

mammals from Montana. *Science*, vol. 148, n° 3667, p. 220-227.
 TEILHARD DE CHARDIN P. (1922). — Mammifères de l'Éocène inférieur français. *Ann. Paléont.*, t. XI, p. 9-116.
 — (1927). — Les Mammifères de l'Éocène inférieur

de la Belgique. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belgique*, n° 36, p. 1-33.
 VAN VALEN L. et SLOAN R. E. (1966). — The extinction of the Multituberculates. *Sys. Zool.*, vol. 15, n° 4, p. 261-278.

LÉGENDES DES PLANCHES XX ET XXI.

PLANCHE XX.

- FIG. 1. — *Liotomus marshi* (LEMOINE) ; $\times 5$. — L-120-BR, mâchoire inférieure gauche.
 FIG. 2. — *Pagonomus dionysi* RUSSELL ; $\times 5$. — En haut : CR 275, M² droite (*type*) ; CR 937, M¹ droite ; CR 280, P⁴ droite. — En bas : CR 1230, M¹ gauche ; CR 273, M² gauche ; CR 1166, M³ gauche.
 FIG. 3. — Érinacéoïde, genre indéterminé ; $\times 7,5$. — CR 391, M₁ gauche ; CR 1250, M₃ gauche.
 FIG. 4. — *Bessoecetor* (?) *levei* nov. sp. ; $\times 5$. — En haut : CR 292, M³ droite ; CR 4420, M¹ ou M² droite ; CR 285, M¹ ou M² droite. — En bas : CR 1309, M₁ gauche ; CR 4414, M₁ droite ; CR 4416, M₂ droite ; L-2-BR (*type*), M₃ droite.

PLANCHE XXI.

- FIG. 1. — *Remiculus* (?) nov. sp. ; $\times 7,5$. — L-71-CR, P₄ ? droite ; CR 400, M₁ gauche ; L-76-CR, M₂ droite.
 FIG. 2. — *Aboletylestes* (?) sp. ; $\times 7,5$. — L-121-BR, molaire supérieure droite.
 FIG. 3. — Arctocyonidé nov. gen., nov. sp. ; $\times 5$. — CR 4333, M² droite ; L-112-BR, M² droite ; CR 4337, M³ gauche.
 FIG. 4. — Hyopsodontidé, genre indéterminé ; $\times 5$. — CR 318, M¹ ? gauche ; CR 1268, M² gauche.

Sur les Mammifères oligocènes du Caucase

par Léo GABOUNIA*.

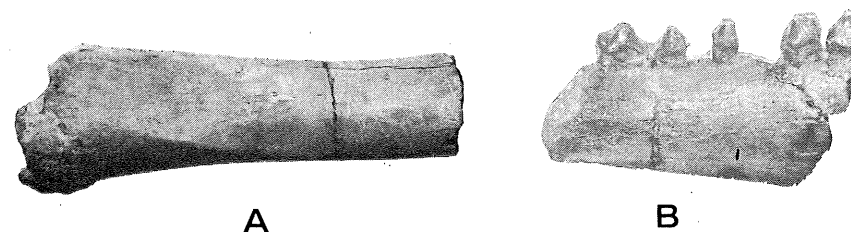
Sommaire. — Description des Vertébrés terrestres du Tertiaire du Caucase liés aux assises lignitifères. Reconstitution écologique de la région au Tertiaire.

Introduction.

Il était admis que les Vertébrés terrestres existaient au Caucase, et en Géorgie en particulier, à partir seulement de la fin du Miocène. Cette manière de voir s'accordait parfaitement avec l'opinion que cette région avait été submergée par la mer pendant presque toute la période antépliocène, avec une terre ferme isolée dans une certaine partie. C'est pourquoi, quand je commençais l'étude des Vertébrés fossiles du Caucase, j'étais sûr d'avoir à faire presque uniquement à des Mammifères du Néogène supérieur, c'est-à-dire à une faune d'un type nouveau, déjà proche du Quaternaire.

Je désirais pourtant étudier des faunes moins récentes, celles du Paléogène et du Néogène ancien, dont l'histoire semblait encore en partie inexplicable et mystérieuse. C'était précisément parmi les Mammifères paléogènes qu'il fallait chercher, à mon avis, les ancêtres éloignés des genres plus récents et actuels.

Ce n'est point sans un sentiment d'envie que je regardais dans le musée de paléontologie à Moscou les squelettes montés des Mammifères paléogènes, surtout celui d'un Rhinocéros gigantesque, nommé *Indricotherium* par A. Borisjak. Décrit pour la première fois de l'Oligocène

FIG. 1. — *Schizotherium chuçuae* GABOUNIA.A : Tibia, $\times 0,3$. — B : mâchoire inférieure, $\times 0,5$.

du Kazakhstan, cet Indricothère fut découvert plus tard dans la Mongolie intérieure et le Beloudjistan (*Baluchitherium*). Ce Rhinocéros bizarre au cou long et dépourvu de cornes est le plus gros Mammifère terrestre de toutes les époques. D'où vient ce colosse ? Pourquoi ne s'est-il point propagé au-delà des limites de l'Asie ? Quelle est la cause de sa disparition vers la fin de l'Oligocène ? Toutes ces questions me venaient à l'esprit les unes après les autres,

mais je ne pensais pas alors que je pourrais répondre moi-même à quelques-unes d'elles.

En automne 1950 on m'apportait à déterminer le bout inférieur du tibia (fig. 1 A) d'un Périssodactyle inconnu trouvé par le pétrographe M. Khutschua dans le grès de la série

* Institut de paléontologie de l'Académie des sciences de Géorgie (Tbilisi). Note présentée à la séance du 5 décembre 1966.

striée de Benara du district Akhalzikhé (Géorgie méridionale). La tâche n'était pas facile. L'os fossile ressemblait au tibia d'un Cheval, mais en différait pourtant. Il différait encore plus des os de Tapirs et de Rhinocéros. Il était clair qu'il appartenait à un groupe disparu de Périssodactyles, mais lequel ? les particularités de la structure de l'os ne donnaient aucune indication à ce sujet.

Cependant je reçus bientôt du Benara des matériaux supplémentaires contenant, outre une quantité de débris presque impossibles à identifier, un fragment de mâchoire inférieure avec dents fortement endommagées (fig. 1 B), appartenant au Schizothère de l'Oligocène, représentant archaïque d'un groupe disparu de Chalicotheriidés (Périssodactyles curieux aux doigts munis de griffes). Il fut reconnu alors que le tibia trouvé auparavant avait appartenu au même Schizothère.

Ainsi ces trouvailles ont permis d'établir pour la première fois la présence de Mammifères paléogènes au Caucase. J'avais à ce moment peu de doute sur l'affinité de la faune des Mammifères oligocènes du Caucase avec la faune correspondante d'Europe. Selon moi cette affinité était indiquée non seulement par des relations territoriales plus étroites avec l'Europe, mais encore par les trouvailles de restes de Schizothères, beaucoup plus nombreuses en Europe qu'en Asie.

Telle était ma conception des Mammifères oligocènes du Caucase quand j'entrepris mon premier voyage au Benara. Je n'avais encore jamais été à Meschethi (ancien nom d'une province de Géorgie méridionale occupée par le district d'Akhalzikhé). Ce pays m'a laissé une impression inoubliable ; la nature même me sembla être archaïque : les massifs volcaniques des environs d'Akhalzikhé paraissant rongés par la rouille et les collines rougeâtres du Benara touchées par les flammes des époques géologiques correspondaient au mieux, selon moi, aux gîtes des Mammifères anciens, éteints vers la fin de l'Oligocène, 20 millions d'années avant notre époque. Un monde de Mammifères oligocènes caché dans ces collines rougeâtres attendait ses explorateurs.

