol. 89, n° 1, p. 36-46, 3 fig., 2 tabl.
- CRACRAFT J., 1973. — Systematics and evolution of the Gruiformes (Class, Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. *Bull. amer. Mus. nat. hist.*, New York, vol. 151, art. 1, 127 p., 51 fig., 49 tabl.
- CRAMP *et alii*, 1977. — Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 1: Ostrich to ducks. *Oxford University édit.*, 722 p., 108 pl., nombreuses fig. et cartes.
- CROIZET J.B., 1833. — Sur les débris fossiles de l'Auvergne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 1ère sér., t. 4, p. 22-26.
- DAVIES W., 1880. — On some fossil bird-remains from the Siwalik Hills in the British Museum. *Geol. Mag.*, Londres, decade 2, vol. 7, n° 1, p. 18-27, pl. 2.
- DeVIS C.W., 1892. — Residue of the extinct birds of Queensland as yet detected. *Proc. linn. Soc. New South Wales*, Sydney, sér. 2, vol. 6, p. 437-456.
- DeVIS C.W., 1905. — A contribution to the extinct avifauna of Australia. *Ann. Queensland Mus.*, Brisbane, n° 6, p. 3-25.
- DOLLFUS G.F., 1911. — Notes géologiques sur le bassin tertiaire de Saint-Gérard-le-Puy, Montaigu-le-Blin et la vallée de la Besbre (Allier). *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, Paris, vol. 21, n° 128, p. 23-30, pl. 2.
- DOMNANDO, 1833. — Gisement d'*Anaplotherium* de Saint-Gérard-le-Puy. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 1ère sér., t. 4, p. 30.
- DONSIMONI M., 1975. — Etude des calcaires lacustres de l'Oligocène supérieur et de l'Aquitainien du bassin de Limagne (Massif Central, France). *Thèse 3ème cycle Univ. Paris VI*, 201 p., 1 carte, 14 fig., 25 pl., dactyl. (inédit).
- FRAAS O., 1870. — Die Fauna von Steinheim mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier und Vogelreste des Steinheimer Beckens. *Schweizerbart édit.*, Stuttgart, 54 p., 11 pl.
- GEOFFROY-SAINT-HILAIRE I., 1833. — Considérations sur des ossements fossiles la plupart inconnus, trouvés et observés dans les bassins de l'Auvergne. *Rev. encyclop.*, Paris, t. 59, p. 76-95.
- GÉROUDET P., 1959. — Les palmipèdes. *Delachaux-Niestlé édit.*, Neuchâtel, 2ème édit., 284 p., 59 fig., 48 pl.
- GÉROUDET P., 1967. — Les échassiers. *Delachaux-Niestlé édit.*, Neuchâtel, 3ème édit., 290 p., 53 fig., 24 pl.
- GERVAIS P., 1844. — Remarques sur les oiseaux fossiles. *Thèse Géol. Fac. Sc. Paris*, n° D.1405, 40 p.
- GERVAIS P., 1848-52. — Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés). *Bertrand édit.*, Paris, t. 1, 271 p.; t. 2, 91 p.; t. 3, 80 pl.
- GERVAIS P., 1849. — Oiseaux et reptiles fossiles de France. *Mém. Acad. Sc. Lettres Montpellier*, t. 1, p. 220-223.
- GIRAUD J., 1902. — Etudes géologiques sur la Limagne (Auvergne). *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, Paris, t. 13, n° 87, p. 1-410, 97 fig., 2 pl.
- GRIGORESCU D. & KESSLER E., 1977. — The middle Sarmatian avian fauna of South Dobrogea. *Rev. roum. Géol. Géophys. Géogr.*, Budapest, t. 21, p. 93-108, 1 tabl., 5 pl.
- HARRISON C.J.O., 1975a. — The taxonomic status of Milne-Edwards's fossil Sulids. *Bull. Brit. Ornith. Club*, Londres, vol. 95, n° 2, p. 51-54.
- HARRISON C.J.O., 1975b. — *Empheresula*: new name for *Parasula* HARRISON 1975. *Bull. Brit. Ornith. Club*, Londres, vol. 95, n° 4, p. 175.
- HARRISON C.J.O., 1976. — The wing proportions of the Eocene diver *Colymboides anglicus*. *Bull. Brit. Ornith. Club*, Londres, vol. 96, n° 2, p. 64-65.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1976a. — Cranial material of Oligocene and Miocene flamingos: with a description of a new species from Africa. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Géol.)*, Londres, vol. 27, n° 4, p. 305-312, fig. 5-10, pl. 6.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1976b. — A new pelican from Olduvai. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Géol.)*, Londres, vol. 27, n° 4, p. 315-320, fig. 11, pl. 7.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1976c. — Birds of the British Upper Eocene. *Zool. Journ. Linn. Soc.*, Londres, vol. 59, n° 4, p. 323-351, 7 pl.
- HARRISON C.J.O., 1979. — The herons (*Ardeidae*) of the old world Lower Tertiary. In HARRISON C.J.O. & WALKER C.A.: Studies in Tertiary avian paleontology. *Tert. Res. Sp. Pap.*, Rotterdam, n° 5, p. 11-17, 2 fig.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1979a. — A recent and an extinct cormorant species from the Middle Pleistocene of Tanzania. *Ostrich*, Johannesburg, vol. 50, p. 182-183, 1 fig.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1979b. — Brief note: New names for two Upper Eocene bird genera. *Tert. Res.*, Londres, vol. 2, n° 3, p. 110.
- HARRISON C.J.O., 1980. — Fossil birds from afro-tropical Africa in the collection of the British Museum (natural History). *Ostrich*, Pretoria, vol. 51, p. 92-98, 2 fig.
- HARRISON C.J.O. & WALKER C.A., 1982. — Fossil birds from the Upper Miocene of Northern Pakistan. *Ter. Res.*, Leyde, vol. 4, n° 2, p. 53-69, 2 fig., 3 pl.
- HOCH E., 1980. — A new Middle Eocene shorebird (Aves: Charadriiformes, Charadrii) with columboid features. *Contrib. Sc. nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 330, p. 33-49, 6 fig.
- HOU L.H., 1982. — New form of the *Threskiornithidae* from the Upper Eocene of the Minggang, Henan. *Vert. Palasiat.*, Pékin, vol. 20, n° 3, p. 196-203, 2 fig., 1 pl. (en chinois, résumé anglais).
- HOWARD H., 1931. — The avifauna of Emirville shellmound. *Univ. California Publ. Zool.*, Berkeley, vol. 32, p. 301-394, 55 fig., 4 pl.

