

LES TAPIRS (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR D'EUROPE OCCIDENTALE

CLAUDE GUÉRIN

Laboratoire de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, URA 11 du CNRS, Centre des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard-Lyon 1, 43 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne Cédex.

VÉRA EISENMANN

URA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, F-75005 Paris.

GUÉRIN C. & EISENMANN V. 1994. Les tapirs (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur d'Europe occidentale). [Tapirs (Mammalia, Perissodactyla) from the Upper Miocene of Western Europe.] **GEOBIOS**, 27, 1 : 113-127. 28.02.1994.

Manuscrit déposé le 16.02.1993 ; accepté définitivement le 28.05.1993.

RÉSUMÉ

Trois espèces de tapirs ont été définies dans le Miocène supérieur d'Europe occidentale: *Tapirus priscus*, *T. antiquus* et *Tapiriscus pannonicus*. L'étude de presque tous les restes connus de *Tapirus priscus* Kaup nous permet de redéfinir cette espèce sur le plan anatomique. Nous avons vérifié sa présence dans plus de quinze gisements d'Europe occidentale. Bien que toujours rare, *Tapirus priscus* est une forme caractéristique du Vallésien ; ses exigences écologiques sont celles des tapirs actuels : forêt tropicale dense en climat chaud et humide, et proximité de l'eau. Ses ressemblances anatomiques avec le *T. arvernensis* du Ruscinien et du Villafranchien d'Europe montrent une proximité phylogénétique évidente. Il pourrait être issu du *T. telleri* du Miocène moyen. *Tapirus antiquus* Kaup n'est connu que par deux molaires isolées du Vallésien inférieur d'Allemagne ; l'une d'entre elles (l'holotype) est perdue ; l'autre dépasse largement les dimensions de la dent correspondante de *T. priscus*. *Tapiriscus pannonicus* Kretzoi, du Turolien de Hongrie, que nous figurons pour la première fois, n'a jamais été clairement défini. Les quelques dimensions mesurables montrent que l'espèce, très petite, ne saurait être confondue avec les précédentes. Elle est signalée dans un site turolien allemand sans avoir été décrite et est peut-être présente dans un autre, ainsi que dans un site italien de même âge.

MOTS-CLÉS : PERISSODACTYLA, TAPIRIDAE, TAPIRS ACTUELS, *TAPIRUS PRISCUS*, *TAPIRUS ANTIQUUS*, *TAPIRISCUS PANNONICUS*, ANATOMIE, BIOCHRONOLOGIE, PALÉOÉCOLOGIE, MIOCÈNE SUPÉRIEUR, EUROPE OCCIDENTALE.

ABSTRACT

Three tapir species were described from the Upper Miocene of Western Europe : *Tapirus priscus*, *Tapirus antiquus*, *Tapiriscus pannonicus*. *Tapirus priscus* Kaup is anatomically redefined following a general examination of almost all the available material. The species is to be found in about fifteen West European fossiliferous sites and is typical of the Vallesian mammal age ; it corresponds to the classical ecological requirements of the genus for dense tropical forest in a warm and wet climate, close to sufficient waterbodies. Its anatomical resemblance to the Ruscinian and Villafranchian European *T. arvernensis* allows us to assign a close phylogenetical relationship to the two species. The Middle Miocene *T. telleri* from central Europe could be their common ancestor. *Tapirus antiquus* Kaup is known from two upper molars from the Lower Vallesian of Germany, one (the holotype) being lost. The sole extant is really too large to be attributed to *T. priscus*, therefore the taxon must then be conserved, pending new discoveries. *Tapiriscus pannonicus* Kretzoi from the Turolian of Hungary is not well defined. The rare dimensions we obtained show, like those of the original description, that the species is very much smaller than *T. priscus* and cannot be confused with it. The species is quoted but not described from a German Turolian site, and is possibly present in another one, and also in an Italian deposit of the same age.

KEY-WORDS : PERISSODACTYLA, TAPIRIDAE, RECENT TAPIRS, *TAPIRUS PRISCUS*, *TAPIRUS ANTIQUUS*, *TAPIRISCUS PANNONICUS*, ANATOMY, BIOCHRONOLOGY, PALAEOECOLOGY, UPPER MIOCENE, WESTERN EUROPE.

INTRODUCTION

Le genre *Tapirus* BRÜNNICH, 1772, qui fait partie de la famille des Tapiridae Burnett 1830, est connu du Miocène moyen à l'Actuel, et se définit ostéologiquement comme suit (Schoch 1989) : tapiridés de taille moyenne à grande, prémolaires très molariformes, jugales brachyodontes mais à couronne relativement haute par rapport aux autres tapiridés, canine supérieure vestigiale remplacée fonctionnellement par la troisième incisive (I3/).

A l'heure actuelle le genre *Tapirus* est représenté par une espèce asiatique et trois espèces américaines. L'espèce asiatique (*T. indicus*) est rattachée au sous-genre *Acrocodia*, les espèces américaines (*T. terrestris*, espèce-type du genre, *T. pinchacus* et *T. bairdi*) aux sous-genres respectifs *Tapirus*, *Roulini* et *Elasmognathus* (Hershkovitz 1954).

Les principales différences visibles sur le squelette concernent la taille et la morphologie crânienne. *Acrocodia* et *Elasmognathus* sont plus grands que *Tapirus* et *Roulini*. *Elasmognathus* se distingue par l'ossification antérieure de la cloison nasale ; *Tapirus* par un front ascendant et une forte crête sagittale. Les différences dentaires et post-crâniennes sont moins évidentes.

Dans le Miocène supérieur d'Europe occidentale, trois espèces ont été décrites, dont deux sont rapportées au grand genre *Tapirus*, *T. priscus* KAUP et *T. antiquus* KAUP, et une à un genre particulier, actuellement monospécifique, *Tapiriscus pannonicus* KRETZOI (Guérin & Eisenmann 1982). Seul *T. priscus* est une espèce bien définie pour laquelle on dispose maintenant d'un matériel non négligeable (Eisenmann & Guérin 1990).

Pour préciser les affinités de ces trois espèces, nous avons été amenés à observer plus en détail chez les formes actuelles les éléments dentaires et squelettiques disponibles chez les fossiles considérés : l'avant-crâne, la mandibule, les dents, le radius et l'astragale. A titre de comparaison, nous avons aussi étudié ces éléments chez un autre tapir fossile d'Europe : *Tapirus arvernensis*, connu du Ruscinien (avec la forme primitive *T. arvernensis minor*) et du Villafranchien (avec la sous-espèce nominale *T. arvernensis arvernensis*).

REMARQUES SUR LES TAPIRS ACTUELS

CRÂNE

En utilisant la méthode des diagrammes de rapports ("ratio diagrams" de Simpson 1941), nous avons comparé les espèces actuelles du point de vue de l'avant-crâne. Les moyennes ont été établies à partir des crânes de 24 *Tapirus* (*Tapirus terrestris*, 13 *T. (Elasmognathus) bairdi*, 10 *T. (Roulini) pinchacus* et 15 *T. (Acrocodia) indicus*). Il s'agit de crânes adultes ou subadultes présentant toutes les 7 ou seulement 6 jugales supérieures (M3/ non encore à table).

On peut observer (Eisenmann & Guérin 1990) que :

- *T. (Tapirus) terrestris* a des choanes plus étroites que les autres espèces ;
- *T. (Roulini) pinchacus* paraît peu différent de *T. (Tapirus) terrestris*, sauf pour la largeur de ses choanes ;
- *T. (Elasmognathus) bairdi* se distingue de *T. (Acrocodia) indicus* par un museau plus long (mesure 5), un crâne dans l'ensemble plus étroit (mesures 14, 10, 6) et des prémolaires beaucoup plus petites (mesure 7). Les deux espèces se ressemblent toutefois plus entre elles qu'avec les deux précédentes.

MANDIBULE

Nous avons pu établir (Eisenmann & Guérin 1990) que les dimensions de la mandibule de *T. pinchacus* sont inférieures à celles de *T. terrestris*, notamment pour la hauteur de la branche horizontale en avant de P/2, et la largeur sous M/3. Nous avons montré également que *T. bairdi* diffère de *T. indicus* par son museau plus long et sa branche horizontale plus basse et plus mince.

DENTS JUGALES SUPÉRIEURES

Les dents jugales supérieures de *T. indicus* se distinguent de celles de toutes les autres espèces actuelles par leurs fortes dimensions. En outre les P1/ sont relativement étroites.

Toutes les dents de *T. pinchacus* sauf la M3/ ont des longueurs voisines de celles de *T. terrestris* mais elles sont plus étroites ; la M3/ est à la fois plus courte et plus étroite. Comme chez *T. indicus* et à la différence des deux autres espèces actuelles, la largeur antérieure de la P2/est plus petite que sa longueur.

Chez *T. bairdi*, les dimensions sont voisines de celles de *T. terrestris* ; toutefois les P1/, P2/ et M1/ sont un peu plus longues et la M3/ est plus courte.

DENTS JUGALES INFÉRIEURES

Les dimensions moyennes des jugales inférieures de *T. indicus* sont nettement plus grandes que celles des autres espèces actuelles. Les dents de *T. bairdi* et celles de *T. terrestris* ont des dimensions presque identiques : les quatre premières jugales sont un peu plus longues, les deux dernières un peu plus courtes ; la P3 est plus longue que la P4, comme chez *T. indicus*. *T. pinchacus* ne se distingue pratiquement de *T. terrestris* que par des largeurs plus faibles ; pour ces deux espèces, P3 est plus courte que P4.

