

CONTRIBUTIONS A L'ETUDE DU GISEMENT MIOCENE
SUPERIEUR DE MONTREDON (HERAULT).
LES GRANDS MAMMIFERES.
3 - LES ARTIODACTYLES RUMINANTS

par

Léonard GINSBURG* & Herbert THOMAS**

SOMMAIRE

| | Page |
|---|------|
| Résumé, Abstract | 44 |
| Introduction | 44 |
| Systematique | 45 |
| <i>Micromeryx</i> sp. | 45 |
| Cervidae gen. et sp. indet | 47 |
| cf. <i>Cervus nanus</i> / <i>Gazella</i> sp. | 48 |
| Tragocerina gen. et sp. indet. | 49 |
| Conclusions générales | 53 |
| Bibliographie | 54 |
| Légende de la planche | 56 |

* Institut de Paléontologie (U.A. 12 du C.N.R.S.), 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.

** Chaire de Paléanthropologie et Préhistoire, Collège de France, 11 place Marcelin-Berthelot, 75231 Paris Cedex 05, France.

Mots-clés: Artiodactyles, Ruminants, Miocène supérieur, France.

Key-words: Artiodactyla, Ruminantia, Late Miocene, France.

RESUME

Les restes de ruminants sont d'une extrême rareté à Montredon. Aucune détermination spécifique n'a été possible. On note cependant un *Micromeryx*, un petit cervidé, un tragocère et une (?) gazelle. La pauvreté en cervidés reflète bien le recul de ce groupe en Europe au Miocène supérieur. Pour les bovidés, généralement en pleine expansion à cette même époque car prenant le relais des cervidés, cette explication n'est pas valable. Il faut en rechercher une dans des conditions locales de l'écologie du gisement.

ABSTRACT

The remains of Ruminantia are very rare at Montredon. No specific determination was possible. We have only one *Micromeryx*, one small cervid, one tragocere and one (?) gazella. The faunal spectrum is in good correlation with the general retreat of the cervids in the European upper Miocene, but in contrast it is not convenient for the bovids, which are in expansion at the same time. For them, we have to invoke the local ecological conditions.

INTRODUCTION

Seul un petit nombre de restes de ruminants proviennent du gisement de Montredon (commune de Montouliers, Hérault). Une douzaine de spécimens seulement ont pu être recensés et font l'objet de cette note. Ces restes si fragmentaires ne justifiaient pas a priori une étude détaillée séparée. Mais les fouilles récemment reprises à Montredon ont fourni un ensemble très riche de micromammifères qui permettent de dater ce gisement du Vallésien supérieur (MN 10 ou D2 d'Aguilar), renouvelant ainsi l'intérêt pour ce gisement découvert il y a plus d'un siècle. Par ailleurs ces ruminants, brièvement mentionnés jusque là, n'ont jamais fait l'objet d'une description.

Les fouilles entreprises par Charles Depéret en 1894 et 1895 avaient permis la découverte d'un astragale attribué par lui (Depéret, 1895a et b) à *Micromeryx*. Quant aux bovidés, ils étaient représentés d'une part par deux astragales, un calcanéum et plusieurs phalanges dont la taille et les proportions "lui rappelaient les pièces de *Tragocerus amaltheus* de Pikermi et du Mont Lubéron (Vaucluse)" et d'autre part par un astragale plus petit que les précédents. Ce dernier était attribué par Depéret (*ibid.*) à *Gazella deperdita*. Si Richard (1948) reprend la liste des ruminants établie par Depéret, il semble néanmoins, selon Etiévant (1953), que deux autres molaires et un astragale fussent attribués subséquentement par Depéret à *Cervus matheroni*. Etiévant (1952 et 1953) estimait ces dents "plus brachyodontes et de taille bien inférieure à celles de cette espèce" et notait qu'elles ne portaient pas de colonnette interlobaire aussi développée que chez *Cervus matheroni*. Etiévant (*ibid.*) rapprocha donc de préférence ces restes de *Lagomeryx*.

L'absence de désignation précise des restes sur lesquels étaient fondées les déterminations, introduisit inévitablement une certaine confusion. C'est ainsi que le petit Cervoidea *Micromeryx* disparaissait des listes fauniques ultérieures (Guérin & Mein, 1971 et Aguilar & Crochet, 1982) au profit du seul *Lagomeryx*. En réalité, comme nous le verrons plus loin, deux Cervoidea coexistent dans le gisement de Montredon.

En 1977, une deuxième lentille appelée "niveau supérieur", située à une dizaine de mètres au-dessus des niveaux fouillés par Depéret, fut exploitée. Ces fouilles n'ont pas livré de nouveaux restes de bovidés, en revanche elles fournirent une hémimandibule avec M/1-M/3, une P4/ et un astragale de *Micromeryx*. Dans les anciennes collections de l'Université de Montpellier quatre dents isolées appartenant

manifestement à un tragocère ont été retrouvées depuis, portant ainsi à douze le nombre des restes de ruminants à Montredon.

Abréviations des collections

FSL: Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon - Centre de Paléontologie stratigraphique.

MTN: Montredon - Faculté des Sciences Montpellier - Laboratoire de Paléontologie.

SYSTEMATIQUE

Sous-ordre RUMINANTIA SCOPOLI, 1777

Superfamille CERVOIDEA SIMPSON, 1931

Famille MOSCHIDAE GRAY, 1821

Définition de la famille

Cervoidea télémetacarpiens, dépourvus d'appendices frontaux et dont les mâles sont munis de canines supérieures longues. Les molaires supérieures n'ont pas de pli protoconal.