- HOWARD H., 1932. — A new species of cormorant from the Pliocene deposits near Santa Barbara, California. *Condor*, Los Angeles, vol. 34, p. 118-120, fig. 19.
- HOWARD H., 1936. — A new fossil bird locality near Playa del Rey, California, with description of a new species of sulid. *Condor*, Los Angeles, vol. 38, p. 211-214, fig. 37.
- HOWARD H., 1949. — New avian records for the Pliocene of California. *Contrib. Paleont., Carnegie Inst. Washington*, n° 584, art. 6, p. 177-199, 3 pl.
- HOWARD H., 1955. — Fossil birds from Manix Lake California. *Geol. Surv., Prof. Pap.*, Washington, n° 264-J, p. 199-205, fig. 42, 4 tabl., pl. 50.
- HOWARD H., 1958. — Miocene sulids of Southern California. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 25, 15 p., 3 fig., 3 tabl.
- HOWARD H., 1962. — A new Miocene locality record for *Puffinus diatomicus* and *Sula willetti*. *Condor*, Los Angeles, vol. 64, p. 512-513.
- HOWARD H., 1964. — Fossil Anseriformes In DELACOUR J.: The waterfowl of the world, vol. 4. *County Life édit.*, Londres, p. 233-326, 5 fig., 5 tabl., 10 pl.
- HOWARD H., 1965. — A new species of cormorant from the Pliocene of Mexico. *Bull. South. California Acad. Sc.*, Los Angeles, vol. 64, n° 1, p. 50-55, 1 fig., 1 tabl.
- HOWARD H., 1966a. — Pliocene birds from Chihuahua, Mexico. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 94, 12 p., 1 fig., 2 tabl.
- HOWARD H., 1966b. — Additional avian records from the Miocene of Sharktooth Hill, California. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 114, 11 p., 1 fig., 6 tabl.
- HOWARD H., 1968. — Tertiary birds from Laguna Hills, Orange County, California. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 142, 21 p., 2 fig.
- HOWARD H., 1978. — Late Miocene marine birds from Orange County, California. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 290, 26 p., 4 fig., 2 tabl.
- HOWARD H., 1980. — Illustrations of avian osteology taken from "The avifauna of Emerville shellmound". *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 330, p. xxvii-xxxviii, 54 fig.
- HOWARD H., 1982. — Fossil birds from Tertiary marine beds at Oceanside, San Diego County, California, with descriptions of two new species of the genera *Uria* and *Cepphus* (Aves: *Alcidae*). *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 341, 15 p., 3 fig., 3 tabl.
- JENKIN P.M., 1956-57. — The filter-feeding and food of flamingoes (Phonicopter). *Phil. Trans. roy. Soc. London*, sér. B, vol. 240, p. 401-493, 19 fig., 17 tabl., pl. 14-17.
- JULIEN P.A., 1881. — La Limagne et les bassins tertiaires du Plateau central. *Mont Louis édit.*, Clermont-Ferrand, 34 p., 1 pl.
- JUNG J., 1946. — Géologie de l'Auvergne et de ses confins bourbonnais et limousins. *Mém. Carte géol. Fr.*, Paris, 372 p., 136 fig., 14 pl.
- KASHIN G.N., 1977. — A new avian generic name to replace a preoccupied name. *Paleont. Journ.*, Washington, vol. 11, n° 3, p. 387.
- KASHIN G.N., 1978. — The replacement of a preoccupied generic name in the class Aves. *Paleont. Journ.*, Washington, vol. 12, n° 1, p. 131-132.
- KORZUN L.P., 1981. — On the phylogenetic relations between divers (Gaviiformes) and grebes (Podicipediformes). *Zool. Zurn.*, Moscou, t. 60, n° 10, p. 1523-1532, 3 fig. (en russe, résumé anglais).
- KRETZOI M., 1957. — Bird-remains from the Hipparion-fauna of Csákvár. *Aquila*, Budapest, vol. 63-64, p. 239-248, fig. 37-51.
- KUROCHKIN E.N., 1968. — New Oligocene birds from Kazakhstan. *Paleont. Journ.*, Washington, vol. 2, n° 1, p. 83-90, 5 fig.
- KUROCHKIN E.N., 1971. — K avifauna pliotzena Mongolii. *Trud. Sovm. Sovets. Mongolsk. Geol. Eksped.*, Moscou, vol. 3, p. 58-67 (en russe).
- KUROCHKIN E.N., & GANYA I.M., 1972. — Ptitsy srednego sarmata Moldavii In Pozvonoibie Neogena i Pleistocena Moldavii. *Akademiya Nauk Moldavskoy SSR édit.*, Kichinev, p. 45-70, 12 fig., 2 pl. (en russe).
- KUROCHKIN E.N., 1976. — Novie dannie o ptipzah Pliotzena zapadnoi Mongolii. *Trud. Sovm. Sovets. Mongolsk. Paleont. Eksped.*, Moscou, vol. 3, p. 51-67, 11 fig., 2 tabl. (en russe).
- LAMBRECHT K., 1931a. — *Cygnopterus* und *Cygnavus*, zwei fossile Schwäne aus dem Tertiär Europas. *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, Bruxelles, t. 7, n° 31, 6 p., 2 pl.
- LAMBRECHT K., 1931b. — Fortschritte der Palaeo-ornithologie. *Proc. 7th Intern. Ornith. Congress* (Amsterdam, 1930), p. 73-99, 1 fig.
- LAMBRECHT K., 1933. — Handbuch der Palaeornithologie. *Borntraeger édit.*, Berlin, 1029 p., 209 fig., 4 pl.
- LAUNAY L. de, 1922-23. — Etudes sur le Plateau central. Chapitre 5: Notes sur le terrain tertiaire de la Limagne bourbonnaise. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, Paris, vol. 26, n° 147, 146 p., 67 fig.
- LUCAZEAU G., 1959. — Observations paléontologiques sur les oiseaux fossiles des faluns de Saucats. *DES Fac. Sc. Univ. Bordeaux*, 59 p., 14 pl., 6 tabl., dactyl. (inédit).
- LYDEKKER R., 1884. — Siwalik birds In Indian tertiary and posttertiary vertebrata. *Mem. Geol. Surv. India, Paleont. ind.*, Calcutta, sér. 10, vol. 3, p. 135-145, pl. 14-15.
- LYDEKKER R., 1886. — Note on some vertebrata from the Red Crag. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, vol. 42, p. 364-368, 2 fig.
- LYDEKKER R., 1891a. — Catalogue of the fossil birds in the British Museum. *British Museum édit.*, Londres, 368 p., 75 fig.
- LYDEKKER R., 1891b. — On British fossil birds. *Ibis*, Londres, sér. 6, vol. 3, art. 34, p. 381-410.