TAPIRUS PRISCUS KAUP, 1833

CRÂNE

Le spécimen 40633 des collections du Natural History Museum de Londres (BMNH) et provenant d'Eppelsheim (pl. 1, fig 1 ; la pièce a été figurée par H. von Meyer 1865-68 et Lydekker 1886) est un crâne fragmentaire comprenant la presque totalité du palais et une partie des arcades zygomatiques. Malgré quelques difficultés liées à l'état de conservation, nous avons pu déterminer (Tabl. 1) :

- la longueur de la ligne oculaire antérieure (mesure 23 = entre le bord antérieur de l'orbite et le Prosthion),
- la longueur du palais (mesure 2 = entre le bord antérieur des choanes et une ligne unissant les bords antérieurs des P1/),

	n° variable	<i>T. arvernensis</i>			
		<i>T. priscus</i> Eppelsheim	Perrier	Vialette	Villafranca
L ligne oculaire ant.	23	187,0		145,0	
L palais	2	124,5	118,0		
L museau	5	73,0	77,0	80,0	77,0
l maxi. museau	17	47,5	47,0	49,0	44,0
l niv. diastème	17bis	43,0	35,0	35,5	41,0
l bizygomatique	14	233,0		210,0	
l aux choanes	10	52,0	50,0		
l maxi. palais	6	73,0	69,0		62,0
L alvéolaire P1-4	7	86,0	76,5	69,2	72,0

Tableau 1 - Dimensions comparées du crâne de *Tapirus priscus*. Compared dimensions of the skull of *Tapirus priscus*.

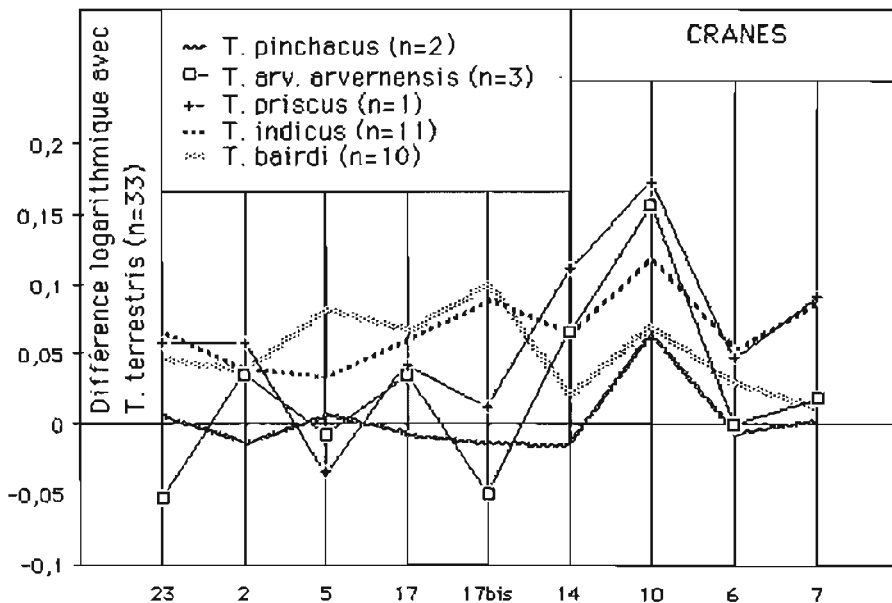


Figure 1 - Diagramme des rapports des dimensions du crâne de *Tapirus priscus*. Ratio diagrams of the skull dimensions of *Tapirus priscus*.

- la longueur du museau (mesure 5 = entre la même ligne et le Prosthion),
- deux largeurs du museau prises "hors tout" (mesure 17 = largeur maximale antérieure et 17 bis = au niveau du diastème),
- la largeur au niveau des arcades zygomatiques (14),
- la largeur maximale des choanes (10),
- la largeur maximale du palais (6 = entre P4/ et M1/),
- la longueur du segment prémolaire (7).

A l'aide des diagrammes de rapports, nous avons comparé (Fig. 1) *T. priscus* aux quatre sous-genres actuels en prenant le sous-genre *Tapirus* comme base de référence. Nous avons aussi établi une moyenne à partir de crânes plus ou moins complets de *T. arvernensis arvernensis* provenant de Viallette, Perrier et Villafranca d'Asti. L'ensemble est regroupé sur la figure 1.

- *Tapirus priscus* se distingue de tous les tapirs actuels par la brièveté du museau (5), son étroitesse (17) surtout au niveau du diastème (17 bis) et la grande largeur au niveau des arcades zygomatiques (14) et des choanes (10).

- *T. arvernensis arvernensis*, bien que plus petit par la plupart des dimensions, présente des proportions proches de celles de *T. priscus*.

Il est bien évident que la portée de ces comparaisons reste limitée puisque nous n'avons retenu pour les diagrammes de rapports que les mesures disponibles chez *T. priscus*.

MANDIBULE

Nous avons ici encore comparé, au moyen des diagrammes de rapports (Fig. 2) les mandibules adultes (avec 6 jugales en service) de *T. priscus* avec *Tapirus terrestris* (le référentiel) et *T. arvernensis*.

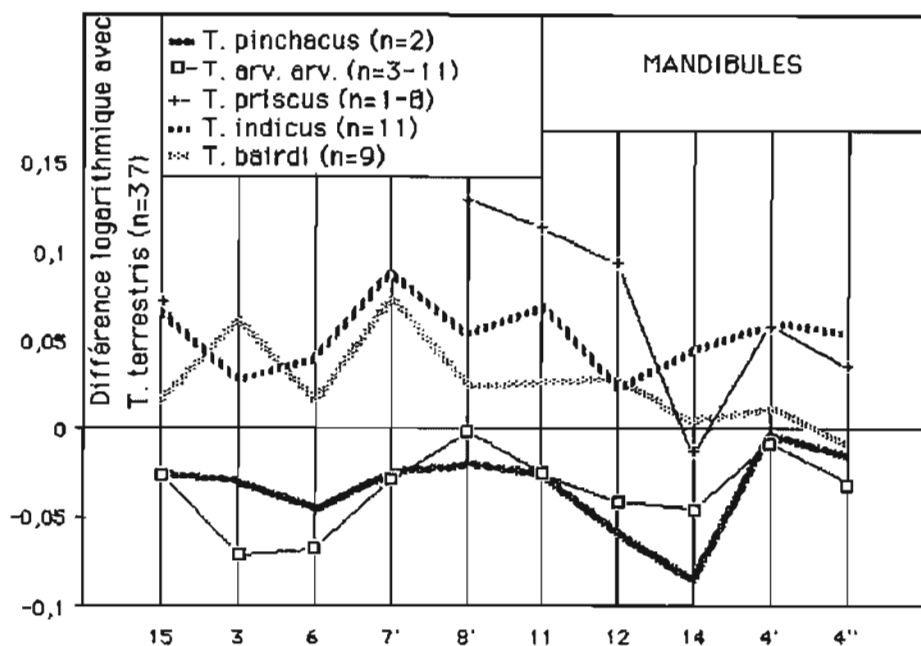


Figure 2 - Diagramme des rapports des dimensions de la mandibule de *Tapirus priscus*. Ratio diagrams of the mandible dimensions of *Tapirus priscus*.

	n° variable	<i>T. priscus</i>						<i>T. arvernensis</i>					
		n	x	mini	maxi	s	v	n	x	mini	maxi	s	v
L alvéolaire P3-P4	4'	8	42,8	39,5	47,5	3,03	7,1	11	36,6	32,0	39,0	2,21	6,0
L alvéolaire des M	4''	5	71,5	68	77	3,5	4,9	8	61,4	58,5	66,0	2,27	3,7
H au condyle	8'	1	157					3	116,0	112,0	122,0	5,29	4,6
H br. horiz. niv. P3-4	11	7	63,6	61,5	67	1,95	3,1	9	46,1	42,0	49,8	2,60	5,6
H en avant de P2	12	3	53,8	52	56,5	2,36	4,4	4	39,5	35,0	42,0	3,11	7,9
DT maxi sous M3	14	5	31,1	28	35,5	2,75	8,8	9	29,0	27,0	31,0	1,50	5,2
Dist. symphyse-talon	15	1	280					3	222,7	211,0	232,0	10,69	4,8

Tableau 2 - Dimensions comparées de la mandibule de *Tapirus priscus*. Compared dimensions of the mandible of *Tapirus priscus*.

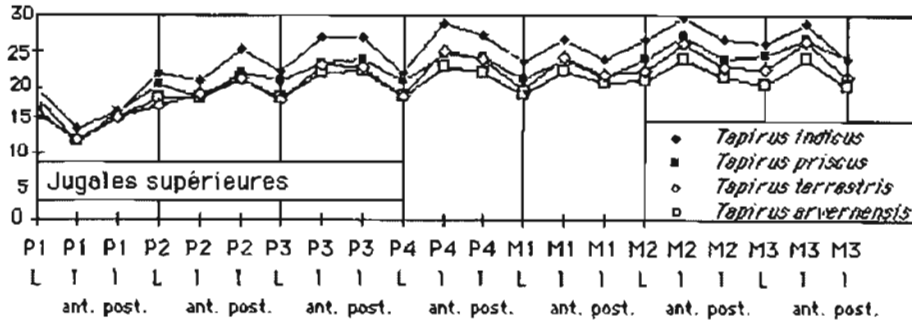


Figure 3 - Diagramme des rapports des dents jugales supérieures de *Tapirus priscus*. Ratio diagrams of the upper cheek teeth of *Tapirus priscus*.