A partir de ce moment, des relations durables s'établirent entre mes collègues et moi d'un côté, et les collines du Benara de l'autre. Plus d'une fois j'ai quitté ces collines avec un sentiment pénible de déception ; souvent il fallait revenir les mains vides, mais je me souviens aussi du sentiment de ravissement éprouvé quand

un des premiers coups de marteau sur la roche fit tomber un gros lunatum parfaitement conservé (fig. 2) d'une concrétion brisée de grès.

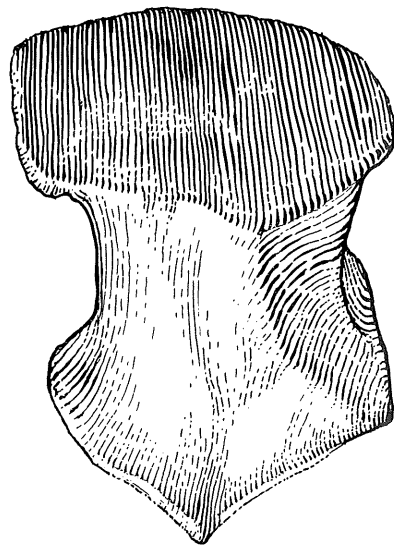


FIG. 2. — *Benaratherium callistrati* GAB. ; os lunatum, x 1.

C'était ma première trouvaille et ma première découverte importante : il fut reconnu dans la suite que cet os appartenait à un Rhinocéros gigantesque de la famille des Indricothères.

Donc l'aire de propagation des Rhinocéros gigantesques ne se bornait point à l'Asie centrale et méridionale ; les Indricothères atteignaient le Caucase. Comment pouvaient-ils arriver là si le territoire asiatique était séparé du Caucase par la mer, comme même les plus récentes cartes paléogéographiques de l'Oligocène le représentent. Mais leur aire de propagation était-elle véritablement bornée au Caucase ? Comment la route avait-elle été barrée vers l'Ouest ? On ne pouvait croire que c'était par hasard que l'Indricothère manquait complètement dans les riches gisements de Mammifères oligocènes de l'Europe occidentale. D'après les nouvelles données de paléogéographie, on pouvait conclure que l'Europe, à l'Oligocène, ne représentait pas un tout unique, mais que sa partie sud-est était plus étroitement liée à l'Asie qu'à l'Europe occidentale ; ceci pouvait expliquer que les Indricothères aient pénétré seulement dans la partie sud-est de l'Europe.

En 1958, lors d'un voyage en Roumanie, j'ai trouvé des dents d'Indricothères dans une collection de débris fossiles des Mammifères oligocènes de Transylvanie. J'ai pu étudier ces

fossiles et m'assurer définitivement de la présence des Rhinocéros gigantesques en Europe. Thenius et Petronievitsch publièrent alors leur article constatant aussi la présence de l'Indricothère dans l'Oligocène supérieur ou le Miocène ancien de Yougoslavie. De cette façon, je parvins à confirmer l'existence d'une liaison étroite à l'Oligocène entre la partie sud-est d'Europe et le territoire asiatique, et à établir définitivement l'aire de propagation du Rhinocéros gigantesque. La trouvaille de l'os lunatum de l'Indricothère a marqué le début des fouilles systématiques qui se poursuivirent pendant presque dix années.

On comprend l'intérêt éveillé par la découverte de la faune du Benara. Avant cette découverte, les Mammifères oligocènes n'étaient point connus dans la partie européenne de l'U. R. S. S. Benara est le seul gisement important de Mammifères de l'Oligocène sur un espace immense, s'étendant d'Europe occidentale à l'Asie centrale (Kazakhstan et Mongolie). A peu près à égale distance des gisements d'Europe et d'Asie et appartenant à un niveau stratigraphique

assez nettement établi (série striée et couches à *Corbula* d'Akhalzikhé renfermant le gisement du Benara, étroitement liées aux assises lignitifères puissantes, reposant en concordance sur les couches à faune maritime du type rupélien), Benara pouvait, semblait-il, nous donner les premières indications sur les relations qui existaient sans doute entre les faunes du Paléogène d'Europe et celui d'Asie, et même sur la voie concrète par laquelle se réalisaient les migrations anciennes. Outre cela, nous avons lieu d'espérer que l'étude de cette faune pouvait éclairer, non seulement certains problèmes importants stratigraphiques du Paléogène de la Géorgie méridionale, mais aussi l'histoire de la formation des faunes tertiaires anciennes de Mammifères du Caucase et des contrées contiguës d'Europe et d'Asie. De cette façon, la nécessité d'une monographie sur la faune du Benara ne faisait pas de doute.

Je donnerai ici un bref aperçu des résultats de cette étude et de certaines conclusions plus ou moins importantes au point de vue scientifique auxquelles mes investigations m'ont amené.

Faune de Vertébrés.

Un petit ravin au N du Benara entaillant les argiles rouges et les grès verdâtres de la série striée d'Akhalzikhé met à nu une série de

couches ossifères (fig. 3) renversées au Sud et déplacées souvent par des glissements de terrain. Les ossements se trouvent pour la plupart

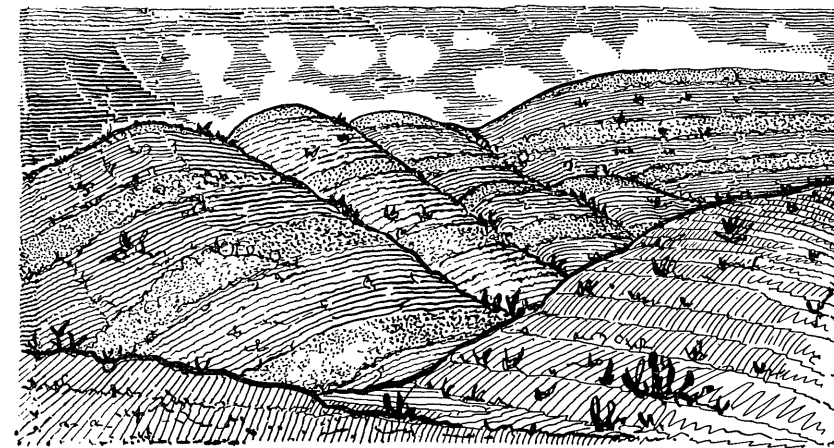


FIG. 3. — Benara.

dans les grès à fausse stratification. Dans ces dépôts ossifères on rencontre parfois des Bivalves d'eau douce de la famille des Unionidés.

Les débris fossiles sont représentés presque exclusivement par des fragments d'ossements et des dents isolées. Rarement trouve-t-on des mâ-

choires et des os articulés des extrémités. Toutefois, les fragments des ossements sont d'une conservation parfaite : leur surface porte les moindres scissures et rugosités, caractéristiques pour l'os ; nulle trace de roulement n'est jamais remarquée. Donc on peut conclure que la plupart des ossements fossiles trouvés dans les grès du Benara, avait été fracassée sur place, probablement au moment de l'enfouissement.

L'étude des ossements fossiles trouvés à Benara m'a permis de déterminer les espèces suivantes :

REPTILIA : *Testudo meschethica* GABOUNIA et TCHIKI., *Clemmys* sp.