- LYDEKKER R., 1891c. — On remains of a large stork from the Allier Miocene. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 476-479, 2 fig.
- MARSH O.C., 1870. — Notice of some fossil birds from the cretaceous and tertiary formations. *Amer. Journ. Sc. Arts*, New Haven, vol. 49, 16 p.
- MARTIN L.D. & MENGEL R.M., 1975. — A new species of anhinga (*Anhingidae*) from the Upper Pliocene of Nebraska. *Auk*, Lancaster, vol. 92, n° 1, p. 137-140, 2 fig.
- MARTINI E., 1974. — Vogelreste aus dem Miozän von Ravolzhausen (Kr. Hanau, Hessen). *Notizbl. Hess. Land. Bodenforsch. Wiesbaden*, n° 102, p. 136-142, pl. 8-9.
- MAYR E. & COTTRELL G.W., 1979. — Check-list of birds of the world, vol. I, 2ème édit. *Museum of comparative zoology édit.*, Cambridge, 547 p.
- MILLER A.H. & BOWMAN R.I., 1956. — Fossil birds of the Late Pliocene of Cita Canyon, Texas. *Wilson Bull.*, New York, vol. 68, n° 1, p. 38-46, 1 fig., 4 tabl.
- MILLER A.H., 1963. — The fossil flamingos of Australia. *Condor*, Los Angeles, vol. 65, n° 4, p. 289-299, 6 fig.
- MILLER A.H., 1966. — The fossil pelicans of Australia. *Mem. Queensland Mus.*, Brisbane, vol. 14, part 5, p. 181-190, 1 fig.
- MILLER L., 1925. — Avian remains from the Miocene of Lompoc, California. *Contrib. Paleont.*, Washington, n° 349, art. 6, p. 107-117, 1 fig., 9 pl.
- MILLER L., 1929. — A new cormorant from the Miocene of California. *Condor*, Los Angeles, vol. 31, p. 167-172, fig. 58-59.
- MILLER L., 1935. — New bird horizons in California. *Univ. California Los Angeles Publ. Biol. Sc.*, vol. 1, n° 79, p. 73-80, 2 fig., 2 tabl.
- MILLER L., 1944. — A Pliocene flamingo from Mexico. *Wilson Bull.*, New York, vol. 56, p. 77-82, 2 fig., 2 tabl.
- MILLER L. & BOWMAN R.I., 1958. — Further bird remains from the San Diego Pliocene. *Contrib. Sc., nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, n° 20, 15 p., 5 fig., 2 tabl.
- MILLER L., 1961. — Birds from the Miocene of Sharktooth Hill, California. *Condor*, Los Angeles, vol. 63, n° 5, p. 399-402, 1 fig.
- MILLER L., 1962. — A new albatross from the Miocene of California. *Condor*, Los Angeles, vol. 64, n° 6, p. 471-472, 1 fig.
- MILNE-EDWARDS A., 1863. — Mémoire sur la distribution géologique des oiseaux fossiles et description de quelques espèces nouvelles. *Ann. Sc. nat.*, Paris, 4^e sér., t. 20, p. 132-176, pl. 4; même article avec titre légèrement différent *In Bull. Soc. philom.*, Paris, p. 61-64; *C.R. Acad. Sc.*, Paris, t. 56, p. 1219-1222; *Rev. Soc. sav.*, Paris, 1^{er} sér., t. 4, p. 1-5.
- MILNE-EDWARDS A., 1867-71. — Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. *Masson édit.*, Paris, t. 1, 472 p.; t. 2, 627 p.; atlas, t. 1, pl. 1-96, t. 2, pl. 97-200.
- MILNE-EDWARDS A., 1870. — Observations sur la faune ornithologique du Bourbonnais pendant la période tertiaire moyenne. *Bibl. Ecole Hautes Et.*, Paris, t. 3, art. 3, 6 p.; même article avec titre légèrement différent *In Bull. Assoc. scient. Fr.*, Paris, t. 7, p. 280-282; *C.R. Acad. Sc.*, Paris, t. 70, p. 557-559; *Ann. Sc. géol.*, Paris, t. 2 (1871), mém. 2, 6 p.