	<i>Tapirus priscus</i>						<i>Tapirus a. arvernensis</i>					
	n	x	mini	maxi	s	v	n	x	mini	maxi	s	v
P1 L	5	18,2	16,0	20,5	1,68	9,2	10	16,6	15,0	18,0	1,01	6,1
P1 l ant.	5	11,4	10,0	13,0	1,52	13,3	8	11,5	10,0	12,5	1,04	9,0
P1 l post.	5	16,2	15,0	19,5	1,89	11,7	8	15,2	12,5	16,5	1,33	8,8
P2 L	4	20,1	18,0	22,5	2,02	10,0	10	18,1	16,0	20,5	1,26	7,0
P2 l ant.	4	18,3	17,5	19,5	0,87	4,7	9	18,3	17,0	20,0	1,00	5,5
P2 l post.	4	21,8	20,0	24,0	1,71	7,9	9	21,0	19,0	23,5	1,32	6,3
P3 L	2	20,8	19,0	22,5	2,47	11,9	6	18,1	17,0	19,5	1,02	5,6
P3 l ant.	2	23,3	21,0	25,5	3,18	13,7	5	21,8	20,0	23,0	1,44	6,6
P3 l post.	2	24,0	22,0	26,0	2,83	11,8	5	22,3	20,5	24,0	1,35	6,1
P4 L	3	20,8	18,5	22,0	2,02	9,7	9	18,4	17,5	20,5	1,17	6,3
P4 l ant.	3	24,5	22,5	26,5	2,00	8,2	8	22,8	21,5	25,0	1,28	5,6
P4 l post.	3	24,2	21,5	26,0	2,36	9,8	9	21,9	20,5	25,0	1,36	6,2
M1 L	3	21,0	20,0	22,5	1,32	6,3	11	18,7	17,0	20,0	0,84	4,5
M1 l ant.	3	23,8	22,0	27,0	2,75	11,6	10	22,3	20,3	25,0	1,58	7,1
M1 l post.	3	21,3	20,0	23,0	1,53	7,2	10	20,4	19,0	23,5	1,45	7,1
M2 L	4	23,9	22,0	25,5	1,49	6,3	13	20,7	19,5	23,5	1,09	5,3
M2 l ant.	4	27,3	24,0	29,0	2,22	8,1	12	23,9	22,3	27,6	1,66	6,9
M2 l post.	4	23,8	21,5	25,5	1,71	7,2	12	21,4	18,5	25,0	1,75	8,2
M3 L	2	24,5	24,0	25,0	0,71	2,9	9	20,2	19,0	22,0	0,97	4,8
M3 l ant.	3	26,7	23,0	29,0	3,21	12,1	8	23,9	22,0	26,0	1,43	6,0
M3 l post.	2	23,8	22,5	25,0	1,77	7,4	8	19,9	17,0	23,0	2,06	10,3

Tableau 3 - Dimensions comparées des dents jugales supérieures de *Tapirus priscus*. Compared dimensions of the upper cheek teeth of *Tapirus priscus*.

Pour un échantillon variant de 1 à 8 spécimens (Tabl. 2) la mandibule de *T. priscus* semble avoir un condyle articulaire très haut (dimension 8 bis) et une branche horizontale très étroite (dimension 14). Toujours par rapport à *T. terrestris*, la mandibule de *T. arvernensis arvernensis* montre, pour une taille correspondant à celle de *T. pinchacus*, les mêmes proportions que *T. priscus*, avec notamment une hauteur relative de la branche horizontale qui les distingue des espèces actuelles.

DENTS JUGALES SUPÉRIEURES

Il est intéressant de noter que, lorsqu'on compare les séries de *T. indicus* et celle du crâne DIN 40633 holotype de *T. priscus* (Fig. 3), les longueurs relatives des prémolaires et molaires dif-

fèrent de celles des espèces actuelles : par rapport à *T. indicus* les P1/ et P2/ sont plus longues alors que les M1/, M2/ et M3/ sont plus courtes (Tabl. 3 ; Fig. 3). Il faut toutefois remarquer qu'une autre série dentaire attribuée à *T. priscus* (DIN 1091, provenant de Wissberg) possède des proportions semblables à celles des Tapirs actuels. Cette série est aussi beaucoup plus petite que celle du crâne DIN 40633, et on peut même se demander si elle appartient à la même espèce. Quelques dents isolées ne combient en effet pas totalement l'intervalle compris entre les jugales de ces deux rangées. La différence de taille n'atteint toutefois pas une importance telle qu'elle permette d'exclure une variabilité intraspécifique normale, et E. Cerdeño & L. Ginsburg (1988) ont insisté sur l'importance de cette variabilité au sein de la famille.

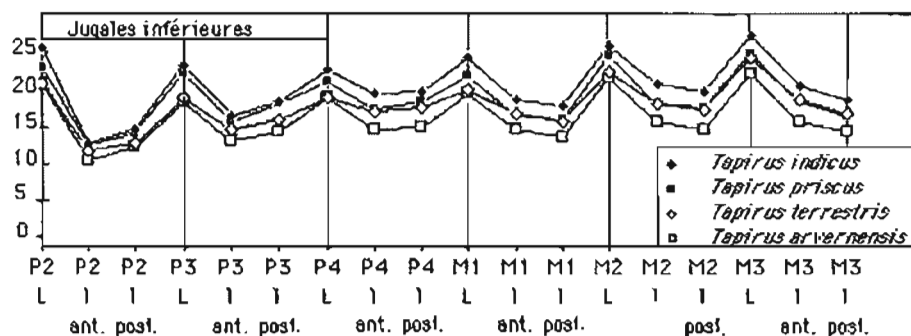


Figure 4 - Diagramme des rapports des dents jugales inférieures de *Tapirus priscus*. Ratio diagrams of the lower cheek teeth of *Tapirus priscus*.

	<i>Tapirus priscus</i>						<i>Tapirus a. arvernensis</i>					
	n	x	mini	maxi	s	v	n	x	mini	maxi	s	v
P2 L	6	23,0	22,0	24,0	0,89	3,89	9	20,8	19,0	22,5	1,06	5,1
P2 l ant.	7	12,6	11,0	14,0	0,93	7,40	8	10,6	9,0	12,0	1,03	9,7
P2 l post.	6	14,2	13,0	15,0	0,75	5,31	9	12,3	11,0	13,0	0,91	7,4
P3 L	8	22,0	20,0	24,0	1,63	7,39	13	18,5	17,0	21,0	1,36	7,4
P3 l ant.	9	15,8	14,5	17,5	1,06	6,70	12	13,3	12,0	14,5	0,72	5,4
P3 l post.	9	18,1	17,0	20,3	1,07	5,91	12	14,5	13,0	16,5	1,08	7,4
P4 L	6	20,9	20,0	24,0	1,56	7,47	13	19,0	17,5	21,5	1,06	5,6
P4 l ant.	6	17,5	16,0	19,0	1,10	6,26	11	14,8	13,0	16,5	0,96	6,5
P4 l post.	6	18,4	17,0	20,0	1,07	5,80	11	15,0	13,5	17,5	1,04	6,9
M1 L	12	21,8	18,0	26,0	1,99	9,17	13	19,4	18,0	21,0	1,02	5,2
M1 l ant.	11	16,7	15,0	18,3	1,03	6,14	11	14,6	13,0	16,0	1,00	6,8
M1 l post.	12	16,1	14,5	18,0	1,11	6,86	11	13,8	12,5	15,0	0,84	6,1
M2 L	11	24,4	22,5	26,5	1,56	6,40	14	21,6	19,0	24,0	1,45	6,7
M2 l ant.	11	18,2	16,0	20,0	1,21	6,65	13	15,7	14,0	17,5	0,83	5,3
M2 l post.	11	17,6	16,0	19,0	1,13	6,41	13	14,7	13,5	17,0	1,14	7,8
M3 L	7	24,7	22,5	27,0	1,75	7,09	9	22,1	21,0	25,0	1,19	5,4
M3 l ant.	7	18,5	17,0	20,0	1,35	7,26	9	15,7	14,5	17,0	0,83	5,3
M3 l post.	7	16,6	15,5	18,0	1,08	6,52	8	14,5	12,5	17,5	1,60	11,1

Tableau 4 - Dimensions comparées des dents jugales inférieures de *Tapirus priscus*. Compared dimensions of the lower cheek teeth of *Tapirus priscus*.

L'observation des séries jugales supérieures de *T. arvernensis arvernensis* montre (Tabl. 3) que les longueurs relatives des prémolaires et molaires diffèrent elles aussi de celles des espèces actuelles : par rapport à *T. terrestris* les P1/ et P2/ sont plus longues alors que les M1/, M2/ et M3/ sont plus courtes (Fig. 3). Nous avons donc ici une ressemblance dentaire qui s'ajoute aux ressemblances crâniennes rapprochant *T. arvernensis* et *T. priscus*.