Genre *MICROMERYX* LARTET, 1851

Diagnose: Moschidae de petite taille; les membres sont élevés; à P/4 pourvue d'un fort métaconide dont l'aile antérieure rejoint presque toujours l'ensemble paraconide – parastylide; M/3 à talonide formé de deux cuspides bien individualisées; Molaires supérieures sensiblement aussi larges que longues.

Répartition: Depuis le sommet du Miocène inférieur jusqu'au Turolien moyen.

Micromeryx sp.

(Pl. 1, fig. 1 à 3)

Matériel

- hémimandibule droite avec M/1-M/3 (MTN 2585);
- P4/ droite isolée (MTN 2589);
- astragale droit (MTN 2584);
- astragale droit (FSL 210 205).

Description

La branche horizontale de la mandibule est relativement basse (sa hauteur mesurée à l'avant de la M/3 atteint 10 mm); son bord inférieur est régulièrement convexe (pl. 1, fig. 2).

Les molaires sont de type Cervoidea banal. M/1 et M/2 sont formées de quatre conides simples; sur la muraille interne les piliers des métaconides et entoconides sont relativement saillants; les lobes externes sont très carénés. Le conide antéro-interne (métaconide) est légèrement oblique et décalé lingualemment par rapport au conide postéro-interne (entoconide). Le métaconide se termine à l'arrière par un mésostylide net et relativement saillant. Une petite colonnette interlobaire ou ectostylide prend naissance à la base du lobe antérieur. M/3 est bâtie sur le même modèle mais comporte en plus un talonide important formé par deux tubercules allongés; le tubercule de la face linguale, relativement étiré, est caractéristique du genre *Micromeryx*. L'ectostylide est par contre

réduit à une minuscule excroissance peu visible.

La P4/ triradiculée est triangulaire en vue occlusale (pl. 1, fig. 1). Les reliefs de la face externe sont très marqués; le pilier du paracône est bien développé; le parastyle et le métastyle sont fortement saillants. Le croissant interne est formé presque entièrement par le protocône, le dédoublement de la crête qui marque la limite du protocône et de l'hypocône étant en position très postérieure. Les deux ailes du croissant lui-même forment un angle relativement aigu, moins que chez les *Dorcatherium* mais plus aigu que chez les cervidés miocènes. Par ce caractère, ainsi que par l'importance des reliefs de la face labiale, cette dent appartient bien à *Micromeryx*.

L'astragale est de type classique de Cervoidea, mais relativement court et bien ramassé sur lui même (pl. 1, fig. 3).

Dimensions (en mm)

- M/1-M/3 (MTN 2585):
 - . Longueur / largeur: M/1 (7,4 / 5,6); M/2 (8,2 / 5,3); M/3 (10,7 / 5,0).
 - . Longueur de la série: M/1-M/3: 25,7.
- P4/ (MTN 2589):
 - . Longueur / largeur: 5,8 / 6,7.
- Astragale (MTN 2584):
 - . Longueur: 17,5.
 - . D.T. distal: 10,5.
- Astragale (FSL 210 205):
 - . Longueur: 19,0.
 - . D.T. distal: 11,2.

Rapports et différences

Par rapport au *Micromeryx flourensianus* de Sansan, la forme de Montredon montre une plus grande taille, une hypsodontie plus forte, la disparition du pli paléomeryx et, sur M/3, la quasi disparition de l'ectostylide. La comparaison avec *Micromeryx styriacus* de Göriach est plus délicate, car la principale caractéristique de cette espèce porte sur la P/4, qui manque dans le matériel de Montredon. Par rapport à la forme de Sansan, celle de Göriach montre une hypsodontie légèrement plus marquée, bien visible sur les M/3 non usées et une élévation plus importante du protoconide et de l'hypoconide de la P/4 qui dépassent respectivement en hauteur le métaconide et l'entoconide, alors que c'est le contraire à Sansan (Thenius, 1950). En bref, les deux conides externes de la P/4 sont plus élevés sur le matériel plus récent de Göriach. Ce caractère est peut-être lié à l'hypsodontie.

A La Grive-Saint-Alban, le *Micromeryx* montre une taille un peu supérieure à la forme de Sansan et aussi une hypsodontie plus forte. La P/4 usée, seul spécimen que nous avons pu examiner, semble montrer des conides externes plus élevés que les conides internes, comme à Göriach. Peut-on relier toutes ces formes entre elles, avec comme tendances évolutives une augmentation de la taille et une hypsodontie croissante avec le temps ? Ce schéma est apparemment trop simple car Mein (1958) a signalé au Mont Ceindre (qui est plus ancien que Sansan) un *Micromeryx* de taille nettement supérieure à celui de Sansan, égalant déjà ceux de La Grive. A l'inverse, Engesser (1972) signale à Anwil un maxillaire dont les dimensions n'excèdent pas la taille des grands individus de Sansan. On entrevoit donc une histoire plus complexe dans laquelle les relations de parenté de la forme de Montredon avec les autres *Micromeryx* demeurent encore problématiques.

En l'absence de P/4 dans notre matériel nous ne pouvons attribuer le *Micromeryx* de Montredon à l'une ou l'autre des deux espèces connues, et nous le laisserons en

nomenclature ouverte au niveau spécifique.

Répartition stratigraphique

Micromeryx flourensianus apparaît pour la première fois à Vieux-Collonges (Mein, *op. cit.*). Mayet (1908) l'a bien signalé dans le gisement plus ancien de Chitenay mais la pièce unique sur laquelle repose sa détermination appartient en fait au genre *Cainotherium*. L'espèce, ou plutôt le genre, est ensuite connu à Sansan, Göriach, Steinheim, Rumikon, La Grive, Anwil.