MAMMALIA : *Cylindrodontidae* (gen. ?), *Hyaenodon* cf. *aymardi* FILHOL, *Hyaenodon* sp., *Cephalogale meschethense* GABOUNIA, *Amphicyon* sp., *Nimraves* sp., *Plesictis* sp., *Brontotheriidae* (gen. ?), *Colodon* sp., *Schizotherium chuçuuae* GAB., *Phyllotilon* sp., *Meschotherium meschethicum* GAB., *Prothyraodon* sp., *Ardynia plicidentata* GAB., *Allacerops* sp., *Aceratherium* sp., *Benaratherium callistrati* GAB., *Paraentelodon intermedium* GAB., *Anthracotherium kwablianicum* GAB., *Bothriodon* ex gr. *velaunus* OW., *Bothriodon* sp., *Elomeryx* ex gr. *borbonicoideus* COOPER, *Telmatodon* sp., *Hyoboops* sp., *Lophiomeryx benarensis* GAB., *Prodromotherium trepidum* GAB., *Iberomeryx parvus* GAB.

Cette liste montre une quantité considérable d'espèces et quelques genres qui sont presque tous caractéristiques de l'Oligocène de Géorgie. Portons notre attention sur quelques-uns d'eux.

Les Reptiles sont représentés, comme on voit, par une Tortue de marécages — *Clemmys* — fort répandue au Benara, et une Tortue terrestre gigantesque — *Testudo meschethica* — se rapprochant de *T. ammon* ANDR. de l'Oligocène d'Égypte, dont elle se distingue par la convexité plus accentuée de sa carapace.

Parmi les Carnivores du Benara c'est le *Cephalogale meschethense* qui attire surtout notre attention. Ce petit Canidé oligocène se caractérise par la présence d'un tubercule accessoire, accolé au bord intérieur du paraconide de la première molaire inférieure et de la crénulation des bords du talonide (fig. 4 A) de cette même dent, montrant une analogie avec les Ursidés archaïques, tels que *Hemicyon*. Peut-on croire que c'est un cas de parallélisme dans l'évolution de dentition des anciens Canidés et Ursidés, ou peut-être le *Cephalogale* de Mescheti était-il proche de la souche commune de ces familles de Fissipèdes ? Malheureusement, les données en ma possession ne me permettent pas de répondre en toute assurance aux questions posées.

La présence à Benara d'un Mustélidé appar-

tenant au genre *Plesictis* doit être aussi soulignée car jusqu'à présent ce genre était connu seulement en Europe et, à titre de supposition, en Amérique du Nord. Prenant en considération l'affinité plus proche des faunes du Benara et d'Asie qui ressort, contrairement à ce que je

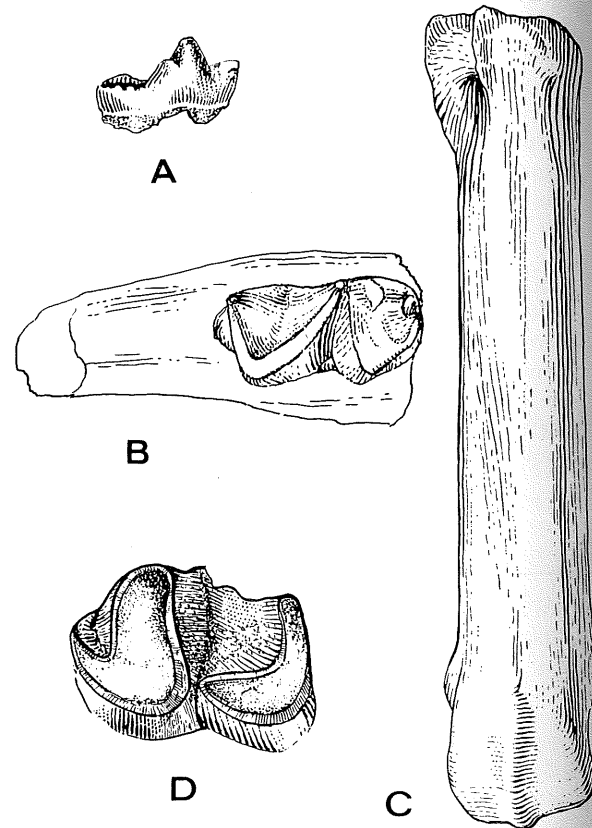


FIG. 4.

A : *Cephalogale meschethense* GAB. ; M_1 , $\times 1$. — B et C : *Schizotherium chuçuuae* GAB. (B : M_3 , $\times 1$; C : mt III, $\times 0,8$). — D : *Meschotherium meschethicum* GAB. ; M_1 gauche, $\times 1$.

pensais d'abord, de l'étude détaillée des Mammifères oligocènes de Géorgie, on peut supposer que ce Mustélidé archaïque devait être aussi répandu sur le territoire d'autres provinces asiatiques.

Les Périssodactyles, comme il apparaît dans la liste citée ci-dessus, occupent une place importante dans la faune du Benara. Certains d'entre eux sont assez bien caractérisés. Par exemple *Schizotherium chuçuuae*, qui se distingue par son talonide de M_3 très réduit (fig. 4B), le cingulum presque absent, la jonction

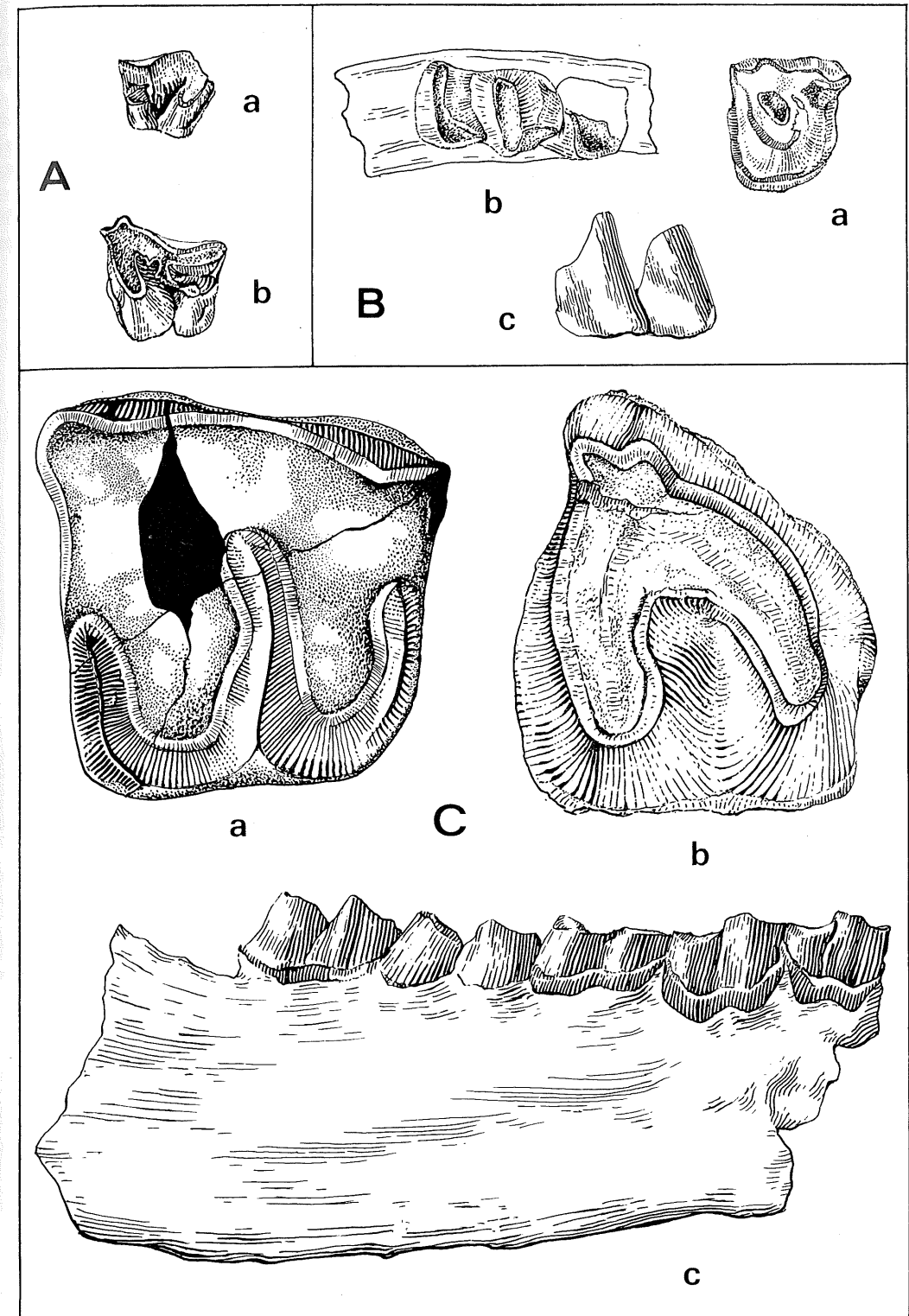


FIG. 5.