- MILNE-EDWARDS A., 1872. — Résumé des recherches sur les oiseaux fossiles. *Ann. Sc. nat.*, Paris, t. 16, art. 2, 7 p.; même article avec titre légèrement différent *In Bibl. Ecole Hautes Et.*, Paris, t. 6, art. 2, 7 p.; *Bull. Assoc. scient. Fr.*, Paris, t. 10, p. 99-103; *C.R. Acad. Sc.*, Paris, t. 74, p. 1030-1034.
- MILNE-EDWARDS A., 1874. — Observations sur les oiseaux fossiles des Faluns de Saucats et de la Molasse de Léognan. *Bibl. Ecole Hautes Et.*, Paris, t. 11, art. 3, 12 p., pl. 11-12; même article *In Ann. Sc. géol.*, Paris, t. 6 (1875), art. 1, 12 p., pl. 1-2.
- MORENO F. & MERCERAT A., 1891. — Catalogue des oiseaux fossiles de la république argentine conservés au musée de La Plata. *An. Mus. La Plata, Paleont. argent.*, n° 1, 71 p., 21 pl.
- MOSELEY C. & FEDUCCIA A., 1975. — Upper Pliocene herons and ibises from North America. *Univ. Michigan Mus., Paleont., Pap. Paleont.*, Ann Arbor, n° 12, p. 71-74, 1 fig.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., 1975a. — Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Thèse Doct. Etat Univ. Cl. Bernard - Lyon I*, n° 75-14 et *Docum. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, n° 64, fasc. 1, p. 1-261, fig. 1-31, tabl. 1-34, 22 pl.; fasc. 2, p. 262-624, fig. 32-72, tabl. 35-89.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., 1975b. — Les oiseaux (Aves) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de La Fage à Noailles (Corrèze). *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, fasc. 13, p. 89-112, fig. 24-32, pl. 10-12.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., 1978. — Oiseaux *In* PAICHELER J.C. *et alii* : Le bassin lacustre miocène de Bes-Konak (Anatolie-Turquie) : géologie et introduction à la paléontologie des vertébrés. *Geobios*, Lyon, n° 11, fasc. 1, p. 52-54, pl. 4.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., 1983. — Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). 1. Sous-ordre *Cariamae* (*Cariamidae* et *Phorusrhacidae*). Systématique et biostratigraphie. *Palaovertebrata*, Montpellier, vol. 13, fasc. 4, p. 83-143, 5 fig., 9 tabl., 5 pl.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. & CHENEVAL J., 1983. — Les *Sagittariidae* fossiles (Aves, Accipitriformes) de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et du Miocène inférieur de Saint-Gérard-le-Puy. *Geobios*, Lyon, n° 16, fasc. 4, p. 443-460, 1 fig., 2 tabl., 3 pl.
- MURRAY B.G., 1970. — A redescription of two Pliocene cormorants. *Condor*, Los Angeles, vol. 72, p. 293-298, 7 tabl.
- NORTHCOTE E.M., 1982. — Size, form and habit of the extinct maltese swan *Cygnus falconeri*. *Ibis*, Londres, vol. 124, p. 148-158, 1 fig., 7 tabl., pl. 7-9.
- OBÉRHOLSER H.C., 1905. — Notes on the nomenclature of certain genera of birds. *Smiths. Misc. Coll.*, Washington, vol. 48, n° 1574, p. 59-68.
- OLIVER W.R.B., 1955. — New Zealand birds. *Reed édit.*, Wellington, 2^e édit., 661 p.