En Espagne, *Micromeryx flourensianus* semble aussi assez commun dans le Miocène moyen où il a été signalé par Crusafont (1954) dans différents gisements du Vallès-Penedès (à Castell de Barbera, Can Ponsich, Can Aurell, San Miguel del Taurell et Hostalet de Pierola), mais aussi dans la dépression de Catalayud-Teruel par von Koenigswald & Crusafont (1961) à Arroyo del Val I, II et IV et jusque dans le bassin de Madrid à Paracuellos de Jarama (Crusafont & Golpe, 1971). L'espèce persiste en Espagne dans le Vallésien à Hostalet de Pierola et jusque dans le Turolien moyen où elle est connue dans le bassin de Concud à Cerro de la Garita. Par ailleurs, la présence de *Micromeryx* a été signalée dans le gisement turolien de Dorn Dürkheim (Franzen & Schäfer, 1981).

Affinités

La position systématique du genre *Micromeryx* dans les catégories élevées de la classification a été diversement appréciée. L'absence de crâne dans les gisements est à l'origine de ces incertitudes, comme le dit bien Viret en 1961. Mais récemment, E. Heizmann a trouvé à Steinheim un individu subcomplet qu'il a magnifiquement remonté et reconstitué (Heizmann, 1976). Ce spécimen permettra sans nul doute, dans l'avenir, d'étayer les hypothèses sur la classification phylogénétique des *Micromeryx*. L'animal de Steinheim montre de longues canines supérieures, un crâne dépourvu de bois et des doigts latéraux conservés avec des extrémités distales des métapodes latéraux tant au membre antérieur qu'au membre postérieur. Nous placerons donc *Micromeryx* dans les Moschidae, en suivant les principes de classification adoptés par Frechkop (1955) plutôt que ceux de Simpson (1945).

Famille CERVIDAE

Gen. et sp. indet.

(Pl. 1, fig. 4 et 5)

Matériel

- une M/1 droite complète (FSL 210 179);
- une M/3 droite privée de son talonide (MTN 2586);
- une molaire supérieure gauche (FSL 210 179 - même numéro que la M/1 précédente);
- un fragment de muraille interne d'une molaire supérieure (MTN 2603).

Description

La première molaire inférieure est une petite dent typique de cervidé, brachyodonte, à croissants simples, émail chagriné, fort mésostylide et fort ectostylide. Un cingulum existe sur la face antéro-externe du protoconide. La molaire inférieure brisée à l'arrière (l'amorce d'un talonide est visible) et dont le lobe antérieur est nettement plus large que le postérieur, correspond à une M/3. Ses croissants simples, son émail guilloché, la présence d'un petit mésostylide et d'un pli paléomeryx attestent son appartenance à la famille des Cervidae. Ses mensurations correspondent à un animal

de la taille du chevreuil.

La molaire supérieure est aussi de type classique pour un cervidé. Elle est plus large que longue et la muraille externe est marquée de fort reliefs correspondant aux piliers du paracône et du métacône, au parastyle et au mésostyle. Le métastyle est moins proéminent que ces deux derniers éléments. Il y a aussi un ectostyle important et, bien visible sur la dent incomplète moins usée, une ébauche de cingulum lingual.

Dans le Miocène supérieur d'Europe, les Cervidae sont rares et mal représentés dans les gisements. La forme peut-être la mieux connue est *Ctenocervus* (= *Pliocervus*) *pentelici* GAUDRY de Pikermi. Il est un peu plus petit (longueur de M/1: 9,3 mm, longueur de M/3: 14,3 mm) que l'animal de Montredon et ses molaires inférieures en diffèrent nettement par les deux fosses médianes (fosse antérieure et fosse postérieure) qui sont nettement moins profondes, les deux croissants externes étant moins aigus ou si l'on veut s'exprimer autrement, les faces linguales des deux croissants externes étant moins inclinées. De plus le mésostylide est moins fort chez le petit cervidé de Pikermi que sur les deux dents de Montredon. Par contre la forme de Montredon est sous tous ces rapports semblable aux deux Cervidae du Vallésien de Doué-la-Fontaine (Cervidae indet. sp. I et II de Ginsburg *et al.* 1979) mais est nettement plus petite et différente morphologiquement: la pointe des conides internes est plus reculée chez les deux Cervidae de Doué-la-Fontaine.

Le *Ctenocervus matheroni* GERVAIS du Mont Lubéron (longueur de la M/1: 13 mm; longueur de la M/3: 18 mm) et le *Cervocerus variabilis* ALEXEJEV de Russie et du Bassin de Vienne (longueur de la M/1: 14 mm; longueur de la M/3: 21 mm) sont nettement plus grands. C'est avec la mandibule de "*Cervus*" *nanus* d'Eppelsheim (longueur de la M/1: 10 mm; longueur de la M/3: 15-16 mm) que notre fossile paraît s'accorder le mieux. Plusieurs bois de cervidés d'Eppelsheim ont été figurés par Kaup (1839). Ces restes ont été rapportés par la suite à *Amphiprox anocerus*, *Euprox dicranocerus* et *Euprox furcatus* par Haupt (1935) et Thenius (1949). Il n'est malheureusement pas possible actuellement d'associer avec certitude la mandibule de "*Cervus*" *nanus* à l'un ou l'autre de ces bois.

Dimensions (en mm)

- M/3 (MTN 2586):
 - . Longueur des deux premiers lobes: 11,8.
 - . Largeur du lobe antérieur: 7,7.
 - . Largeur du lobe postérieur: 7,2.
 Estimation de la longueur totale: (15,5).
- M/1 (FSL 210 179):
 - . Longueur: 10,2.
 - . Largeur du lobe antérieur: 6,2.
 - . Largeur du lobe postérieur: 6,7.
- M supérieure (FSL 210 179):
 - . Longueur: 10,5.
 - . Largeur: 11,6.

CERVIDAE / BOVIDAE

cf. *Cervus nanus* / *Gazella* sp.