A : *Ardynia plicidentata* GAB. ; $\times 1$ (a : dp^3 ou dp^4 ; b : M^2). — B : *Prothyraodon* sp. ; $\times 1$ (a : P^3 ; b : fragment de M^2 et M^3 ; c : M_2 en vue latérale). — C : *Benaratherium callistrati* GAB. (a : M^2 , $\times 1$; b : M^3 , $\times 1$; c : mâchoire inférieure en vue latérale gauche, $\times 0,22$).

incomplète du métastilide et de la branche antérieure de l'hypoconide, par l'allongement relatif des os des extrémités, par la crête distale sagittale des métapodes (fig. 4C), plus marquée que chez les autres espèces et par d'autres traits de la dentition et des membres.

La faune de Rhinocérotoïdés est représentée au Benara par diverses formes intéressantes. On peut citer par exemple un genre original, que j'ai nommé *Meschotherium* et qui révèle des affinités certaines avec les Cenopinés nord-américains. Ce genre se caractérise par une forte inclinaison intérieure des parois externes du trigonide et du talonide sur la molaire inférieure et par une extrême réduction, pour un Rhinocérotoïdé de taille moyenne, de la crête transversale antérieure de cette dent (fig. 4D). Ce qui est remarquable aussi c'est que, sur les molaires inférieures de *Meschotherium*, les bouts inférieurs des crêtes transversales sont projetés en avant (on sait bien que chez la plupart des Rhinocérotoïdés c'est le cas contraire qui est répandu, c'est-à-dire que les bouts libres des crêtes transversales des molaires inférieures sont plus ou moins reculés en arrière).

Parmi les Hyracodontidés c'est l'*Ardynia plicidentata* qui mérite surtout des remarques. L'espèce du Benara diffère d'un autre représentant du genre *Ardynia*, qui était connu jusqu'à présent seulement de l'Oligocène de Mongolie (*A. praecox* MATT. et GR.), par le plissement plus marqué de l'émail des molaires supérieures (fig. 5 A), par une moindre obliquité du protolophe et par le cingulum plus épais de ces dents. *Prothyracodon* attire notre attention par la structure archaïque de ses dents jugales et par l'élévation assez considérable de couronnes dentaires (fig. 5B) ?

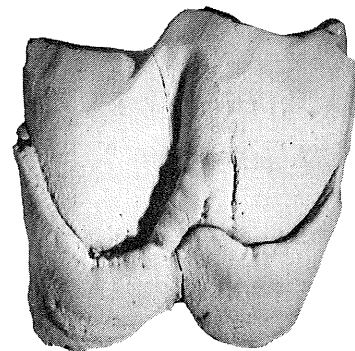


FIG. 6. — *Benaratherium callistrati* GAB. ; P₃ droite, × 0,9.

Les Indricotheriidés sont représentés en Géorgie par le genre *Benaratherium* GABOUNIA, occupant du point de vue morphologique une place intermédiaire entre les genres *Indricotherium* de l'Oligocène moyen et *Paraceratherium* du Miocène inférieur. Par sa tendance à l'élévation des couronnes dentaires (fig. 6) et quelques autres traits de dentition (fig. 5 C), il se rapproche

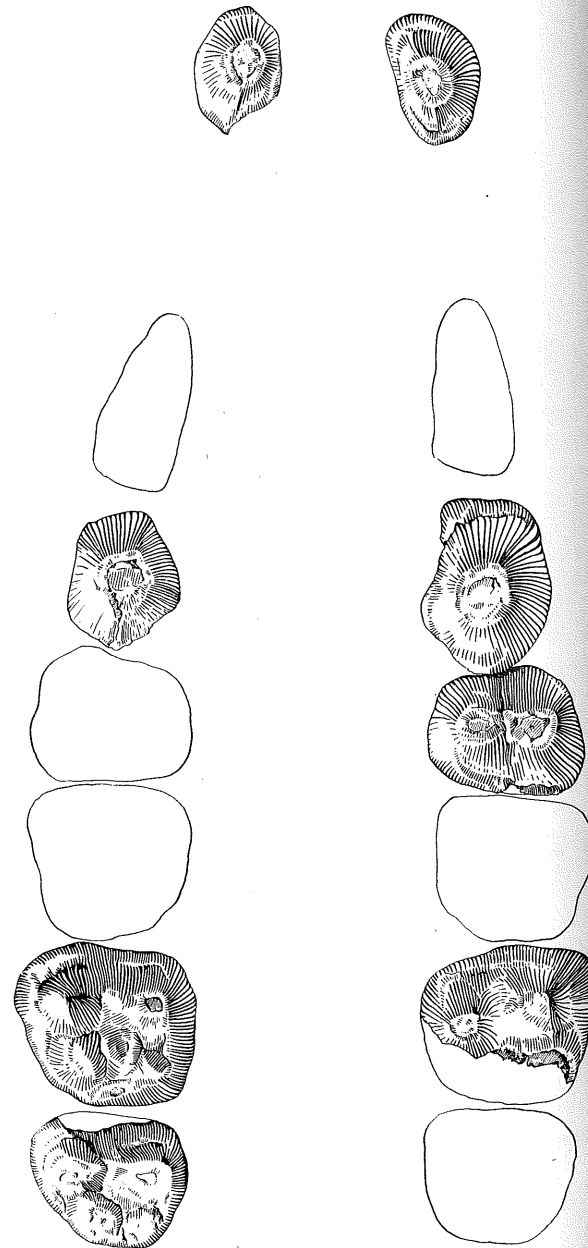


FIG. 7. — *Paraentelodon intermedium* GAB. ; dents jugales supérieures, en vue oclusale, × 1/2.

plus de *Paraceratherium*, mais par la structure des os des extrémités, la forme du Benara a beaucoup plus de ressemblance avec l'Indricothère, dont il se distingue tout de même par des proportions de jambes plus élancées et la réduction des métapodes latéraux plus marquée. Il diffère aussi de l'un et de l'autre par ses dimensions plus faibles.