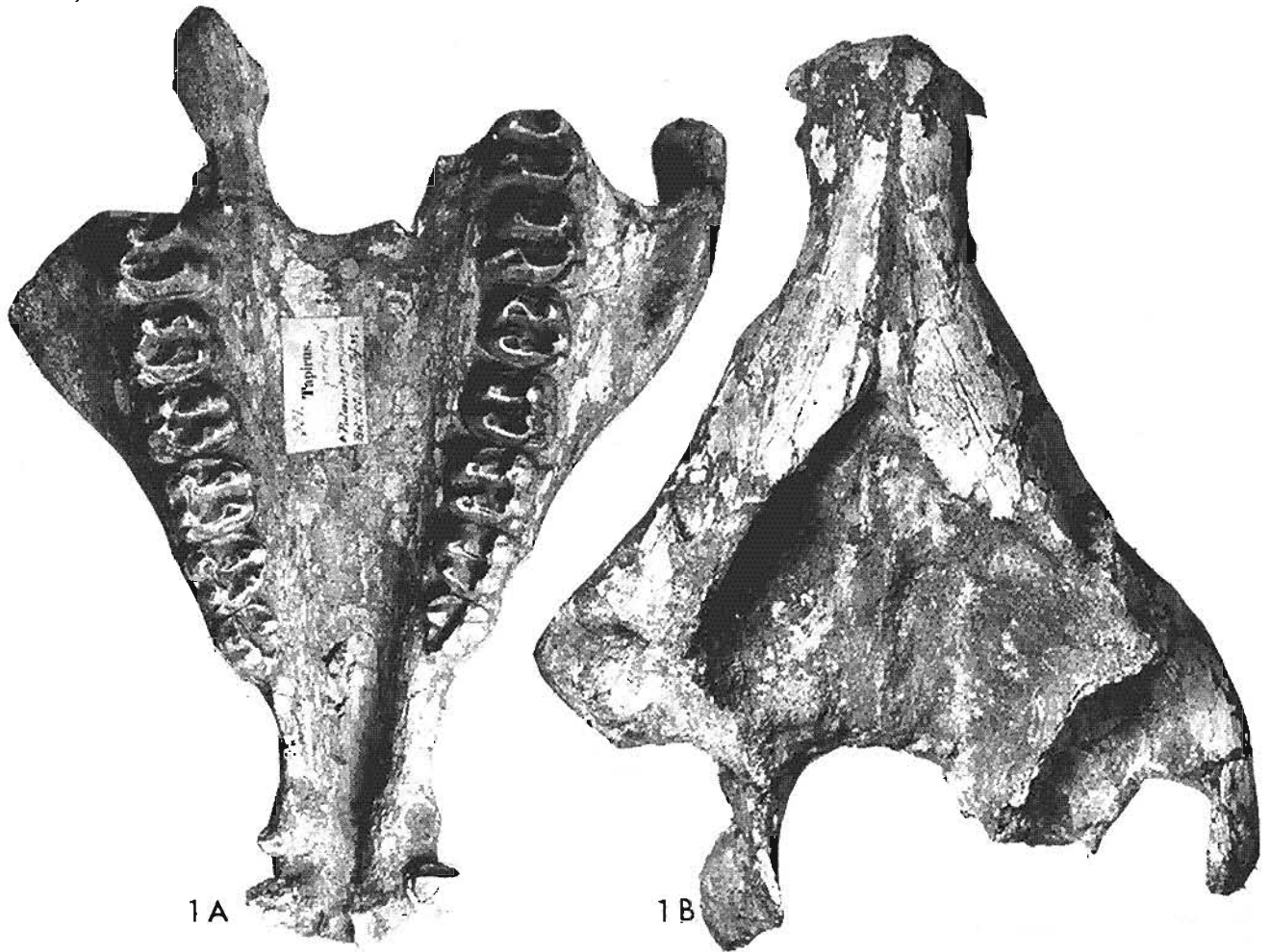
DENTS JUGALES INFÉRIEURES

Les longueurs moyennes des dents de *T. priscus* sont intermédiaires entre celles de *T. indicus* et celles de *T. bairdi* et *T. terrestris* ; les P/3 sont plus longues que les P/4 ; les largeurs des P/2 et P/3 sont proches de celles observées chez *T. indicus* alors que les molaires ont la même largeur que chez *T. terrestris* ; les largeurs des P/3 et des P/4 sont semblables, ce que l'on ne retrouve pas chez les tapirs actuels (Fig. 4).

PLANCHE 6

Fig. 1 - *Tapirus priscus*, fragment de crâne n° 40633 provenant d'Eppelsheim (Natural History Museum, Londres). A : vue inférieure. B : vue supérieure. C : vue occlusale de la rangée dentaire supérieure droite. Skull fragment n° 40633, upper view, Eppelsheim (Natural History Museum, London). A : norma basalis. B : norma verticalis. C : occlusal view of the right upper tooth row.

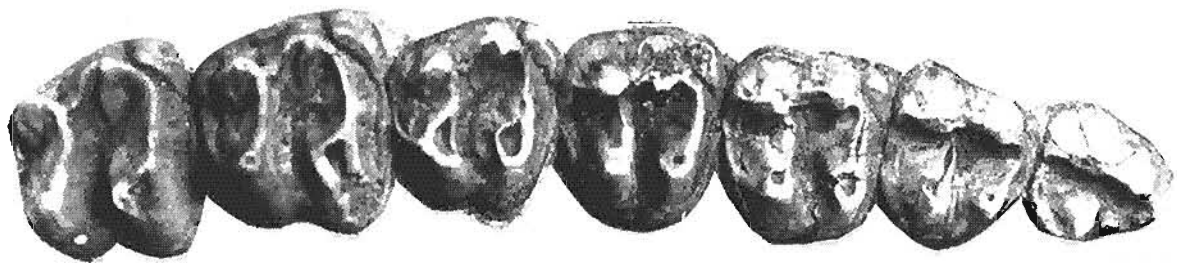
Fig. 2 - *Tapirus priscus*, vue occlusale de la rangée dentaire supérieure gauche. Occlusal view of the left upper tooth row.



1A

1B

0 10



1C

0 2



2

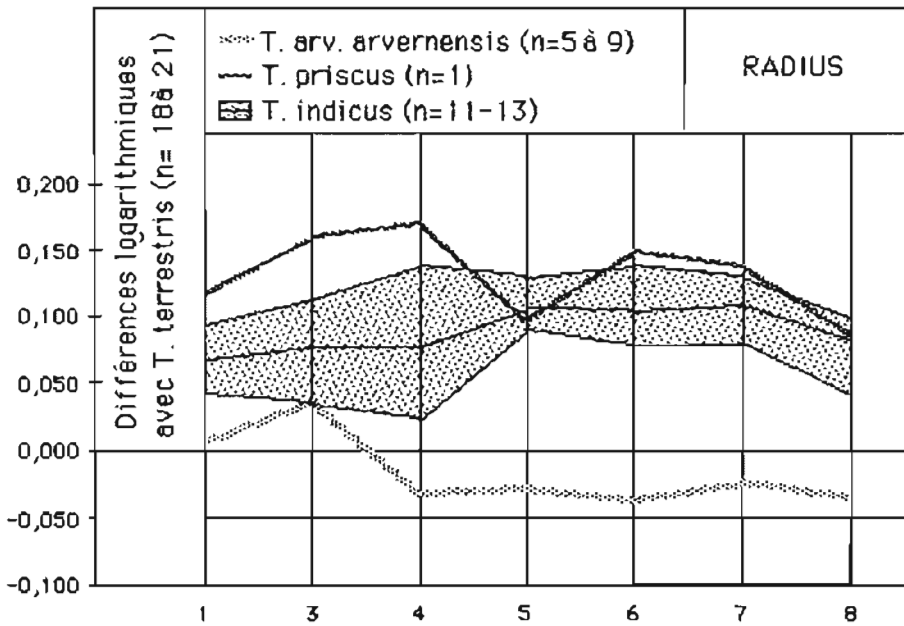


Figure 5 - Diagramme des rapports des dimensions du radius de *Tapirus priscus*. Ratio diagrams of the ulna of *Tapirus priscus*.

	n° variable	<i>T. priscus</i>	<i>Tapirus arvernensis arvernensis</i>						<i>T. indicus</i>		<i>T. terrestris</i>	
		Eppelsheim	n	x	mini	maxi	s	v	n	x	n	x
Longueur	1	261,0	7	201,8	190,0	213,0	9,25	4,6	13	233,00	20	199,38
DT diaphyse	3	33,5	8	25,1	21,0	29,0	2,62	10,4	13	27,56	20	23,05
DAP diaphyse	4	27,0	8	16,9	16,0	18,0	0,69	4,1	11	21,75	20	18,25
DT proximal	5	60,0	8	45,0	42,0	49,0	3,11	6,9	13	61,12	20	48,00
DAP proximal	6	39,0	9	25,4	22,0	29,5	2,40	9,5	11	35,00	18	27,71
DT distal	7	56,0	5	38,6	35,0	41,0	2,38	6,2	13	52,35	20	40,78
DAP distal	8	31,0	6	23,5	21,0	26,0	2,24	9,5	12	30,75	18	25,61

Tableau 5 - Dimensions comparées du radius de *Tapirus priscus*. Compared dimensions of the ulna of *Tapirus priscus*.