(Pl. 1, fig. 6 et 7)

Matériel

- un astragale (FSL 210 180);

- une extrémité distale de tibia (FSL 210 175).

Description

Seuls un astragale et une extrémité distale de tibia pourraient être attribués à une gazelle. Cependant l'existence dans le gisement de Montredon d'un petit cervidé (cf. *Cervus nanus*) rend cette attribution très problématique. En effet, selon Heintz (1970), il n'existe quasiment aucun critère distinctif pour différencier les tibias de cervidés de ceux des bovidés. Seule la crête tibiale, sur la portion proximale du tibia, non conservée sur notre spécimen, permettrait de les distinguer. En ce qui concerne l'astragale, la trochlée distale serait plus symétrique chez les bovidés, les condyles externe et interne étant sensiblement de taille égale. Chez les cervidés en revanche, le condyle externe se raccorderait brusquement à la gorge médiane, laquelle serait en position légèrement excentrique du côté interne, le condyle interne se raccordant progressivement à la gorge médiane (Heintz, *ibid.*).

En vue antérieure, l'astragale de Montredon semble présenter le profil distal caractéristique des cervidés (pl. 1, fig. 6). Le condyle externe n'est cependant pas horizontal, car il porte des traces d'usure dues probablement à une activité animale. Si l'on examine les astragales de *Gazella deperdita* de Mont Lubéron, on constate en outre une certaine variation du profil distal (Heintz, 1971). Ces variations annulent donc la valeur du critère signalé par Heintz (1970), comme lui-même l'avait d'ailleurs souligné. Comparé aux dimensions des astragales de Mont Lubéron, celles du spécimen de Montredon sont légèrement plus fortes. Mais ces différences ne semblent là encore pas significatives. En définitive aucun critère ne permet de nous assurer s'il s'agit d'un cervidé (cf. *Cervus nanus*) ou d'une gazelle.

Comparaison des dimensions des astragales:

| | Montredon FSL 210 180 | <i>Gazella deperdita</i> N | Mont Lubéron ⁽¹⁾ Min - Max | M |
|-------------|--------------------------|-------------------------------|--|-------|
| Longueur | 26 | 16 | 23,6 - 25,3 | 24,57 |
| D.T. distal | 15,3 | 22 | 12,1 - 15,7 | 14,25 |

(¹) D'après Heintz (1971, tabl. VIII)

Tribu BOSELAPHINI SIMPSON, 1945

Sous-Tribu TRAGOCERINA *sensu* THOMAS, 1984

Gen. et sp. indet.

(Pl. 1, fig. 8 à 13)

Les Boselaphini ne sont représentés dans la nature actuelle que par deux espèces: le nilgaut (*Boselaphus tragocamelus*) et l'unique bovidé à deux paires de cornes, le tétracère (*Tetracerus quadricornis*). Leur aire de répartition, réduit à la péninsule indienne, est sensiblement la même. Au Miocène supérieur cependant les Boselaphini ont connu leur maximum d'expansion dans tout l'Ancien Monde. Ces formes, généralement connues sous le nom de *Tragocerus* ou *Miotragocerus*, réunissent en réalité un grand nombre de genres et d'espèces. Les relations phylogénétiques entre toutes ces formes et par suite leur synonymie et leur systématique, demeurent toujours problématiques en dépit de plusieurs travaux récents sur ce groupe (Solounias, 1981;

Bouvrain & de Bonis, 1983); Moyà-Solà, 1983; Thomas, 1979, 1984).

A la suite de Gentry (1970), Thomas (1979) avait proposé de regrouper plusieurs genres monospécifiques dans le seul genre *Miotragocerus*. Ce point de vue réductionniste masque en fait notre ignorance des relations phylogénétiques des formes de ce groupe. S'appuyant sur les morphologies des P2/ et P3/, Moyà-Solà (*ibid.*) cherchant à définir des groupes monophylétiques, ne retient dans le genre *Miotragocerus* que deux espèces: *M. monacensis* STROMER et *M. pannoniae* KRETZOI. En outre, ce genre serait caractérisé par l'existence d'une entaille dans la zone externe de l'extrémité proximale du métatarse. Ce caractère, très particulier, considéré par lui comme un critère de monophylie pour le genre *Miotragocerus*, avait déjà été observé par Thenius (1948) et Tobien (1953). Dans son étude sur les bovidés des Siwaliks inférieur, Thomas (1984), abandonnant le point de vue attentiste adopté quelques années auparavant, et s'appuyant sur la reconnaissance des synapomorphies, démantèle finalement le genre *Miotragocerus* en le restreignant à sa seule espèce-type: *M. monacensis*. Dans l'ensemble du complexe des tragocères *s.l.*, Thomas (*ibid.*) reconnaît d'autre part l'existence de deux groupes frères: les Helicoportacina et les Tragocerina.

En ce qui concerne les tragocères de Pikermi, attribués initialement par Gaudry (1861) à deux formes, *Tragocerus amaltheus* et *Tragocerus valenciennesi*, toutes les révisions subséquentes retiennent l'hypothèse de l'existence à Pikermi de deux, voire trois tragocères dont les attributions génériques et spécifiques varient selon les auteurs. Dans l'une des révisions les plus récentes des tragocères, Moyà-Solà (1983) attribue les espèces *Pikermicerus gaudryi* KRETZOI et *Tragocerus amaltheus* de Pikermi au genre *Tragoportax* PILGRIM connu dans le seul sous-continent indien. Cet auteur maintient en outre le rattachement de *T. valenciennesi* au genre *Graecoryx* créé par Pilgrim & Hopwood (1928). Solounias (1981), simplifiant, quant à lui, la classification des tragocères, ne distingue que deux genres, *Miotragocerus* et *Tragoportax*. Les critères permettant selon lui de différencier ces deux genres reposent principalement sur la présence ou l'absence d'une démarcation le long de la carène antérieure des chevilles osseuses et sur la présence ou l'absence de cornes chez les femelles. Moyà-Solà (*ibid.*), Bouvrain & de Bonis (1983) et Thomas (1984) ont soulevé de nombreuses objections quant à l'utilisation de tels critères. Les fondements même de l'interprétation proposée par Solounias ne pouvaient dès lors être retenus. Bouvrain & de Bonis (*ibid.*), dans un souci de simplification, ont préféré suivre la nomenclature plus traditionnelle proposée par Thomas (1979) et attribuent tous les tragocères au genre *Miotragocerus* en particulier ceux de Pikermi à *Tragocerus amaltheus* et *Tragocerus valenciennesi*.