Le *Paraentelodon* GABOUNIA est un représen-

tant des Entelodontidés, groupe des Suiformes archaïques et fort bizarres qui a vécu en Eurasie et en Amérique du Nord pendant l'Oligocène et le Miocène ancien. Le genre du Benara (fig. 7 et 8 A) se distingue de l'*Entelodon* européen par ses dimensions beaucoup plus grandes, par la racine bifurquée des canines, les pré-molaires relativement plus puissantes, avec les bords antérieurs plus convexes et le sommet

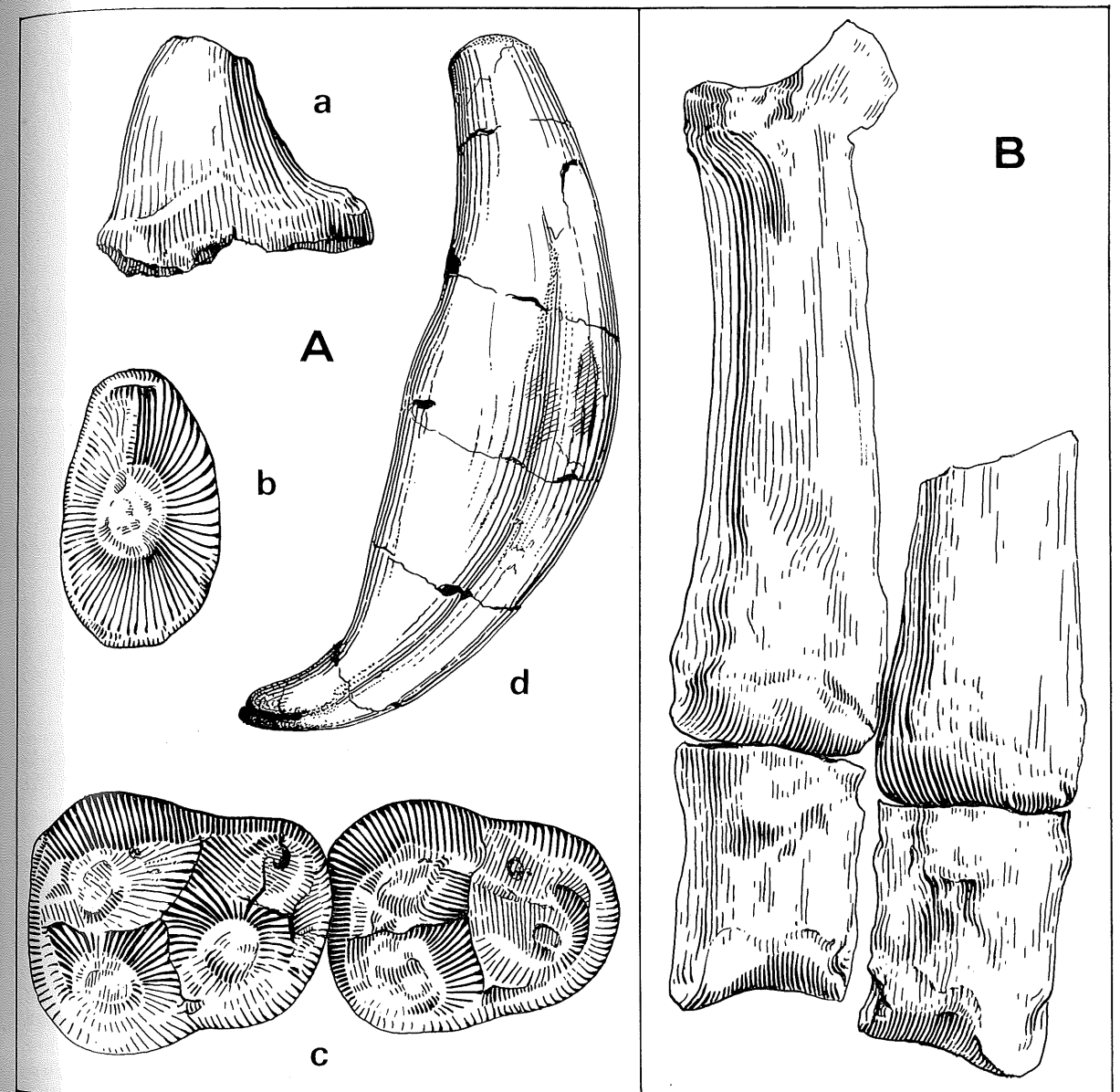


FIG. 8. — *Paraentelodon intermedium* GAB.

A : Dents jugales inférieures (a : P₃ en vue latérale gauche ; b : même dent en vue oclusale ; c : M₂ et M₃ gauches, × 0,9 ; d : C inférieure, × 0,4). — B : Patte antérieure incomplète, × 0,6.

situé dans le plan vertical des mâchoires, par les molaires plus complexes (présence d'un metacone plus marqué sur les molaires supérieures, d'un hypocone nettement exprimé sur la troisième molaire et d'un tubercule accessoire sur le bord postérieur de la deuxième molaire) et à couronne visiblement plus haute, par une différence nette entre le degré d'élévation des tubercules antérieurs et postérieurs des molaires inférieures, par les traits assez significatifs des os des membres (fig. 8 B) etc. *Paraentelodon* est plus proche des *Entelodon* asiatiques et nord-américains, particulièrement de *Dinohyus*, à qui il ressemble surtout par la structure des membres, mais malgré cela il est difficile d'admettre l'existence d'affinités étroites entre les genres caucasien et américain. *Paraentelodon* du Benara devait plutôt avoir des relations de parenté avec quelques formes asiatiques peu connues, par exemple avec le *Bugtitherium* de l'Inde, fondé par Pilgrim sur une canine à deux racines, presque indiscernable de la même dent d'un animal du Benara, et des incisives dont l'attribution aux *Entelodon* est fort douteuse.

La faune des Anthrocothères, Suiformes très répandus à Benara, est représentée par un grand *Anthracotherium kwablianicum* (fig. 9 a, b et c), un *Bothriodon* du groupe *B. velaunus*, un *Elomeryx* du groupe *E. borbonicoïdes* (fig. 9 d, e) et quelques autres. L'*Anthracotherium* du Benara est assez proche d'*Anthracotherium magnum* CUVIER et des espèces qui lui sont alliées, mais il se distingue par une projection beaucoup plus prononcée du parastyle, du mésostyle et surtout de l'hypostyle sur les molaires supérieures, ainsi que par d'autres détails concernant la structure des dents jugales supérieures et inférieures. La disposition des crêtes des tubercules essentiels des molaires et le talonide complexe de la troisième molaire inférieure le rapprochent surtout d'Anthrocothères de l'Oligocène de Roumanie que j'ai eu l'occasion d'étudier dans les musées de ce pays (l'un d'eux était déterminé par Semionescu, à mon avis sans preuves suffisantes, comme *A. illiricum* TELLER).

Les *Bothriodon* sont peu connus en Asie. L'appartenance au genre *Bothriodon* d'une espèce de Chine, décrite sous le nom de *B. chowii*, est un peu douteuse, mais j'ai rencontré au Musée d'Alma-Ata quelques spécimens de la série d'Ascazansor (Oligocène supérieur) qui ressemble beaucoup aux éléments correspondants de *B. velaunus*. Donc au Khazakhstan,

comme au Caucase, il existait probablement une souche des *Bothriodontinés*, apparentée au groupe *B. velaunus* ou plutôt parallèle à celui-ci. L'*Elomeryx* du Benara semble avoir des affinités avec *E. borbonicoïdes* COOPER du

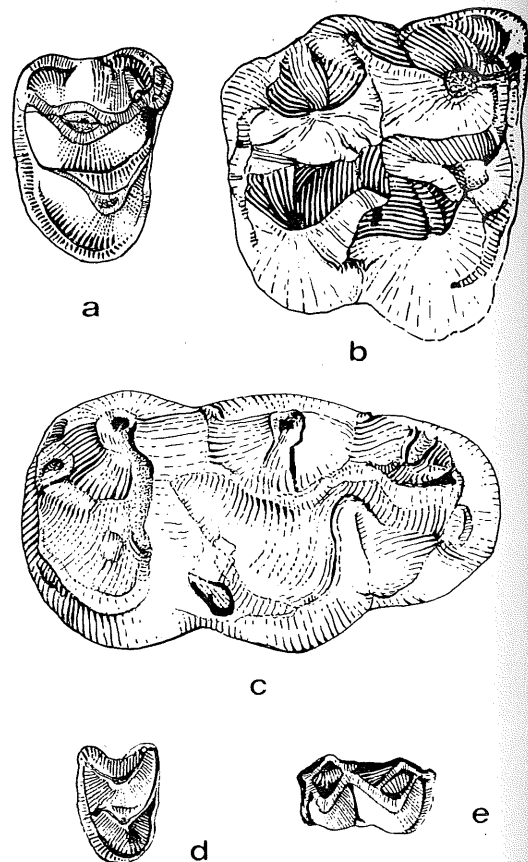


FIG. 9. — Dents jugales.

a, b et c : *Anthracotherium kwablianicum* GAB. ; x 0,9 (a : P₄ ; b : M₂ ; c : M₃) ; d et e : *Elomeryx* ex gr. *borbonicoïdes* COOPER ; x 1 (d : P₄ ; e : M₂).