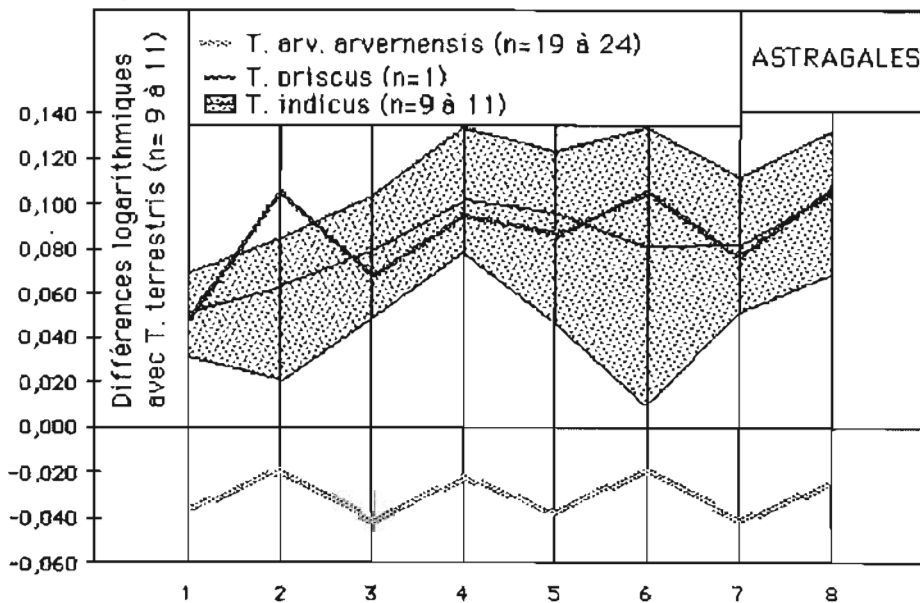


Figure 6 - Diagramme des rapports des dimensions de l'astragale de *Tapirus priscus*. Ratio diagrams of the talus of *Tapirus priscus*.

	n° variable	<i>T. priscus</i>	<i>Tapirus arvernensis arvernensis</i>						<i>T. indicus</i>		<i>T. terrestris</i>	
		Eppelsheim	n	x	mini	maxi	s	v	n	x	n	x
Hauteur maximale	1	57,0	23	47,0	43,0	52,0	2,45	5,2	9	57,72	14	51,21
Hauteur lèvre médiale	2	45,0	22	33,8	32,0	37,0	1,23	3,6	11	40,86	16	35,34
largeur prox. trochlée	3	34,5	22	26,8	24,0	29,0	1,57	5,9	10	35,45	19	29,50
DT maximal	4	53,0	23	40,5	38,0	49,0	2,22	5,5	10	53,80	17	42,62
DT articulaire distal	5	46,0	21	34,5	30,0	38,0	1,66	4,8	11	47,05	18	37,69
DAP articulaire distal	6	30,0	24	22,5	20,0	26,0	1,50	6,7	9	28,28	14	23,51
DAP médial	7	36,0	22	27,4	25,0	30,2	1,25	4,6	11	36,45	17	30,06
DT maximal distal	8	49,0	19	36,2	33,5	40,0	1,73	4,8	9	48,72	16	38,34

Tableau 6 - Dimensions comparées de l'astragale de *Tapirus priscus*. *Compared dimensions of the talus of Tapirus priscus*.

Chez *T. arvernensis arvernensis* les longueurs moyennes sont plus faibles que pour *T. terrestris* (celles sont du même ordre que pour *T. pinchacus*), sauf pour la P/2 et la P/4 ; les P/2 et P/3 sont larges ; les largeurs postérieures des P/3 et P/4 sont à peu près équivalentes, comme chez *T. priscus*.

Chez les deux formes fossiles (Tabl. 4), la longueur moyenne des M/1 est à peine plus forte que celle des P/4. C'est avec la largeur relative des P/3 et des P/4 le seul caractère qui semble distinguer les tapirs du Mio-Pliocène des tapirs actuels (à l'exception de *T. pinchacus* pour lequel, toutefois, notre échantillon est réduit).

En outre, *T. priscus* se distingue de toutes les autres espèces étudiées par des P/3 relativement longues ; mais, là encore, l'échantillon est petit.

SQUELETTE POST-CRÂNIEN

Radius - Un radius complet a été trouvé à Eppelsheim ; il est très grand, plus long que le maximum observé dans notre échantillon de *T. indicus*, mais ses proportions évoquent cette espèce, avec toutefois une diaphyse plus robuste, et un diamètre transversal proximal relativement faible (Tabl. 5 ; Fig. 5). Les proportions sont tout à fait tapiroides mais dans le détail sont assez différentes de celles de *T. arvernensis*, qui rappelle un petit *T. terrestris* à diaphyse particulièrement robuste.

Astragale - Un astragale d'Eppelsheim a des dimensions (Tabl. 6) voisines de la moyenne de notre échantillon de *T. indicus*, mais avec les mêmes proportions que *T. arvernensis*. La lèvre latérale est basse alors que la lèvre médiale est très

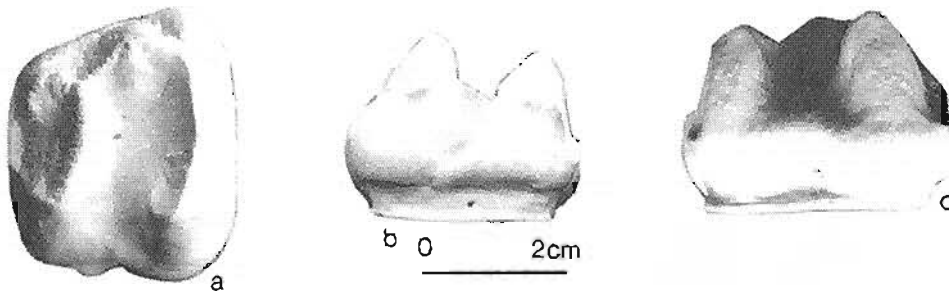


Figure 7 - *Tapirus antiquus*, moulage de la troisième molaire supérieure provenant de Bernersheim et conservée dans les collections du Hessisches Landesmuseum de Darmstadt, (n° DIN 3086). a : vue occlusale ; b : vue labiale ; c : vue linguale. *Cast of the upper third molar from Bernersheim, n° DIN 3086, Hessisches Landesmuseum, Darmstadt. a : occlusal view ; b : labial view ; c : lingual view.*

	<i>Tapirus antiquus</i>	<i>Tapirus priscus</i>			<i>Tapirus indicus</i>		
		mini	x	maxi	mini	x	maxi
M2/ L	25,5	22	23,9	25,5	25	26,7	28,5
M2/ l ant.	28	24	27,3	29	28	30	31,5
M2/ l post.	29	21,5	23,8	25,5	25	26,7	28,5
M3/ L	30	25	24,5	25	22,9	26,1	28,5
M3/ l ant.	35,5	28	26,7	29	27	29	31
M3/ l post.	29	22,5	23,8	25	22	23,8	25,5

Tableau 7 - Dimensions comparées des dents jugales de *Tapirus antiquus*. *Compared dimensions of the cheek teeth of Tapirus antiquus.*

Variables	Tapiruscus	Tapirus priscus			Tapirus terrestris		
	pannonicus	mini	x	maxi	mini	x	maxi
P/2 L	17,3	22	23	24	18	20,8	24,5
P/2 l ant.	10	11	12,6	14	10	13	15
P/2 l post.	11	13	14,2	15	16	18,9	22
P/3 L	15,6	20	22	24	13,5	16	18,2
P/3 l ant.	12,1	14,5	15,8	17,5	15,5	19,1	22
P/3 l post.	13	17	18,1	20,3	15	17,6	19,1
P/4 L	16,8	20	20,9	24	15,5	19,1	22
P/4 l ant.	13	16	17,5	19	14,5	17,1	19
P/4 l. post.	13	17	18,4	20	15	17,6	19,1

Tableau 8 - Dimensions comparées des dents jugales de *Tapiruscus pannonicus*. Compared dimensions of the cheek teeth of *Tapiruscus pannonicus*.

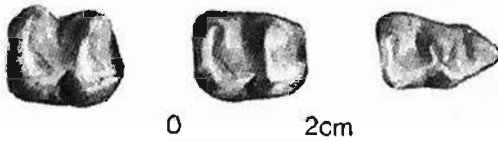


Figure 8 - *Tapiruscus pannonicus*, les trois prémolaires inférieures de l'holotype, vue occlusale, Musée de Budapest. The first three premolars of the holotype, occlusal view, Museum of Budapest.

haute ; les sommets des lèvres sont proches l'un de l'autre, et le diamètre antéropostérieur de la lèvre médiale est faible ; le diamètre antéropostérieur de l'articulation distale est fort (Fig. 6).