Le matériel de Montredon attribuable à un tragocère étant très fragmentaire, notre propos n'est pas ici de tenter une nouvelle fois de clarifier la systématique du complexe des tragocères. Nous nous contenterons de décrire les quatre dents isolées de Montredon en les comparant avec celles des tragocères *s.l.* suivants:

- *Miotragocerus rugosifrons* du gisement du Turolien inférieur du Ravin des Zouaves n° 5 en Grèce (Bouvrain & de Bonis, 1983);
- *Tragoportax gaudryi* (MOYÀ-SOLÀ, 1983) du Turolien moyen et supérieur du Mont Lubéron, décrit tout d'abord sous le nom de *Tragocerus amaltheus* par Gaudry (1873). Certains restes crâniens de ce gisement sont rapportés par Moyà-Solà (*ibid.*) au genre *Graecoryx*;
- "*Protragocerus chantrei*" du Vallésien supérieur de Soblay, décrits par Depéret (1887). Ces restes ont été rapportés par la suite à *?Austroportax* sp. (Moyà-Solà, *ibid.* p. 68-69).

Matériel

- une M1/ gauche (MTN 2593);

- une M/1 droite (MTN 2591) — ces deux dents appartenaient sans doute à des individus juvéniles;
- une M/2 gauche (MTN 2592);
- une M/3 gauche (MTN 2590);
- une extrémité proximale d'un métatarse (FSL 210 166);
- un calcanéum (FSL 210 156);
- un capito-trapézoïde (FSL 210 181).

Description de la denture

Les molaires de Montredon présentent un ensemble de caractères plésiomorphes propres à tous les tragocères.

— Molaire supérieure (pl. 1, fig. 8)

Les deux lobes du côté lingual de cette molaire peu usée, ne sont pas soudés. Le profil lingual du protocône, en vue occlusale, est fortement caréné; celui de l'hypocône quoique faiblement caréné est plus arrondi. Le lobe antérieur présente une compression méso-distale très nette. Sur la muraille externe le parastyle et le mésostyle ont un développement similaire. Le pilier du paracône est relativement proéminent; celui du métacone et celui du métastyle sont faiblement développés. Présence d'une colonnette interlobaire peu élevée, s'enracinant principalement à la base du 2ème lobe.

— Molaires inférieures (pl. 1, fig. 9 à 11)

Sur la M/1 non usée, le mésostylide est assez bien développé; celui-ci disparaît avec l'usure. La hauteur du métaconide non usé atteint 18 mm, ce qui confère un indice d'hypsodontie de 96,2. Sur toutes les molaires, les deux conides externes ont un profil fortement caréné. Aucun pli caprin n'est visible sur les dents, ni de petit repli d'émail à la base de la face linguale, à l'emplacement du mésostylide. Présence d'une colonnette interlobaire assez bien développée sur toutes les dents, et prenant naissance à la base des deux lobes. L'émail est ridulé.

— Dimensions des dents

M1/ (18,8 / 17,3); M/1 (18,7 / 13); M/2 (17,5 / 12,3); M/3 (21,9 / 10,9).

Comparaison des longueurs des molaires inférieures de quelques tragocères du Ravin des Zouaves, de Pikermi et du Mont Lubéron:

| | <i>M. rugosifrons</i> ⁽¹⁾ du Ravin des Zouaves | | | <i>M. amaltheus</i> ⁽¹⁾ Pikermi | | | <i>M. valenciennesi</i> ⁽¹⁾ Pikermi | | | Tragocère du Mont Lubéron | | |
|---------|--|------|----|---|------|---|---|------|---|------------------------------|------|---|
| | min-max | M | N | min-max | M | N | min-max | M | N | min-max | M | N |
| M/1 | 13,2-19,6 | 17,0 | 32 | 16,0-17,8 | 16,9 | 7 | 14,5-15,2 | 14,8 | 7 | 16,0-18,0 | 17,0 | 3 |
| M/2 | 18,4-23,5 | 20,6 | 33 | 19,5-22,4 | 20,7 | 7 | 14,9-18,0 | 16,8 | 8 | 19,5-20,2 | 20,0 | 5 |
| M/3 | 24,5-29,8 | 27,3 | 28 | 25,7-29,0 | 27,2 | 7 | 22,8-25,8 | 23,7 | 7 | 24,7-28,2 | 26,3 | 8 |
| M/1-M/3 | 59,5-71,7 | 65,5 | 27 | 63,0-69,0 | 65,6 | 8 | 54,1-58,1 | 56,3 | 8 | 60,6-63,0 | 61,8 | 2 |

(1) d'après Bouvrain & De Bonis (1983, tabl. 2 et 3)

Comparaison et discussion

Trois des quatre molaires décrites ci-dessus ont été signalées brièvement par

Moyà-Solà (1983: p. 176-177) et désignées sous le nom de aff. *Tragoportax* sp. Le rang dentaire que nous avons affecté à la molaire supérieure (M1/) n'est pas le même que celui indiqué (M3/) par Moyà-Solà (*ibid.*). Se fondant sur les dimensions des dents, Moyà-Solà (*ibid.*) souligne que le tragocère de Montredon est plus petit que le *Tragoportax* aff. *gaudryi* de La Croix Rousse et les *Tragoportax gaudryi* du turolien inférieur de Piéra, Ambérieu-I et Gargantones I; selon lui elles présentent toutes la même morphologie dentaire.