Bugti. Enfin l'existence d'un *Telmatodon* et d'*Hyoboops* présente un intérêt paléozoogéographique considérable, marquant des relations assez étroites avec la faune de l'Oligocène supérieur de l'Inde.

Les Traguloïdés sont représentés au Benara par des espèces locales de genres bien connus en Europe occidentale : *Lophiomeryx* et *Prodremotherium*. *L. benarensis* (fig. 10 A) diffère des espèces européennes et de celles de Mongolie par le talonide en croissant de M₃, par le metaconide plus serré transversalement, par l'exis-

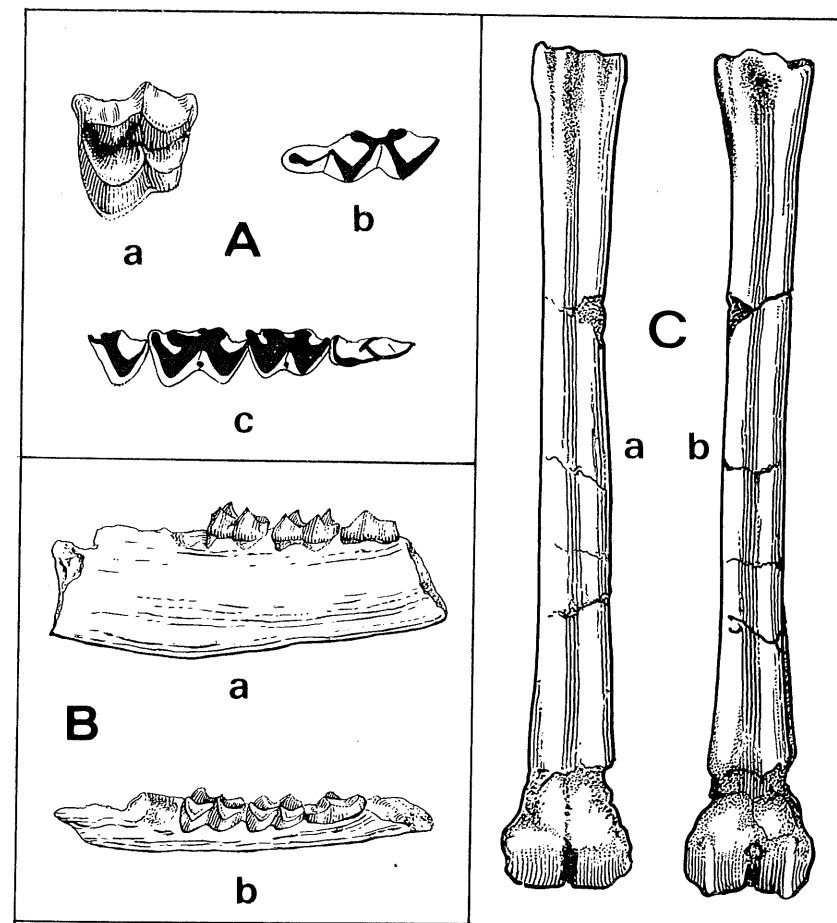


FIG. 10.

A : *Lophiomeryx benarensis* GAB. ; x 1 (a : M₂ ; b : M₃ ; c : P₄ fragment de M₃). — B et C : *Prodremotherium trepidum* GAB. ; x 1 [B : branche droite de la mâchoire avec P₄-M₂ (a : vue latérale ; b : vue de la face supérieure) ; C : mt III (a : face antérieure ; b : face postérieure)].

tence de petits tubercules accessoires sur les molaires inférieures et la structure plus complexe de P₄, par la crête distale sagittale plus prononcée et par d'autres traits moins importants. *Prodremotherium trepidum* (fig. 10 B) est le plus petit représentant connu du genre, il se caractérise surtout par la structure plus complexe de P₄ (l'existence des deux palettes presque fermées), par les membres plus grêles et la soudure complète des métapodes médianes (fig. 10 C).

Iberomeryx GABOUNIA qu'on voit à la fin de la liste p. 860 est considéré comme un des représentants les plus archaïques des Cervidés. C'est un animal très petit et tout à fait isolé du point de vue systématique. Se caractérisant par la brachyodontie extrême des dents jugales (fig. 11 a et b), la structure originale des molaires

inférieures, dont la partie antérieure est divisée en trois lobes (fig. 11 c) et par l'existence d'un

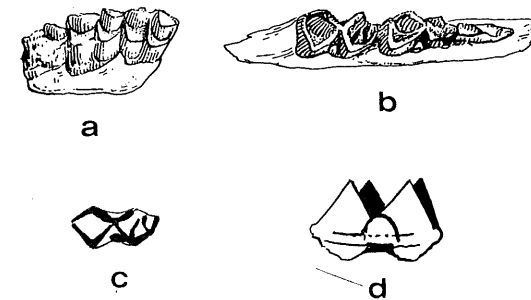


FIG. 11. — *Iberomeryx*.

a et b : *I. parvus* GAB. ; x 1,3 (a : M¹-M³ ; b : P⁴-M²) ; c et d : schéma de M₂ d'*Iberomeryx* (c : en vue occlusale, x 1,3 ; d : en vue latérale, x 2,2).

pli paléomeryxien (fig. 11 d) sur ces dents, ainsi que d'un pli paléomeryxiforme aussi sur les molaires supérieures ; il diffère nettement d'*Eu-*

Relations générales de la faune du Benara.

Ce qui doit être surtout mentionné, maintenant que la faune du Benara est connue, c'est qu'elle se compose, d'une part, d'éléments strictement asiatiques (Rhinocéros géants, représentés par les genres *Benaratherium*, *Allacorops*, *Ardynia*, *Colodon* et autres), et d'autre part, de genres disparus en Europe occidentale vers la fin de l'Oligocène moyen (*Hyaenodon*, *Nimravus*, *Schizotherium*, *Entelodon*, *Anthracotherium*, *Lophiomeryx*). L'abondance des Anthracothères, dont certains sont caractéristiques de la faune de Bugti (Inde), est de même un trait important de la faune du Benara. Toutefois on doit admettre que cette faune a plus de ressemblance avec celle de l'Oligocène moyen d'Europe occidentale qu'avec celle de l'Oligocène supérieur. Dès à présent, la même chose peut être dite d'un domaine de la province de l'Europe occidentale moins éloigné : le domaine balkano-transylvanien. Nous partons des données encore peu nombreuses mais assez significatives sur les Mammifères de l'Oligocène de ce domaine qui ont montré récemment les affinités indubitables des Rhinocérotoïdés (présence d'un Rhinocéros géant proche du *Benaratherium*) et des Anthracothères de l'Oligocène de Transylvanie avec les représentants des mêmes groupes du Benara. Il est intéressant de noter que dans la région du Kluje (Transylvanie), comme au Benara, les couches à ossements sont souvent étroitement liées aux assises lignitifères et aux couches à *Corbula*. Cette ressemblance des conditions géologiques et surtout les affinités des Mammifères nous prouvent que, sinon la totalité, du moins la plupart des gisements des faunes à Indricothéridés de Transylvanie doivent être à peu près du même âge que la faune du Benara appartenant à l'Oligocène supérieur.