TAPIRUS ANTIQUUS KAUP, 1833

Tapirus antiquus Kaup, 1833, a été défini à partir d'une M2/ très usée découverte à Eppelsheim ; cet holotype, qui n'a jamais été figuré, est perdu. Une M3/ vierge provenant de Bermersheim fut décrite en 1861 par J.J. Kaup (p. 32, pl. 5, fig. 6) et est conservée sous le n° DIN 3086 dans les collections du Hessisches Landesmuseum de Darmstadt (Fig. 7). H. von Meyer (1865-67) considère que ces deux dents sont comprises dans l'intervalle de variation intraspécifique de *T. priscus*, dont *T. antiquus* devient alors un synonyme récent. Haupt (1935) refuse en revanche cette interprétation et écrit que ces dents sont anormalement grandes ; le Tabl. 7 montre que si la M2/ disparue (dimensions d'après Kaup, 1833) peut très bien être attribuée à *T. priscus*, la M3/ est réellement trop grosse. *T. antiquus* doit donc être conservé en attendant de nouvelles découvertes, la M3/ de Bermersheim devenant alors le néotype de l'espèce. Peut-être le très grand radius d'Eppelsheim, attribué à *T. priscus* et dont les dimensions dépassent les valeurs maximales observées

chez *T. indicus*, appartient-il en fait à *T. antiquus* ?

TAPIRUSCUS PANNONICUS KRETZOI, 1951

Tapiruscus pannonicus KRETZOI, 1951, a été très brièvement signalé comme nouveau genre et nouvelle espèce dans le gisement de Csakvar (Hongrie), d'âge probablement Turolien (Kretzoi 1985 a, b) ; aucune diagnose, aucune description, aucune figuration ne sont indiquées par l'auteur. Les seules données précises fournies par M. Kretzoi sont les dimensions des trois prémolaires inférieures et de la dernière molaire inférieure du même individu ; l'un de nous (VE) a pu mesurer et photographier à Budapest les trois prémolaires inférieures de l'holotype (Fig. 8) ; les dimensions sont dans tous les cas inférieures ou au plus égales aux valeurs minimales observées chez *T. terrestris*, et très inférieures à celles de *T. priscus* (Tabl. 8). Les dents isolées attribuées à *Tapirus* sp. (Schlosser 1902) et provenant de Salmendingen (Alpes souabes, Allemagne du Sud, Turolien inférieur selon Mein 1986) et le petit tapir indéterminé de Baccinello V3 (Grosseto, Italie) pourraient peut-être appartenir à *T. pannonicus* ? *T. pannonicus* a par ailleurs été découvert dans le site turolien inférieur de Dorn-Dürkheim près d'Alzey en Allemagne (Franzen & Storch 1976 ; Tobien 1980) mais ces restes n'ont jamais été décrits.

GISEMENTS ET BIOSTRATIGRAPHIE

Des restes de tapirs sont connus dans le Miocène supérieur d'Allemagne, de Suisse, de France, d'Espagne et d'Italie. Les gisements sont les suivants (Tabl. 9) :

- Baccinello V 3, province de Grosseto, Italie (MNQ 13). La présence d'un *Tapirus* sp. est confirmée par Hürzeler & Engesser (1976). Sala *et al.* (1990) considèrent qu'il s'agit là du seul gise-

MNQ 12/13	Baccinello V3			
MNQ 11	Dorn-Dürkheim	Salmendingen		
MNQ 10	Orignac	Langemaison	Charmoilles	Priay
MNQ 9	Kettenheim Westhoffen Can Llobateres	Steinberg Wissberg Eppelsheim	? Melchingen Esselborn Bermersheim	El Firal Gau-Weinheim Doué-la-Fontaine

Tableau 9 - Position stratigraphique des principaux gisements à tapirs du Miocène supérieur d'Europe occidentale. *Stratigraphical situation of the main tapir-bearing sites of the Upper Miocene of Western Europe.*

ment miocène italien à *Tapirus*, les nombreux autres étant tous pliocènes. Le tapir de Baccinello n'a jamais été décrit.

- Bermersheim, 4 km N d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9), gisement à *T. antiquus* qui y fut décrit et figuré par Kaup en 1861 (p. 32, pl. 5, fig. 6) ; la seule dent actuellement connue pour cette espèce est conservée au Hessisches Landesmuseum de Darmstadt (Fig. 7).

- Can Llobateres, Valles Penedes, Espagne (MNQ 9) ; un maxillaire gauche juvénile avec la rangée dentaire, trois jugales isolées, un pyramidal de *T. priscus*, le tout conservé au Musée Miguel Crusafont de Sabadell (Golpe 1980 ; Golpe & Crusafont 1982, pl. 1).

- Charmoilles, Jura bernois, Suisse (MNQ 10) : la moitié d'une jugale inférieure de *T. priscus* conservée au Musée d'Histoire naturelle de Bâle (Schaefer 1961).

- Dorn-Dürkheim près de Worms, Allemagne (MNQ 11) : matériel de *Tapirus pannonicus*, inédit, conservé au Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg de Frankfurt am Main (Franzen & Storch 1976 ; Tobien 1980).

- Doué-la-Fontaine, Maine-et-Loire, France (MNQ 9) : une P/4 isolée incomplète de *T. priscus*, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Ginsburg *et al.* 1979).

- El Firal, Seu de Urgell, Espagne (MNQ 9) : une prémolaire supérieure et un fragment de M1 de *T. priscus* seraient conservés au Musée de Géologie de Barcelone (Bataller 1924, p. 11, pl. 2, fig. 7-8).

- Eppelsheim, 6 km au SE d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : la localité-type de *Tapirus priscus*, et la plus riche pour cette espèce : un avant-crâne avec les rangées dentaires, deux autres rangées dentaires su-

périeures incomplètes, six mandibules plus ou moins complètes avec les dents, un radius, un astragale. Ce matériel est conservé au Hessisches Landesmuseum de Darmstadt, au Natural History Museum de Londres (BMNH) et au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris ; divers moulages se trouvent dans d'autres collections (Kaup 1833, pl. 6, fig. 1-4 ; H. von Meyer 1867, pl. 25, fig. 1-5, pl. 27, fig. 1-2 ; de Blainville 1839-1864 ; Lydekker 1886 ; Tobien 1980). C'était aussi la localité-type de *Tapirus antiquus*, dont l'holotype, jamais figuré, a été perdu.

- Esselborn, 4 km au S d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : deux mandibules incomplètes de *T. priscus* sont conservées au Hessisches Landesmuseum de Darmstadt ; l'espèce n'est pas citée dans les listes fauniques de Tobien (1980).

- Gau-Weinheim, 12 km au NW d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : un fragment de mandibule avec les deux dernières molaires, et une dizaine de dents isolées de *T. priscus*, Bayerische Staatssammlungen de Munich (Wagner 1947). L'espèce n'est pas citée dans les listes fauniques de Tobien (1980).

- Kettenheim, 3 km au S d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : quelques dents isolées de *T. priscus* au Hessisches Landesmuseum de Darmstadt ; l'espèce n'est pas citée dans les listes fauniques de Tobien (1980).

- Langemaison, Doubs, France (MNQ 10) : une P/4 isolée de *T. priscus* dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard-Lyon I (Guérin & Eisenmann 1982).

- Melchingen, sidérolithique des Alpes souabes, Allemagne (MNQ 9 selon Mein 1986) : plusieurs jugales isolées qui seraient conservées au Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der

Universität Tübingen ; leurs dimensions (Schlosser 1902) sont proches des valeurs minimales connues chez *T. priscus*.

- Orignac, Pyrénées centrales, France (MNQ 10) : six jugales isolées de *T. priscus* sont conservées dans les Musées d'Histoire naturelle de Toulouse et Bordeaux (Richard 1948).

- Ostheim, montagne de Rhön, Thuringe du Sud, Allemagne (Miocène supérieur indéterminé) : 9 dents supérieures constituant les éléments de deux rangées dentaires, et deux fragments de dents inférieures, sont conservées au Museum für Naturkunde de Berlin. Le site a été mentionné comme pliocène par Blanckenhorn (1904 et 1939), avec le mastodonte *Anancus arvernensis*, sans allusion à des restes de tapirs.

- Priay, Ain, France (MNQ 10) : une jugale isolée de *T. priscus* dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard-Lyon I (Combémoré et al. 1970, pl. 1, fig. 4).

- Salmendingen, sidérolithique des Alpes souabes, Allemagne (MNQ 11 d'après Mein 1986) : plusieurs jugales isolées de *Tapirus* sp. qui seraient conservées à Tübingen ; Schlosser (1902) ne figure qu'une canine, c'est la seule dent dont il donne les dimensions.

- Steinberg (Napoleonshöhe), près de Sprendlingen, 16 km NW d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : Bien que *T. priscus* soit cité dans ce gisement (Wagner 1947 ; Tobien 1980) nous n'avons pu retrouver le matériel correspondant.

- Trochtelfingen, sidérolithique des Alpes souabes, Allemagne (Vallésien sans précision d'après Mein, 1986) : plusieurs jugales isolées de *T. priscus* qui seraient conservées au Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen (Schlosser 1902).

- Westhofen, 11 km SE d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : deux jugales isolées de *T. priscus* au Bayerische Staatsammlungen à Munich (Wagner 1947 ; Tobien 1980).

- Wissberg, 13 km NW d'Alzey, formation des sables à *Dinotherium*, Allemagne (MNQ 9) : un fragment de crâne de *T. priscus* portant une rangée dentaire, Hessisches Landesmuseum à Darmstadt (Wagner 1946, 1947 ; Tobien 1980). On notera que Wagner (1946) décompte 90 dents isolées, cinq rangées dentaires inférieures et trois supérieures. Nous sommes loin d'avoir retrouvé la totalité de ce matériel, mais des confusions ont pu se produire avec la localité toute proche de Gau-Weinheim, qui est pourtant bien distinguée par Tobien (1980).