- OLSON S.L., 1975. — An evaluation of the supposed anHINGA of Mauritius. *Auk*, Lancaster, vol. 92, n° 2, p. 374-376, 1 tabl.
- OLSON S.L. & WETMORE A., 1976. — Preliminary diagnoses of two extraordinary new genera of birds from Pleistocene deposits in the Hawaiian Islands. *Proc. Biol. Soc. Washington*, vol. 89, n° 18, p. 247-258, 6 fig.
- OLSON S.L. & STEADMAN D.W., 1977. — A new genus of flightless ibis (*Threskiornithidae*) and other fossil birds from cave deposits in Jamaica. *Proc. Biol. Soc. Washington*, vol. 90, n° 2, p. 447-457, 4 fig.
- OLSON S.L. & FEDUCCIA A., 1980. — Relationships and evolution of flamingos (Aves: *Phoenicopteridae*). *Smiths. Contrib. Zool.*, Washington, n° 316, 73 p., 40 fig.
- OLSON S.L., 1981. — The generic allocation of *Ibis pagana* MILNE-EDWARDS, with a review of fossil ibises (Aves: *Threskiornithidae*). *Journ. Vert. Paleont.*, Norman, vol. 1, n° 2, p. 165-170, 2 fig.
- OLSON S.L. & JAMES H.F., 1982. — Prodomus of the fossil avifauna of the Hawaiian Islands. *Smiths. Contrib. Zool.*, Washington, n° 365, 59 p., 12 fig., 5 tabl.
- ONO K., 1980a. — Comparative osteology of three species of Japanese cormorants of the genus *Phalacrocorax* (Aves, Pelecaniformes). *Bull. Nat. Sc. Mus.*, Tokyo, sér. C (géol.), vol. 6, n° 4, p. 129-151, 15 fig., 2 tabl.
- ONO K., 1980b. — Pliocene tubinare birds from Kakegawa, Shizuoka prefecture, Japan. *Mem. Nat. Sc. Mus.*, Tokyo, n° 13, p. 29-34, 3 fig., 1 tabl., pl. 2 (en japonais, résumé anglais).
- PARKER W.K., 1865. — Preliminary notes on some fossil birds from the Zebbug Cave, Malta. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 752-753.
- PAYNE R.B. & RISLEY C.J., 1976. — Systematics and evolutionary relationships among the herons (*Ardeidae*). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, Ann Arbor, n° 150, 115 p., 47 fig., 8 tabl.
- PETERS D.S., 1983. — Die « Schnepfenralle » *Rhynchaetes messelensis* WITTICH 1898 ist ein Ibis. *Journ. Ornith.*, Berlin, vol. 124, n° 1, p. 1-27, 11 fig., 1 tabl.
- POMEL A., 1846a. — Quelques nouvelles considérations sur la paléontologie de l'Auvergne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 2^e sér., t. 3, p. 198-231.
- POMEL A., 1846b. — Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains tertiaires du département de l'Allier. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 2^e sér., t. 3, p. 353-373.
- POMEL A., 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. *Ballière édit.*, Paris, 193 p.
- PORTIS A., 1885. — Contribuzioni alla ornitologia italiana. *Mem. reale Acad. Sc. Torino*, sér. 2, t. 36, p. 361-383, 2 pl.
- REGALIA E., 1902. — Sette uccelli pliocenici del Pisano e del Valdarno superiore. *Paleont. ital.*, Pise, vol. 8, p. 219-238, pl. 27.
- RICH P.V., 1972. — A fossil avifauna from the Upper Miocene Beglia formation of Tunisia. *Notes Serv. géol.*, Tunis, n° 35, p. 29-66, 9 fig., 8 tabl.
- RICH P.V. & VAN TETS G.F., 1981. — The fossil pelicans of Australasia. *Rec. South Austr. Mus.*, Adelaïde, vol. 18, n° 12, p. 235-264, 7 fig., 19 tabl.
- RICH P.V., 1982. — Fossil birds of Australia and New Guinea: their biogeographic, phylogenetic and biostratigraphic input. In RICH P.V. & THOMPSON E.M.: The fossil vertebrate record of Australasia. *Monash University édit.*, Clayton, p. 235-384, 55 fig., 5 tabl.
- SHORT L.L., 1969. — A new genus and species of gooselike swan from the Pliocene of Nebraska. *Amer. Mus. Novit.*, New York, n° 2369, 7 p., 1 fig.
- SHUFELDT R.W., 1891. — Fossil birds from the Equus beds of Oregon. *Amer. Natur.*, Lancaster, vol. 25, p. 818-821.
- SHUFELDT R.W., 1892. — A study of the fossil avifauna of the Equus beds of the Oregon desert. *Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 9, p. 389-425.
- SHUFELDT R.W., 1896. — Fossil bones of birds and mammals from Grotto Pietro Tamponi and Grive-St-Alban. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 507-516, pl. 24.
- SHUFELDT R.W., 1915a. — Fossil remains of the extinct cormorant *Phalacrocorax macropus* found in Montana. *Auk*, Lancaster, vol. 32, p. 485-488, pl. 30.
- SHUFELDT R.W., 1915b. — Fossil birds in the Marsh collection of Yale University. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sc.*, New Haven, vol. 19, p. 5-78, 15 pl.
- STORER R.W., 1956. — The fossil loon, *Colymboides minutis*. *Condor*, Los Angeles, vol. 58, p. 413-426, 4 fig., 2 tabl.
- SVEC P., 1980. — Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. *Cas. Miner. Geol.*, Prague, t. 25, n° 4, p. 377-387, 4 tabl., 1 pl.
- SVEC P., 1981. — Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia, part II. *Cas. Miner. Geol.*, Prague, t. 26, n° 1, p. 45-56, 2 tabl., 4 pl.
- SVEC P., 1982. — Two new species of diving birds from the Lower Miocene of Czechoslovakia. *Cas. Miner. Geol.*, Prague, t. 27, n° 3, p. 243-260, 9 fig., 2 tabl., 2 pl.
- VILLALTA J.P., 1963. — Las aves fosiles del Mioceno espanol. *Bol. R. Soc. Espan. Hist. nat.*, Madrid, t. 61, n° 2, p. 263-285, 5 pl., 1 tabl.
- WETMORE A., 1926. — Observations on fossil birds described from the Miocene of Maryland. *Auk*, Lancaster, vol. 43, p. 462-468.
- WETMORE A., 1930. — Fossil birds remains from the Tremblor formation near Bakersfield, California. *Proc. California Acad. Sc.*, San Francisco, vol. 19, n° 8, p. 85-93, 7 fig.
- WETMORE A., 1933. — Pliocene bird remains from Idaho. *Smiths. Misc. Coll.*, Washington, vol. 87, n° 20, 12p., 8 fig.
- WETMORE A., 1935. — On the genera *Oligocorax* and *Miocorax*. *Auk*, Lancaster, vol. 52, p. 75-76.
- WETMORE A., 1938. — A Miocene booby and other records from the Calvert formation of Maryland. *Proc. US Nat. Mus.*, Washington, vol. 85, n° 3030, p. 21-25, fig. 2-3.