Comparé au *Miotragocerus rugosifrons* du Turolien inférieur du Ravin des Zouaves n° 5, on constate que le tragocère de Montredon est plus petit. En revanche les dimensions des dents de Montredon entrent sensiblement dans les limites de variation de celles de *Miotragocerus valenciennesi* de Pikermi (Bouvrain & de Bonis, 1983).

Si l'on se reporte aux tableaux de mensurations indiquées par Bouvrain & de Bonis (*ibid.*, tabl. 3) on est frappé par le fait que chez le *M. rugosifrons* du Ravin des Zouaves et chez *M. amaltheus* de Pikermi, les longueurs des M/1 sont presque toujours nettement inférieures à celles de la M/2. Cette différence semble en revanche très atténuée pour *M. valenciennesi*: celle-ci est certainement liée à la faible longueur de la série des molaires qui caractérise cette espèce.

Or pour le tragocère de Montredon la longueur de M/1 (juvénile) est précisément forte par rapport à celle de la M/2 (adulte). Tout comme chez *M. valenciennesi* le raccourcissement des molaires de Montredon se traduit par une compression mésio-distale des lobes, leur conférant une allure plus carénée en vue occlusale (variant d'ailleurs en fonction de l'usure) que celle des molaires de *M. amaltheus* ou *M. rugosifrons* où l'on observe un étirement mésio-distal des lobes.

Si l'on examine maintenant les dimensions des dents du tragocère du Mont Lubéron, on s'aperçoit que celles-ci sont proches de *M. amaltheus* de Pikermi. Des risques d'erreurs existent cependant car l'existence au Mont Lubéron de deux tragocères de taille voisine n'est pas exclue suivant l'interprétation de Moyà-Solà (*ibid.*) (*Tragoportax gaudryi* et *Graecoryx*); quoiqu'il en soit le tragocère du Mont Lubéron présente un développement très important du 3ème lobe de la M/3 ainsi qu'une tendance des conides externes à acquérir un profil en ogive, ces deux caractères étant considérés par nous comme apomorphes.

Quant au tragocère du gisement vallésien supérieur de Soblay (deux M3/, une M/1 et une M/3) décrit par Depéret (1887, pl. XII, fig. 2, 3, 5) sous le nom de *Protragocerus chantrei*, ses dimensions rappellent bien plus celles d'un tragocère *s.s.* que celles de *Protragocerus chantrei* de la Grive. Par ailleurs les dents de Soblay sont morphologiquement identiques à celles de Montredon, en dehors du fait qu'elles ne possèdent pas de colonnettes interlobaires.

Squelette postcrânien (pl. 1, fig. 12 et 13)

Le métatarse (FSL 210 166) du tragocère de Montredon est d'aspect gracile et nettement plus petit que celui de *M. rugosifrons* du Ravin des Zouaves. La gouttière médiane antérieure est bien plus développée que celle des métatarses du Ravin des Zouaves. Aucune entaille n'est visible dans la zone externe de l'extrémité proximale du métatarse de Montredon. Si l'on retient ce caractère comme critère de monophylie pour le genre *Miotragocerus*, selon la proposition de Moyà-Solà (1983), le tragocère de Montredon ne peut être un *Miotragocerus*.

Comparaisons des dimensions des extrémités proximales des métatarses de quelques tragocères:

| | Ravin des Zouaves <i>M. rugosifrons</i> RZO 121 | Montredon FSL 210 166 | Mont Lubéron sans numéro |
|-------------------------------------|---|--------------------------|-----------------------------|
| DAP face proximale | 32,5 | 30 | 32,5 |
| DT face proximale | 35 | 30 | 31,5 |
| DT à 4 cm sous la face proximale | 25 | 19 | 20,4 |

Conclusions

Le tragocère de Montredon correspond à une petite forme dont la denture est proche de la petite espèce de Pikermi (*Miotragocerus valenciennesi*). L'absence de chevilles osseuses et des prémolaires ainsi que le manque de données quant au rapport des longueurs des séries des prémolaires et molaires ne nous permettent pas de préciser si les similitudes observées dans la denture des tragocères de Montredon, de Soblay et de *M. valenciennesi* de Pikermi ont une signification phylogénétique. La plupart des caractères observés sont d'ailleurs plésiomorphes. Pour cette raison, nous préférons placer le tragocère de Montredon en nomenclature ouverte et le désigner comme un *Tragocerina* indéterminé.

CONCLUSIONS GENERALES

Assez curieusement, tout comme pour le gisement de Soblay — probablement contemporain de celui de Montredon (Aguilar, 1982) —, les restes de bovidés et de cervidés de Montredon sont rarissimes. Dans le gisement plus tardif du Mont Lubéron daté du Turolien inférieur et moyen (MN 11 et 12 de Mein ou D3–D4 d'Aguilar *in* Aguilar & Clauzon, 1982) on est immédiatement frappé par l'abondance de tragocères et surtout des gazelles; Gaudry (1873, p. 80) n'y dénombre en effet pas moins de 18 tragocères et 90 gazelles (60 individus seulement selon Heintz, 1971). Or dans ce gisement les restes de cervidés sont très peu nombreux. Cette observation nous paraît illustrer le fait qu'en Europe occidentale, les cervidés et les groupes apparentés, si nombreux et diversifiés au Miocène inférieur et moyen, se raréfient au cours du Miocène supérieur, en particulier à partir du Turolien, au profit des bovidés. Le gisement de Montredon ne fait apparemment pas exception à cette règle. S'il est vrai que des raisons taphonomiques ou aléatoires ne peuvent être exclues, on est en droit d'imaginer par ailleurs l'existence d'une compétitivité à l'égard de certaines niches écologiques entre les tragocères par exemple et les cervidés voire les tragulidés. Le cas du gisement d'Eppelsheim est assez démonstratif à cet égard. De nombreux cervidés y ont en effet été signalés, appartenant à 3 ou 4 espèces différentes, alors que les bovidés y sont rarissimes (Haupt, 1935).