Des débris d'Indricothéridés se trouvent également en Yougoslavie (Ivangrad) dans un gisement caractérisé par des conditions géologiques semblables à celles des gisements du Caucase et de Transylvanie ; ils sont aussi liés aux dépôts lignitifères attribués par Pétro-

meryx de Mongolie qui est encore inséparable, comme le pense non sans raison J. Viret, des Gélodidés.

nievic et Thenius à l'Oligocène supérieur ou au Miocène inférieur.

Se basant sur les données citées ci-dessus, nous pouvons conclure que la région balkano-caucasienne représentait à l'Oligocène une province paléozoogéographique probablement plus ou moins isolée, qui se distinguait par la pénétration la plus avancée et peut-être la plus tardive de Rhinocéros géants et de quelques autres éléments asiatiques, dont la voie de migration vers l'occident devait être sans doute barrée par un détroit, liant la Tethys à la mer du territoire sud de la Russie. À côté des immigrants apparemment tardifs d'Asie, tels que Indricothéridés, *Allacorops*, certains Anthracothères et autres, il existait encore à l'Oligocène supérieur de cette contrée, des formes déjà éteintes en Europe occidentale à l'Oligocène moyen. Donc à la faune à *Benaratherium* de la région balkano-caucasienne avec ses grands Anthracothères et *Entelodon*, avec ses *Lophiomeryx*, *Prodremotherium*, *Hyaenodon*, *Nimravus*, *Cephalogale* et autres, correspondent les faunes chatiennes-aquitaniennes d'Europe occidentale, dans lesquelles manque la plupart des genres cités.

Il est regrettable que nous connaissions peu les Mammifères de l'Oligocène supérieur d'Asie centrale. Pourtant en tenant compte de l'existence apparente de relations assez étroites entre des faunes de l'Oligocène des régions balkano-caucasienne et d'Asie centrale, il nous est permis de supposer que les faunes de l'Asie centrale étaient également caractérisées par l'abondance des éléments archaïques, particuliers aux faunes de l'Oligocène moyen d'Europe centrale.

Ainsi c'est l'absence totale, ou presque, de communications terrestres à l'Oligocène supérieur, entre la partie occidentale d'Europe et la région balkano-caucasienne, qui a probablement causé la différence assez considérable des faunes de Mammifères terrestres de l'Oligocène de ces contrées.

Conclusions paléoécologiques.

À l'Oligocène supérieur, le territoire de la Géorgie méridionale représentait la périphérie septentrionale de l'ancienne péninsule de l'Asie-Mineure, baignée au Nord par les eaux peu salées de la mer à *Corbula*. Des fleuves et des torrents temporaires érôdaient les montagnes d'Adjara-Triathi nouvellement formées et faiblement boisées et transportaient vers le rivage de cette mer une grande quantité de matériaux gréseux-argileux, contribuant à un enfouissement rapide des restes organiques. La région du Benara était occupée à cette époque par une lagune, située aux confins de la mer à *Corbula* et enserrée dans un cercle de collines rocheuses. La série striée d'Akhalzikhé, dont les couches épaisses se sont déposées dans la lagune du Benara durant l'Oligocène moyen et supérieur, contient un gisement assez puissant de lignite d'origine autochtone, qui témoigne de l'existence sur le territoire envisagé de plaines marécageuses couvertes d'une végétation abondante des régions humides.

L'argile rouge et le grès ossifère de la série striée d'Akhalzikhé, affleurant aux environs du Benara, nous présentent, comme le pensent plusieurs géologues géorgiens, justement des dépôts lagunaires typiques qui se sont formés dans des conditions de climat subtropical humide. L'alternance presque régulière des couches de grès peu épaisses et des assises d'argiles rougeâtres, caractéristiques pour la région du Benara, reflète, selon moi, une certaine succession des périodes pluviales, dont les grandes eaux favorisaient ici l'enfouissement de restes de Vertébrés terrestres. Pendant ces saisons pluviales, des torrents puissants et de longue durée s'enfonçaient parfois dans la zone littorale de la langue du Benara, en y déposant le sable grossier et les galets, se distinguant par la fausse stratification habituelle pour les dépôts fluviaux.

Nous sommes encore insuffisamment renseignés sur la vie végétale de l'Oligocène de la Géorgie méridionale. Mais malgré cela on peut déjà parler avec certitude, en se basant sur les données de paléobotanique concernant cette région, de l'existence de deux formations végétales : la première représentée par la flore subtropicale tempérée ou plus ou moins aride (l'abondance de genres de *Proteaceae* et *Myriaceae*) et la végétation de prairie ; l'autre, par la végétation subtropicale humide (*Taxodiaceae*,

Fougères) des forêts et broussailles marécageuses. On peut conclure, en partant de ces données, que le territoire de la Géorgie méridionale devait être couvert, pendant l'Oligocène moyen et supérieur, de bois clairs et de forêts humides, de savanes semi-arides et de plaines marécageuses situées au bord de fleuves, de lacs et d'autres bassins à eau dormante.

Les traits écologiques essentiels de la faune des Mammifères, comme on verra ci-dessous, sont en pleine concordance avec cette conclusion.

Les animaux fossiles les plus répandus sont au Benara des Anthracotheriidés, qui se distinguent aussi par la diversité des formes. Ce groupe est représenté par les genres *Anthracotherium*, *Bothriodon*, *Hyoboops* et *Telmatodon*.

On parle souvent de traits hippopotamoïdes des Anthracothères et de leur adaptation à la vie dans les régions marécageuses. L'existence de ces adaptations, se reflétant surtout dans la structure des dents et du crâne des Anthracothères, est vraiment réelle et je ne trouve pas qu'il soit nécessaire de traiter ici longuement cette question. Il faut remarquer seulement que ce mode de vivre hippopotamoïde est difficile à admettre pour le groupe des Anthracothères tout entier. Du point de vue écologique, les représentants de ce groupe, à mon avis, pouvaient différer considérablement ; même les espèces d'un même genre *Anthracotheriidae* n'avaient sans doute pas le même mode de vie.

Ainsi *Anthracotherium bumbachense*, avec ses doigts latéraux faibles et ses métapodes médians d'une longueur presque égale, était probablement moins une forme de marécage que l'*Anthracotherium magnum* typique. De même, le *Bothriodon*, qui se distinguait par la tendance de ses dents jugales vers l'hypsodontie et par la longueur relative plus considérable de ses doigts médians, pouvait être plutôt un représentant de la faune de prairies boisées ou de bois humides que de plaines marécageuses proprement dites.

Les *Telmatodon* et *Hyoboops*, caractérisés par une séléodontie plus marquée que chez les Anthracothères hunoséléodontes typiques, devaient se distinguer visiblement de ces derniers par leur habitat, dont les particularités ne peuvent pas encore être déchiffrées avec certitude. Je pense néanmoins qu'on peut les considérer comme des formes forestières. En somme, la fréquence des Anthracotheriidés

au Benara nous indique que la zone d'enfouissement était proche de l'habitat de ces Vertébrés de marécages et de bois humides. La même chose peut être démontrée par la présence au Benara de restes parfaitement conservés de *Lophiomeryx*, dont la ressemblance certaine avec le *Tragulus* actuel fait songer à l'adaptation à la vie dans les broussailles marécageuses. Il en est de même d'*Iberomeryx*, rappelant par la structure de ses dents les *Eumeryx* de l'Oligocène d'Asie centrale. Ce petit Cervidé archaïque était sans doute aussi un habitant de bois et fourrés humides.