- WETMORE A., 1940. — Fossil bird remains from Tertiary deposits in the United States. *Journ. Morphol.*, Philadelphie, vol. 66, n° 1, p. 25-38, 14 fig.
- WETMORE A., 1943. — Fossil birds from the Tertiary deposits of Florida. *Proc. New England Zool. Club*, Boston, vol. 22, p. 59-68, 2 fig., pl. 11-12.
- WETMORE A., 1955. — A supposed record of a fossil cormorant. *Condor*, Los Angeles, vol. 57, p. 371.
- WIDHALM J., 1886. — Die fossilen Vogelknochen der Odessaer-Steppen-Kalk-Steinbrüche an der neuen Slobodka bei Odessa. *Zap. Novorossisk, Obchtch. Estestvoisp.*, Odessa, vol. 10, annexe, 10 p., pl. 5.
- WILKINSON H.E., 1969. — Description of an Upper Miocene albatross from Beaumaris, Victoria, Australia, and a review of fossil *Diomedidae*. *Mem. nat. Mus. Victoria*, Melbourne, n° 29, art. 4, p. 41-51, 2 tabl., pl. 3-4.
- WOOLFENDEN G.E., 1961. — Postcranial osteology of the waterfowl. *Bull. Florida State Mus.*, Gainesville, vol. 6, n° 1, p. 1-129, 6 fig., 2 tabl.