Des tapirs ont été signalés aussi dans le Miocène supérieur d'Europe orientale, notamment en Autriche avec *T. priscus* à Biedermannsdorf et *T. sp.* à Laaerberg-Wien (Mottl 1955), et en Hongrie avec *T. pannonicus* à Csakvar (Kretzoi 1985a,b).

Tapirus priscus est une espèce répandue dans toute l'Europe occidentale et centre et sud orientale, qui paraît limité dans le temps aux zones MNQ 9 et 10, il s'agit donc d'une forme caractéristique du Vallésien. *T. antiquus*, dans la mesure où il s'agit bien d'une espèce distincte, n'est connu que dans deux gisements (et en fait probablement dans un seul) du Vallésien inférieur (MNQ 9) d'Allemagne occidentale. *T. pannonicus*, dont la validité au moins spécifique ne fait pas de doute en dépit de l'absence de description, est sûrement du Turolien (Pikermien) inférieur (MNQ 11) et atteint peut-être des niveaux turoliens plus récents ; il a sans doute existé en Europe centrale et nord-occidentale, et peut-être aussi sud-occidentale.

PALÉOÉCOLOGIE

Bien qu'ils se rencontrent dans des régions très différentes, tous les tapirs actuels à l'exception de *T. pinchacus* présentent les mêmes exigences écologiques : climat chaud, forêt tropicale et végétation dense, climat humide et proximité de plans d'eau suffisants ; tous grimpent bien dans les rochers lorsque c'est nécessaire. *T. pinchacus*, une forme montagnarde habitant les Andes, doté d'une fourrure épaisse, paraît à première vue différent des autres mais vit en fait dans les buissons denses et la forêt de montagne entre 2000 and 4500 m d'altitude, descendant tous les jours dans les vallées pour se baigner et remontant ensuite ; à l'exception de la température, son mode de vie est donc très proche de celui des autres espèces.

Les tapirs fossiles, qui présentent des caractéristiques anatomiques proches des formes actuelles, semblent avoir eu des exigences écologiques du même ordre.

On connaît des paléoflores associées à *T. priscus* dans les gisements d'Orignac (forêt de Taxodiaceae, Sauvage 1969), Priay (forêt assez dense avec nombreuses essences hygrophiles, Combémoré et al. 1970), et dans la formation des Dinotheriensande (macroflore présentant les caractères d'une forêt dense humide, Wenz 1921 ; Günther & Gregor 1989-90). Ceci confirme notre hypothèse quant à l'environnement de *Tapirus priscus*.

REMARQUES PHYLOGÉNÉTIQUES

L'histoire des tapirs d'Europe est mal documentée et très confuse. Une étude récente de ceux de l'Oligocène et du Miocène inférieur (Cerdeño & Ginsburg 1988) a montré qu'ils se répartissaient selon quatre lignées correspondant à trois genres:

- *Protapirus priscus* (Filhol) de Caylux, Phosphorites du Quercy, probablement d'âge Stampien - *P. bavaricus* (Oettingen), du Stampien moyen de Gaimersheim, et peut-être de Rufi - *P. aginensis* (Richard), du Stampien supérieur de La Milloque - *P. douvillei* (Filhol), de l'Aquitainien moyen de Saint-Gérard-le-Puy (MNQ 2 a) et de l'Aquitainien marin de Fontcaude ;

- *Protapirus cetinensis* CERDEÑO & GINSBURG, de l'Aquitainien moyen d'Espagne (Cetina de Aragon, MNQ 2 a, et Valquemado), qui diverge peut-être de la précédente, avant *Protapirus aginensis* ;

- *Paratapirus helvetius* (H. von Meyer), du Stampien (ou de l'Orléanien basal?) de Haslen en Suisse - *P. intermedius* (Filhol), de l'Aquitainien-Agénien supérieur, connu de Selles-sur Cher (MNQ 2 b), des environs d'Ulm (Eggingen, peut-être MNQ 1, Haslach, MNQ 2 b) et de Mayence (Budenheim, Hessler, MNQ 2 b), de Brux (lignites aquitaniens), de Laugnac (MNQ 2 b), et des faluns langhiens de la Touraine et de l'Anjou. *P. mogontiacus* R. VON KOENIGSWALD, de Hessler et *P. robustus* R. VON KOENIGSWALD, d'Eselsberg (MNQ 2 b) sont synonymes de *P. intermedius*, qui pourrait avoir vécu jusqu'à l'Orléanien basal (MNQ 4 a).

- *Eotapirus ruber* CERDEÑO & GINSBURG, du Stampien des Phosphorites du Quercy - *E. broennimanni* (Schaub & Hürzeler), de l'Agénien inférieur de Pyrimont-Challonges (MNQ 2 a) et de Wischberg.

Au Miocène moyen, outre les derniers représentants de *Paratapirus intermedius*, on ne trouve que le *Tapirus* sp. des molasses "burdigaliennes" d'Allemagne et de Suisse (sites de Baltringen, Brütelen, Hausen, Mösskirch, Niederstotzingen, Rammingen, Ursendorf), qui pour R. von Koenigswald (1930) serait son descendant direct, et le *Tapirus telleri* HOFMANN, de Göriach (MNQ 6) et de Willmandingen, qui selon le même auteur serait issu de l'espèce de Pyrimont-Challonges, c'est à dire de *Eotapirus broennimanni*.

Au Miocène supérieur on connaît les trois formes étudiées dans le présent article. R. von Koenigswald (1930) mentionne aussi *T. hungaricus* dans le "Pontien" de Hongrie, mais il s'agit en l'occurrence du *Tapirus arvernensis* du Villafranchien inférieur d'Hajnacka. Il est par ailleurs tentant de rechercher les variations de dimensions et pro-

portions de *T. priscus* pendant la durée de vie de l'espèce, afin d'établir ses tendances évolutives ; en fait la quasi-totalité du matériel disponible provient de sites de la zone MNQ 9 et les restes étudiables issus de la zone MNQ 10 sont limités à quelques dents isolées recueillies à Orignac ; ces dernières se situent dans l'intervalle de variation des dents homologues de la zone MNQ 9 et n'apportent donc aucun renseignement à ce propos.

Au Ruscinien apparaissent *Tapirus arvernensis* Croizet & Jobert, sous sa forme *T. a. minor* de Serres, qui évoluera en *T. arvernensis arvernensis*, très semblable mais de stature un peu plus forte, au Villafranchien, et *Tapirus jeanpiveteaui* BOEUF, récemment découvert à Ruffec (Charente, France), qui nous paraît pour l'instant difficile à rapprocher des espèces précédemment connues (Boeuf 1991).

R. von Koenigswald (1930) considérait *T. priscus* et *T. arvernensis* comme les derniers représentants de deux lignées distinctes, le premier très proche du *T. indicus* d'Asie, avec pour ancêtre direct un grand *Tapirus* sp. du site autrichien de Göriach (MNQ 6), et le second, voisin de *T. terrestris*, descendant du *T. telleri* provenant du même site de Göriach. Un schéma phylogénétique très semblable est donné par T. zu Oettingen-Spielberg (1952). Les tapirs de Göriach ont été décrits par Hofmann (1893), et l'opinion de R. von Koenigswald repose sur une idée de Schaub, la coexistence à Göriach de deux tapirs différents. Nous n'avons pu disposer des originaux du syntype de *T. telleri*, mais nous en avons étudié divers moulages conservés dans les Musées de Munich, Genève, Berlin et Paris. Il s'agit de trois pièces, un fragment de rangée dentaire supérieure gauche portant P4/ et le segment molaire (Hofmann 1893, pl. VIII, fig. 4), un fragment de rangée dentaire supérieure gauche portant P1/3/ (Hofmann 1893, pl. VIII, fig. 5), un fragment de rangée dentaire inférieure gauche portant P/4 (abîmée) et les trois molaires (Hofmann 1893, pl. VIII, fig. 6). Les dimensions que nous avons relevées varient peu d'un moulage à l'autre. Elles montrent que chez *T. telleri* les P1/, P2/, M1/ et M2/ ont des dimensions voisines de celles de *T. arvernensis*, alors que les P3/, P4/ et M3/ sont plus longues ; les P3/ et P4/ sont étroites, surtout en avant, et les M3/ sont très larges. La P/4 a la même longueur que celle de *T. arvernensis* et les trois molaires inférieures ont des dimensions très voisines de celles de *T. priscus*.

Notre comparaison montre que *T. telleri* est biométriquement peu différent de *T. priscus* et *T. arvernensis* et que ces derniers sont anatomique-

ment bien plus proches l'un de l'autre que de *T. terrestris* ou de *T. indicus*.

R. von Koenigswald (1930) notait aussi que la variabilité individuelle étant grande chez les tapirs, les autres espèces signalées dans le Miocène supérieur d'Europe, notamment le grand *T. antiquus* de Rhénanie (voir ci-dessus) et les petits *Tapirus* sp. du sidérolithique du Miocène supérieur d'Allemagne du Sud ("Bohnerze") n'étaient rien de plus que des "formes" spécifiquement indistinguables de *T. priscus*. Nous avons vu que les quelques données biométriques existantes militent contre cette hypothèse.