L'*Aceratherium* du Benara et *Meschotherium* se rapprochaient de ce groupe par leur habitat. Le premier de ces Rhinocérotoïdés avait de nettes affinités avec *A. filholi* d'Europe occidentale qui se distinguait, comme on sait, des autres Acerathères par son extrême brachiodontie. Le deuxième, malheureusement fort mal connu, se relie par la structure de ses molaires inférieures à *Trigonias* d'Amérique du Nord. Tous les deux étaient probablement habitants de forêts ou de plaines marécageuses. Enfin il faut citer ici l'abondance au Benara de restes des *Clemmys* ou des Tortues de marécages, dont la signification écologique n'exige point d'explications.

Après les Anthracotheriïdés ce sont les Rhinocéros géants qui sont les mieux représentés au Benara. Leurs traits caractéristiques ont permis à K. Flerov de les considérer comme habitants typiques des savanes. Certes, il n'est pas difficile de se représenter des Indrocothériidés gigantesques, à long cou et longues jambes, se nourrissant, dans une savane ou une forêt claire, de feuillage d'arbres à couronne haute. Le *Benaratherium*, de taille plus élancée et dents jugales moins brachyodontes que celles des Indrocothères typiques, devait être probablement mieux adapté au climat semi-aride, mais quoi qu'il en soit l'animal du Benara appartient au même type écologique que l'*Indricotherium*.

Les Hyracodontidés (*Prothyraodon* et *Ardynia*) et *Allacerops*, qu'on appelle parfois des Rhinocéros coureurs, sont aussi habitants de prairies boisées et d'étendues plus ou moins sèches. Chez les Hyracodontes, l'adaptation à une nourriture relativement sèche se traduit par une tendance nette vers l'hypsodontie des dents jugales, chez *Ardynia* par le plissement d'émail de ces dents.

Il n'y a pas de doute que *Prodromotherium*, dont les restes fossiles sont cependant rares à Benara, était un membre du groupe des habitants de savane, mais plutôt de la savane aride.

Ce genre a poussé plus loin que la plupart des types miocènes de *Pecora* l'adaptation à la course : ses métapodes médians ont formé un os canon aussi bien en avant qu'en arrière.

Aussi je penche à croire, en dépit d'une opinion répandue d'après laquelle les Entelodontidés sont considérés comme habitants des régions humides, que ces Suiformes géants à jambes relativement grêles et longues et à doigts presque complètement disparus devaient mieux se porter dans les forêts claires ou les savanes à sol dur que dans un milieu humide. Leur dentition, formée d'incisives puissantes, d'énormes canines, de prémolaires aux bords plus ou moins tranchants rappelant les mêmes dents des *Hyaenidae*, et de molaires bunodontes avec une faible tendance dans les genres asiatiques vers l'hypsodontie, était adaptée probablement à une nourriture composée de rhizomes, de tiges épaisses, de fruits des arbres et peut-être de charognes.

Enfin un représentant fort mal conservé de *Cylindrodontidae*, qui se trouve dans la faune du Benara, appartient aussi au groupe des Mammifères de savanes.

Il existe à Benara quelques Mammifères forestiers typiques parmi lesquels je classe *Colodon*, *Schizotherium* et *Plesictis*. Les dents jugales brachyodontes lophodontes et les membres non spécialisés des *Colodon* nous indiquent une analogie frappante avec les Tapirs de nos jours, en prouvant par cela même leur mode de vie forestière.

Schizotherium, qui est en général malheureusement mal connu, pouvait habiter, à mon avis, la forêt épaisse. Certes, il est difficile d'admettre que ce Chalicotheriïdé, petit ou moyen de taille et à phalanges onguales comprimées latéralement et pointues à la manière de griffes, pouvait se déplacer sans difficultés sur le terrain fangeux de la forêt marécageuse. Cependant la dentition extrêmement brachyodonte de ces animaux correspond, comme on sait, à une nourriture végétale tendre (peut-être de talles et de feuilles juteuses d'arbrisseaux et d'autres) et donc à la vie dans les bois humides. Tout cela me fait supposer l'existence chez *Schizotherium* d'une adaptation spéciale, qui devait être liée au déplacement de l'animal sur un sol couvert de feuillage, de branches et troncs d'arbres et probablement aussi à son aptitude à grimper aux arbres à couronne basse et fortement ramifiée.

Un autre Chalicotheriïdé du Benara — *Phylotillon* — était plus ou moins proche de *Schizotherium*, appartenant au même groupe écologique que ce dernier.

Représentant le plus archaïque des Mustéridés, *Plesictis* peut être considéré avec certitude comme un membre de la faune de forêt, laquelle se complète à Benara aussi par un *Testudo* gigantesque, dont la carapace est très convexe comme il est ordinaire pour les Tortues de bois.

Ainsi les données sur les Vertébrés fossiles du Benara indiquent l'existence à l'Oligocène supérieur sur le territoire de Transcaucasie de deux groupes écologiques principaux. L'un était composé d'animaux des régions humides ; l'autre, des habitants des savanes semi-arides. On pourrait distinguer encore dans le premier de ces groupes les complexes des animaux de marécages et de forêts plus ou moins humides, mais ceux-ci ne sont pas nettement délimités. Cette conclusion concernant la composition écologique de la faune du Benara en général s'accorde bien avec les données indiquées ci-dessus sur les conditions géographiques à l'Oligocène de la Géorgie méridionale. Mais il est difficile de savoir lequel des groupes écologiques établis au Benara devait être le plus caractéristique pour la région donnée pendant l'Oligocène supérieur. Il me semblait d'abord que l'abondance au Benara de restes de Mammifères fréquentant spécialement les marécages s'expliquait précisément par l'expansion plus large de ces animaux sur le territoire de Géorgie méridionale. Cependant l'étude attentive de la faune du Benara toute entière et des conditions probables de son enfouissement montre que les proportions réelles des éléments essentiels de cette faune pouvaient être autres. On peut supposer, par exemple, que les Anthracothères, vivant en bandes et habitant sans doute la

région proche de la zone d'enfouissement (les rivages de la lagune du Benara), avaient beaucoup plus de chances d'être fossilisés à Benara, que les formes de forêts ou de savane. Donc leur fréquence à Benara ne veut pas dire que ce groupe de Suiformes était le plus répandu dans la Géorgie méridionale.

Il est certain que le territoire de ce pays n'était pas occupé seulement par des marécages. Non loin des rivages marécageux, existaient probablement des montagnes boisées et des étendues plus ou moins sèches, ce qui peut être prouvé, à mon avis, par une conservation parfaite de restes de *Benaratherium* et d'autres représentants de savane. De même on peut supposer que les forêts humides étaient assez répandues dans la contrée considérée, car les formes forestières qui se fossilisent mal ne sont pas très rares au Benara.

On doit constater en conclusion que les conditions écologiques semblables à celles du Benara devaient être caractéristiques aussi pour les autres régions de la zone balkano-caucasienne. Cela apparaît selon moi du fait de la présence notée des Rhinocéros géants, proches du *Benaratherium*, et des Entelodontidés et Anthracotheriïdés du type benarien de l'Oligocène de Transylvanie et d'un Indricothère qui se relie probablement aussi à *Benaratherium* à Ivangrad (Yougoslavie). Dans ces deux pays, comme chez nous en Géorgie, les restes des Mammifères sont liés aux assises lignitifères, indiquant la répartition assez large dans la province balkano-caucasienne de biotopes préférés des Anthracothères, *Lophiomeryx* et autres Mammifères oligocènes typiques.