LÉGENDE DES PLANCHES

PLANCHE 1

Colymboides minutus MILNE-EDWARDS, 1867-71

- Fig. 1 - Coracoïde gauche complet FSL 443489
a : vue ventrale, b : vue dorsale.
- Fig. 2 - Lectotype, humérus gauche presque complet MNHN Av6581
a : vue palmaire, b : vue anconale
- Fig. 3 - Radius complet FSL 443523
a : vue anconale, b : vue palmaire
- Fig. 4 - Cubitus droit complet MNHN Av6584
a : vue interne, b : vue externe
- Fig. 5 - Métacarpe droit complet FSL 443500
a : vue externe, b : vue interne
- Fig. 6 - Paralectotype, fémur gauche presque complet MNHN Av6617
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 7 - Tibiotarse gauche complet FSL 443483
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 8 - Paralectotype, tarsométatarse droit complet MNHN Av2931 (= *Hychornis natator* de A. Milne-Edwards)
a : vue antérieure, b : vue postérieure

Echelle : 1 cm

PLANCHE 2

Plotornis arvernensis (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

- Fig. 1 - Holotype, tarsométatarse gauche complet MNHN Av2929
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 2 - Coracoïde gauche presque complet FSL 443674
a : vue ventrale, b : vue dorsale

Phalacrocorax littoralis (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

- Fig. 3 - Lectotype, humérus gauche complet MNHN Av9421
a : vue palmaire, b : vue anconale
- Fig. 4 - Paralectotype, fragment proximal de cubitus droit MNHN Av9430
a : vue palmaire, b : vue anconale
- Fig. 5 - Paralectotype, fémur droit presque complet MNHN Av9431
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 6 - Paralectotype, fragment distal de tibiotarse droit MNHN Av9432
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 7 - Paralectotype, fragment proximal de tarsométatarse droit MNHN Av9434
a : vue antérieure, b : vue postérieure, c : vue proximale

Echelle : 1 cm

PLANCHE 3

Nectornis miocaenus (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

- Fig. 1 - Paralectotype, branche droite de furcula MNHN Av9442; vue interne
- Fig. 2 - Paralectotype, coracoïde droit presque complet MNHN Av9326
a : vue ventrale, b : vue dorsale
- Fig. 3 - Humérus droit complet FSL 91617
a : vue palmaire, b : vue anconale
- Fig. 4 - Paralectotype, cubitus gauche complet MNHN Av9375
a : vue interne, b : vue externe
- Fig. 5 - Paralectotype, fémur gauche complet MNHN Av9406
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 6 - Tibiotarse gauche complet MNHN Av9411
a : vue antérieure, b : vue postérieure
- Fig. 7 - Lectotype, tarsométatarse droit complet MNHN Av9416
a : vue antérieure, b : vue postérieure

cf. *Empheresula arvernensis* (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