Au total, si aucun des ruminants recensés à Montredon n'a de signification biochronologique précise, il est toutefois intéressant de noter que l'association *Micromeryx*, petit cervidé, tragocère et gazelle (?) n'est connu que dans le bassin turolien de Concud à Cerro de la Garita.

Les restes dentaires décrits par Kaup (1839) sous le nom de *Cervus bertholdi* appartiennent en réalité à un *Miotragocerus* selon Tobien (1953).

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR, J.-P., 1982. – Contribution à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). 2 – Les rongeurs. *Palaeovertebrata*, 12 (3): 81-117; Montpellier.
- AGUILAR, J.-P. & CLAUZON, G., 1982. – Evolution géodynamique de la Provence septentrionale au cours du Miocène supérieur et terminal d'après les faunes de rongeurs. *C. r. Acad. Sci. Paris*, sér. 2, 294: 915-920.
- AGUILAR, J.-P. & CROCHET, J.-Y., 1982. – Contributions à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). 1 – Le gisement. *Palaeovertebrata*, 12 (3): 75-79; Montpellier.
- BOUVRAIN, G. & DE BONIS, L., 1983. – Etude d'un miotragocère du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce). *In*: E. BUFFETAUT, J.M. MAZIN & E. SALMON (éds.): Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier: 35-52; Montbéliard.
- CRUSAFONT PAIRO, M., 1954. – Catalogo paleomastologico del Mioceno del Valles-Penedes y de Catalayud-Teruel. Suppl. aux actes du 1er Cursillo int. paléont. Sabadell: 1-26. (Ronéotypé).
- CRUSAFONT PAIRO, M. & GOLPE-POSSE, J.M., 1971. – Sobre unos yacimientos de Mamíferos vindobonienses en Parcecuellos de Jarama (Madrid). *Bol. R. Soc. Española Hist. nat. (geol.)*, 69: 255-259.
- DEPÉRET, C., 1887. – Etudes paléontologiques dans le bassin du Rhône. Période miocène. Recherches sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Arch. Mus. Sci. nat. Lyon*, 4: 45-313, 7 fig., pl. XII-XXV.
- DEPÉRET, C., 1895a. – Résultats des fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon (Hérault). *C. r. Acad. Sci. Paris*, 121: 432-434.
- DEPÉRET, C., 1895b. – Fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon, près de Bize (Aude). *Ass. Fr. Av. Sci. Notes et Mémoires*, Bordeaux 1895, 24^{ème} Sess., 2^{ème} partie: 530-542.
- ENGESSER, B., 1972. – Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). Thèse: 37-363, 134 fig., 3 pl.; Bâle (Lüdin AG, Liestal éd.).
- ETIÉVANT, S., 1952. – Revue de la faune de mammifères fossiles de Montredon (Aude). *D.E.S. Fac. Sci. Lyon*, 52 p., 19 fig. (Dactyl., non publié).
- ETIÉVANT, S., 1953. – La faune de mammifères fossiles de Montredon (Aude). *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 22^{ème} année, (6): 164-167.
- FRANZEN, J.L. & SCHÄFER, A., 1971. – Die turolische Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (Ober-Miozän, SW-Deutschland). 3. Die Genese der Fundstelle. *Senckenbergiana Lethaea*, 61 (3/6): 377-425, 12 fig. 11 tabl.
- FRECHKOP, S., 1955. – Sous-ordre des Ruminants ou Sélénodontes. *In*: Traité de Zoologie, 17 (1): 568-667, 140 fig.; Paris (Masson éd.).
- GAUDRY, A., 1861. – Résultats des fouilles exécutées en Grèce sous les auspices de l'Académie. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 52: 297-300.
- GAUDRY, A., 1873. – Animaux fossiles du Mont Lubéron (Vaucluse). Etude sur les vertébrés. 112 p., 15 pl.; Paris (F. Savy éd.).
- GENTRY, A., 1970. – The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna. *Foss. Vert. Afr.*, L.S.B. LEAKEY & R.J.G. SAVAGE (éds.), 2: 243-323, pl. 17.
- GINSBURG, L., JANVIER, P., MORNANT, J. & POUIT, D., 1979. – Découverte d'une faune de mammifères terrestres dans le falun miocène de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire). *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, 5-6: 223-227; Paris.
- GUÉRIN, C. & MEIN, P., 1971. – Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. *Doc. Lab. Géol. Univ. Lyon*, H.S.: 131-170, 1 fig. 1 tabl.
- HAUPT, O., 1935. – Bemerkungen über die Hirsche aus dem Dinotheriensand Rheinhessens. *Notizbl. Ver. Erdk. u. hess. geol. L.-A. Darmstadt*, 5 (16): 50-55.
- HEINTZ, E., 1970. – Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*,