CONCLUSION

Plus de vingt gisements du Miocène supérieur d'Europe occidentale ont livré des restes de tapirs. Dans presque tous les cas, il s'agit de *Tapirus priscus*, qui, en dépit de sa rareté, est désormais une espèce assez bien définie, caractéristique du Vallésien européen et présentant les exigences écologiques typiques du genre. Sa ressemblance anatomiques et ses similitudes de proportions, notamment pour le crâne, la mandibule, les dents jugales et l'astragale, avec le *T. arvernensis* du Ruscinien et du Villafranchien d'Europe, nous amènent à réfuter l'hypothèse phylogénétique de R. von Koenigswald (1930) et à attribuer à ces deux espèces une proche parenté. Les similitudes de dimensions et de proportions dentaires avec le *T. telleri* du Miocène moyen nous laissent présumer d'une certaine proximité phylogénétique. Rien en revanche ne nous permet pour l'instant, faute de matériel, d'aboutir à une conclusion concernant *Tapirus antiquus* ou *Tapirus pannonicus*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BATAILLER J.R. 1924 - Contribucio à l'estudi de nous mamífers fossils de Catalunya. *Arxives de l'Institut de Ciències*, Barcelona, 12, 1 : 1-53.
- BLANCKENHORN M. 1904 - Oberpliocän mit *Mastodon arvernensis* auf Blatt Ostheim vor der Rhön. *Jahrbuch der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie*, 1901, 22 : 364-371.
- BLANCKENHORN M. 1939 - Das Pliozän in der Flussgebieten der Streu, Fulda, Haune, Schwalm und mittleren Lahn. *Abhandlungen Preussisches Geologisches Landesanstalt*, NF, 189 : 63 p.
- BOEUF O. 1991 - *Tapirus jeanpiveteaui* nov. sp., nouvelle espèce de Tapiridae (Perissodactyla) du Pliocène de Charente (France). *Palaeontographica*, A, 217, 4-6 : 177-194.
- CERDEÑO E. & GINSBURG L. 1988 - Les Tapiridae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène et du Miocène inférieur européens. *Annales de Paléontologie*, Masson édit., Paris, 74, 2 : 71-96.
- COMBÈMOREL R., GUÉRIN C. & MÉON-VILAIN H. 1970 - Un nouveau gisement de mammifères mio-pliocènes à Priay (Ain). *Bulletin du Bureau de recherches géologiques et minières*, 2, 1, 4 : 33-47.
- EISENMANN V. & GUÉRIN C. 1990 - *Tapirus priscus* KAUP from the Upper Miocene of Western Europe : paleontology, biostratigraphy and palaeoecology. *Actes du IX congrès international du Néogène méditerranéen (RCMNS)*, Barcelone, nov. 1990 : 10 p. dactyl. (sous presse).
- FRANZEN J.L. & STORCH G. 1976 - Die unterpliozäne Fundstelle von Dorn-Dürkheim (Rheinhessen). *Rhein-Main-Forschung*, Frankfurt am Main 82 : 61-72.
- GINSBURG L., JANVIER P., MORNAND J. & POUIT D. 1979 - Découverte d'une faune de Mammifères terrestres d'âge vallésien dans le falun miocène de Doué-la-Fontaine, Maine-et-Loire, France. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, 5-6 : 223-227.
- GOLPE POSSE J.M. 1980 - Consideraciones sobre la dentición de *Tapirus priscus* Kaup de Can Llobateres (Vallesiense medio). *But. Inf. Inst. Paleont.*, Sabadell, 12, 1-2 : 51-61.
- GOLPE POSSE J.M. & CRUSAFONT PABLO M. 1982 - Caracterización de *Tapirus priscus* Kaup en el Mioceno superior del Vallés-Penedés. *Acta geologica hispanica*, 17, 1-2 : 95-101.
- GÜNTHER T. & GREGOR H.-J. 1989-90 - Computeranalyse neogener Frucht- und Samenfloren Europas. Bd 1 : Fundorte und deren Florenlisten, 180 p. ; Bd 2 : Florenmerkmale und ihre stratigraphisch-geographischen Abhängigkeiten, 159 p. *Documenta Naturae*, München, 50.
- GUÉRIN C. & EISENMANN V. 1982 - Répartition stratigraphique des tapirs (Mammalia, Perissodactyla) dans le Néogène et le Quaternaire d'Europe occidentale. *9e Réunion annuelle des Sciences de la Terre*, Paris, mars 1982, *Société géologique de France édit.* : p. 298.
- HAUPT O. 1935 - Heft 9 : andere Wirbeltiere des Neozoikums. In W. SALOMON-CALVI : *Oberrheinischer Fossilkatalog*. Gebrüder Borntraeger édit., Berlin : 103 p.
- HERSHKOVITZ P. 1954 - Mammals of Northern Colombia, preliminary report n° 7 : Tapirs (Genus *Tapirus*), with a systematic review of American species. *Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution*, 103, 3329 : 465-496.
- HOFMANN A. 1893 - Die Fauna von Görz. *Abhandlungen Kaiserliches Königliches Geologisches Reichsanstalt*, Wien, 15, 6 : 1-87.
- KAUP J.J. 1833 - *Tapirus priscus* KAUP. p. 1-3, pl. 6 fig. 1-4 ; *Tapirus antiquus* KAUP, p. 4 ; in *Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent*, 2ème cahier, Darmstadt.
- KAUP J.J. 1861 - *Tapirus antiquus* KAUP, p. 32, pl. 5 fig. 6, in *Beiträge zur Kenntniss der urweltlichen Säugethiere*, Heft 5.

- Koenigswald R. von- 1930 - Die Tapirreste aus dem Aquitan von Ulm und Mainz. *Palaeontographica* : 1-30.
- KRETZOI M. 1951 - The Hipparion-fauna von Csakvar. *Földtany Közlöny*, Budapest, LXXXI, 10-12 : 402-417.
- KRETZOI M. 1985a - Sketch of the biochronology of the late Cenozoic in Central Europe. In M. KRETZOI & M. PECSI (eds.) : Problems of the Neogene and Quaternary, geological and geomorphological studies, *Akademiai Kiado*, Budapest : 3-20.
- KRETZOI M. 1985b - On the correlation of Eurasian terrestrial stratigraphy in late Cenozoic times (I. Hipparion-faunae). In M. PECSI (ed.) : Loess and the Quaternary, Chinese and Hungarian case studies, *Akademiai Kiado*, Budapest : 19-31.
- LYDEKKER R. 1886 - Catalog of the fossil mammalia in the British Museum (Natural History). *Catalogs of the British Museum (Natural History)*, 3 : 186 p.
- MEIN P. 1986 - Chronological succession of hominoids in the European Neogene. In ELSE & LEE (eds.) : Primate Evolution. *Proceedings of the 10th Congress of the International Primatological Society*, et *Primate Evolution*. Cambridge University Press edit., 1: 58-70.
- MEYER H. VON 1865-1868 - Die fossilen Reste des Genus *Tapirus*. *Palaeontographica*, Cassel, 15, 4 : 159-200.
- MÖTTL M. 1955 - Neuer Beitrag zur Säugetierfauna von Penken bei Keutschach in Karnten. *Carinthia II, Mitteilungen Naturwissenschaftlichen Verein Kärnten*, Klagenfurt, 65 : 60-91.
- OETTINGEN-SPIELBERG T. zu 1952 - Ein oberoligocäner Tapirfund von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 94, 2/3 : 401-428.
- RICHARD M. 1948 - Contributions à l'étude du bassin d'Aquitaine : les gisements de mammifères tertiaires. *Thèse Faculté des Sciences de Paris, Société géologique de France edit.*, 3066 : 380 p.
- SALA B., UNGARO S. & VINCENZI L. 1990 - *Tapirus arvernensis* CROIZET & JOBERT del Villafranchiano inferiore di Vignola (Modena). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 29, 2 : 129-136.
- SAUVAGE J. 1969 - Etude sporo-pollinique des formations miocènes d'Orignac (Pyrénées centrales françaises). *Documents des Laboratoires de géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 31 : 1-9.
- SCHAEFER H. 1961 - Die Pontische Säugetierfauna von Charmoille (Jura bernois). *Eclogae geologicae Helvetiae*, 54, 2 : 559-566.
- SCHLOSSER M. 1902 - Beiträge zur Kenntniss der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. *Geologische Palaeontologische Abhandlungen*, 5, 3 : 117-258.
- SCHOCH R. 1989 - A review of the Tapiroids. In D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH (eds.) : The Evolution of Perissodactyls, Oxford monographs on geology and geophysics. Clarendon Press, New York, and Oxford University Press, Oxford, edit., 15 : 288-320.
- TOBIEN H. 1980 - Taxonomic status of some Cenozoic mammalian local faunas from the Mainz Basin, *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 9 : 203-235.
- WAGNER W. 1946 - Die unterpliozäne Wirbeltierfauna vom Wissberg bei Gau-Weinheim in Rheinhessen. *Wissenschaftliche Veröffentlichungen der Technischen Hochschule Darmstadt*, 1, 4 : 19-28.
- WAGNER W. 1947 - Das Gebiet des unterpliozänen Ur-Rheins in Rheinhessen und seine Tierwelt. *Die Naturwissenschaften*, 34, 6 : 171-176.
- WENZ W. 1921 - Das Mainzer Becken und seine Randgebiete. *Willy Ehrig edit.*, Heidelberg : 351 p.