- Fig. 8 - Fragment proximal de coracoïde droit FSL 443675
a : vue ventrale, b : vue interne, c : vue externe

Echelle : 1 cm

PLANCHE 4

Miopelecanus gracilis (MILNE-EDWARDS, 1863)

- Fig. 1 - Crâne ML S'G 1438
a : vue dorsale, b : vue postérieure
- Fig. 2 - Fragment de bec ML S'G 3556; vue dorsale
- Fig. 3 - Furcula presque complète MNHN Av9425; vue dorsale
- Fig. 4 - Scapula FSL 443670; vue dorsale
- Fig. 5 - Coracoïde gauche complet ML S'G 214
a : vue ventrale, b : vue dorsale

Echelle : 1 cm

PLANCHE 5

Mioplecanus gracilis (MILNE-EDWARDS, 1863)

- Fig. 1 - Epiphyse proximale d'humérus gauche FSL 443668; vue palmaire
 Fig. 2 - Fémur droit complet FSL 443637
 a : vue antérieure, b : vue postérieure
 Fig. 3 - Fragment proximal de tibiotarse droit ML S'G 3559; vue postérieure
 Fig. 4 - Fragment distal de tibiotarse gauche FSL 443629
 a : vue antérieure, b : vue postérieure
 Fig. 5 - Tarsométatarse gauche complet FSL 443599
 a : vue antérieure, b : vue postérieure, c : vue proximale

Proardeola walkeri HARRISON, 1979

- Fig. 6 - Coracoïde droit presque complet MNHN Av2872 (= *Ardea formosa* nom. oblit. de A. Milne-Edwards)
 a : vue ventrale, b : vue dorsale
 Fig. 7 - Moulage de l'holotype, tarsométatarse gauche complet FSL 443688 (original, BMNH A777)
 a : vue antérieure, b : vue postérieure

Echelle : 1 cm

PLANCHE 6

Plegadis paganus (MILNE-EDWARDS, 1867-71)

- Fig. 1 - Paralectotype, crâne MNHN Av8695
 a : vue latérale, b : vue postérieure
 Fig. 2 - Paralectotype, coracoïde droit complet MNHN Av2920
 a : vue ventrale, b : vue dorsale
 Fig. 3 - Paralectotype, humérus gauche complet MNHN Av8640
 a : vue palmaire, b : vue anconale
 Fig. 4 - Paralectotype, métacarpe droit complet MNHN Av8643
 a : vue externe, b : vue interne
 Fig. 5 - Paralectotype, tibiotarse droit complet MNHN Av8692
 a : vue antérieure, b : vue postérieure
 Fig. 6 - Lectotype, tarsométatarse droit complet MNHN Av8693
 a : vue antérieure, b : vue postérieure

Echelle : 1 cm

PLANCHE 7

Phoenicopterus croizeti GERVAIS, 1848-52

- Fig. 1 - Fragment de prémaxillaire FSL 442292
 a : vue dorsale, b : vue latérale
 Fig. 2 - Coracoïde droit complet FSL 91954
 a : vue ventrale, b : vue dorsale

- Fig. 3 - Métacarpe gauche presque complet FSL 442293; vue externe
Fig. 4 - Fragment distal de tibiotarse droit FSL 91892; vue antérieure

Echelle : 1 cm

PLANCHE 8

Phoenicopterus croizeti GERVAIS, 1848-52

- Fig. 1 - Fragment proximal de tarsométatarse gauche FSL 442278
a : vue antérieure, b : vue postérieure, c : vue proximale
Fig. 2 - Fragment distal de tarsométatarse gauche FSL 442282
a : vue antérieure, b : vue postérieure

Cygnopterus alphonsi nov. sp.

- Fig. 3 - Coracoïde droit complet ML S'G 71
a : vue ventrale, b : vue dorsale
Fig. 4 - Fragment distal d'humérus gauche FSL 91923; vue palmaire
Fig. 5 - Idem. Détail de l'épiphyse distale; vue palmaire

Echelle : 1 cm

PLANCHE 9

Cygnopterus alphonsi nov. sp.

- Fig. 1 - Fémur droit presque complet ML S'G 1449
a : vue antérieure, b : vue postérieure
Fig. 2 - Fragment distal de tibiotarse droit FSL 91689
a : vue antérieure, b : vue postérieure
Fig. 3 - Holotype, tarsométatarse droit complet FSL 91883
a : vue antérieure, b : vue postérieure, c : vue proximale

Echelle : 1 cm