- n.s., Sér. C., Sciences de la Terre, 22 (1): 1-303, 40 pl.; (2): 319 fig., 131 tabl.; Paris.
- HEINTZ, E., 1971. – *Gazella deperdita* (Gervais, 1847) (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Pontien du Mont Lubéron, Vaucluse, France. *Ann. Paléont. (Vert.)*, 57 (2): 209-220; Paris.
- HEIZMANN, E.P.J., 1976. – Die paläontologische Erforschung des Steinheimer Beckens. In: Meteorkrater Steinheimer Becken: 29-45, 14 fig.; Heidenheim an der Brenz.
- KAUP, J.K.H., 1839. – Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent. V. Ruminants: 90-109, 4 pl.; Darmstadt (J.G. Diechl éd.).
- KOENIGSWALD, G.H.R. von & CRUSAFONT PAIRO, M., 1961. – Nuevos yacimientos de mamíferos en la subdepression de Catalayud. *Notas y Comms. Inst. geol. y Minero de España*, 61: 109-114; Madrid.
- MAYET, L., 1908. – Etude des mammifères des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Ann. Univ. Lyon*, 24: 1-336, 100 fig., 12 pl.
- MEIN, P., 1958. – Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouv. Arch. Mus. Lyon*, 5: 1-122, 109 fig.
- MOYÀ-SOLÀ, S., 1983. – Los Boselaphini (Bovidae, Mammalia) del Neogeno de la península ibérica. Univ. autónoma de Barcelona, *Publ. de Geologia*, (18): 1-236, 17 pl.
- PILGRIM, G.E. & HOPWOOD, A., 1928. – Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe in the Department of Geology. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*: 106 p., 3 fig., 9 pl.; Londres.
- RICHARD, M., 1948. – Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de mammifères tertiaires. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s., 52: 1-380, 52 fig., 7 tabl.; Paris.
- SIMPSON, G.G., 1945. – The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 85: 1-350; New York.
- SOLOUNIAS, N., 1981. – The Turolian fauna from the Island of Samos, Grece, with special emphasis on the hyaenids and the bovids. In: M.K. HECHT & F.S. SZALAY (éds.), *Contribution to Vertebrate Evolution*, 6: XVI + 232 p., 67 fig., 42 tabl.; Bâle (S. Karger).
- THENIUS, E., 1948. – Über die Entwicklung des Hornzapfens von *Miotragocerus*. *Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw.*, 157: 203-221, 3 fig.; Vienne.
- THENIUS, E., 1949. – Gab es im Wiener Becken eine Pikermifauna ? *Anz. Österr. Akad. Wiss.*, 8: 185-192; Vienne.
- THENIUS, E., 1950. – Die tertiären Lagomeryciden und Cerviden der Steiermark. *Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw.*, Abt. 1, 159: 219-254, 10 fig.; Vienne.
- THOMAS, H., 1979. – *Miotragocerus cyrenaicus* sp. nov. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de Sahabi (Libye) et ses rapports avec les autres *Miotragocerus*. *Géobios*, 12 (2): 267-280, 1 pl.; Lyon.
- THOMAS, H., 1984. – Les bovidés anté-hipparions des Siwaliks inférieurs (Plateau du Potwar, Pakistan). *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s., 145: 1-68, 20 fig., 4 pl., 22 tabl.; Paris.
- TOBIEN, H., 1953. – *Miotragocerus* STROMER (Bovidae, Mamm.) aus den unterpliozänen Dinotherien-sanden Rhein Hessens. *Notizbl. hess. L.-Amt. Bodenforsch.*, 81: 52-58; Wiesbaden.
- VIRET, J., 1961. – Artiodactyla (pars). In: *Traité de Paléontologie*, 6 (1): 887-1021, 119 fig.; Paris (Masson éd.).

LEGENDE DE LA PLANCHE

Micromeryx sp.

Fig. 1. - P4/ droite (MTN 2589): vue occlusale \times 2.

Fig. 2. - Hémimandibule droite avec M/1-M/3 (MTN 2585) \times 1. a: vue occlusale; b: vue labiale; c: vue linguale.

Fig. 3. - Astragale droit (FSL 210 205): vue antérieure \times 1.

Cervidae gen. et sp. indet.

Fig. 4. - Molaire supérieure gauche (FSL 210 179): vue occlusale \times 1.

Fig. 5. - M/1 droite (FSL 210 179) \times 2. a: vue occlusale; b: vue labiale; c: vue linguale.

cf. *Cervus nanus* / *Gazella* sp.

Fig. 6. - Astragale gauche (FSL 210 180): vue antérieure \times 1.

Fig. 7. - Extrémité distale de tibia (FSL 210 175): vue distale \times 1.

Tragocerina gen. et sp. indet.

Fig. 8. - M1/ gauche (MTN 2593): vue occlusale \times 1.

Fig. 9. - M/1 droite (MTN 2591) \times 1. a: vue occlusale; b: vue labiale; c: vue linguale.

Fig. 10. - M/2 gauche (MTN 2592) \times 1. a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 11. - M/3 gauche (MTN 2590) \times 1. a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 12. - Extrémité proximale de métatarse (FSL 210 166): vue proximale \times 1.

Fig. 13. - Calcanéum droit (FSL 210 156): vue latéro-interne \times 1.



1



2a



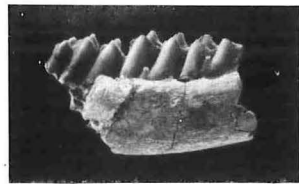
3



5a



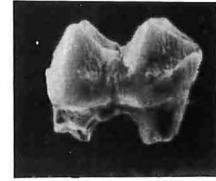
6



2b



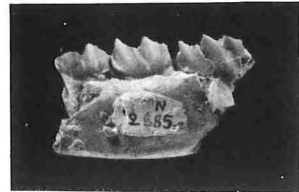
4



5b



7



2c



5c



9a



10a



8



9b



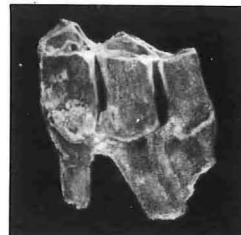
10b



12



11a



11b



13