

**Zeitschrift:** Actes de la Société jurassienne d'émulation  
**Herausgeber:** Société jurassienne d'émulation  
**Band:** 119 (2016)  
  
**Artikel:** Les grands mammifères du miocène supérieur de Charmoille (Jura, Suisse)  
**Autor:** Choffat, Kevin / Becker, Damien  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-696998>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 27.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Les grands mammifères du Miocène supérieur de Charmoille (Jura, Suisse)

KEVIN CHOFFAT | DAMIEN BECKER

Les sables miocènes de Charmoille en Ajoie, longtemps exploités le siècle passé pour la fabrication de tuiles, ont livré de nombreux restes, majoritairement dentaires, de fossiles de mammifères. L'étude des collections du Jurassica Museum, a permis d'identifier au niveau spécifique quatre taxons différents de grands mammifères appartenant à l'ordre des périssodactyles (*Aceratherium incisivum*, *Lartetotherium sansaniense*, *Hippotherium primigenium*, *Chalicotherium goldfussi*). Quelques restes fragmentaires supplémentaires de ruminants et d'un proboscidiien viennent compléter la liste faunique. L'assemblage identifié évoque une faune typique du Miocène supérieur, rapportée grâce à l'association *Hippotherium primigenium* et *Aceratherium incisivum*, à la biozone européenne à mammifères MN9. Cette période, qui s'inscrit dans le contexte miocène de développement de faunes modernes en Europe, correspond à un important événement biogéographique nommé *Hipparion Datum Event*.

## Introduction

La sablière miocène de Charmoille, connue dès le début du xx<sup>e</sup> siècle, peut être considérée comme l'une des plus importantes localités à grands mammifères fossiles de Suisse. C'est au début du siècle passé que le géologue Karl Hummel (1914) signala pour la première fois la présence de restes de grands mammifères fossiles à Charmoille. Il reçut quelques spécimens du propriétaire de l'époque, alors que la sablière était en pleine exploitation pour fournir la matière première à la tuilerie associée. Stehlin (1914) propose une première liste faunique des espèces présentes, citant notamment pour la première fois en Suisse l'enregistrement de restes

du fameux «petit cheval tridactyle nord-américain», *Hippotherium primigenium* (= *Hipparion gracile*). Principalement durant la première moitié du xx<sup>e</sup> siècle, le Musée d'histoire naturelle de Bâle organisa maintes visites de la sablière en exploitation et la localité de Charmoille vit alors passer plusieurs paléontologues de l'école bâloise comme Hans Georg Stehlin ou encore Johannes Hürzeler. Koby (1955) puis Schäfer (1961) publient une liste faunique plus complète, composée d'*Hippotherium primigenium* associé à des restes de Rhinocerotidae que Becker (2003) attribue aux espèces *Aceratherium incisivum*, *Lartetotherium sansaniense* et *Dihoplus schleiermacheri*. D'autres taxons de Perissodactyla (*Tapirus priscus*, *Chalicotherium goldfussi*) et d'Artiodactyla (*Miotragocerus pannoniae*, *Dorcatherium nauai*, *Euprox dicranoceros*, *Korynochoerus palaeochoerus*, *Conohyus simorreensis*), de Proboscidea (*Deinotherium giganteum*, *Tetralophodon longirostris*), de Carnivora (*Machairodus aphanistus*, *Agnotherium* cf. *antiquum*) et de Rodentia (*Trogotherium minutum*) complètent la liste. Cet assemblage, caractéristique de la base du Miocène inférieur européen, est comparable aux assemblages d'autres localités très connues d'Europe occidentale, comme Höwenegg (p. ex. Guérin 1980, Bernor *et al.* 1997).

Aujourd'hui, l'essentiel du matériel de Charmoille est déposé au Musée d'histoire naturelle de Bâle. Cependant, d'autres muséums suisses comptent dans leurs collections quelques spécimens issus de la localité de Charmoille (Jurassica Museum de Porrentruy, Musée d'histoire naturelle de Berne, Musée d'histoire naturelle de Genève, Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel, Musée d'histoire naturelle de Soleure). Le but de cette étude est de décrire la collection inédite de spécimens de mammifères de Charmoille déposée au Jurassica Museum et de discuter des implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques des taxons identifiés, en particulier des restes rapportés aux périssodactyles.

## Cadre géographique et géologique

Le site de Charmoille est une ancienne sablière située au nord du village éponyme, en Ajoie, dans le canton du Jura, au nord-ouest de la Suisse (fig. 1). L'Ajoie est une région naturelle ouverte sur la France, son relief tabulaire marque la transition entre le Jura plissé au sud et les plaines au nord (Braillard 2006).



Les premières descriptions géologiques des dépôts miocènes sur territoire jurassien sont de Greppin (1855) qui décrit des dépôts d'origine vosgienne à restes de dinothères et de rhinocéros. Par la suite, la lithostratigraphie de ces dépôts a été abondamment étudiée (p. ex. Rollier 1898, Hummel 1914, Liniger 1925, 1964, Diebold *et al.* 1963, Laubscher 1963), amenant une utilisation abusive de nombreux termes lithostratigraphiques tels que *Dinotheriumsande des Mont Chaibeux*, *Vogesensande des Bois de Raube*, *Vogesen-Schotter und -Sande von Charmoille* ou encore *Hipparion-Sande von Charmoille*. C'est finalement Kälin (1993, 1997) qui propose une révision moderne de la lithostratigraphie des dépôts miocènes d'origine vosgienne de la région et nomme *Vogesenschüttung* l'éventail fluviatile alimentant une grande partie du synclinal de Delémont ainsi que plus tardivement l'Ajoie. Il crée la Formation du Bois de Raube, constituée en majorité de marnes, de sables et de galets provenant des Vosges, qu'il divise en trois membres (membres du Montchaibeux, du Bois de Raube et d'Ajoie). Les dépôts de la sablière de Charmoille appartiennent au membre supérieur (membre d'Ajoie).

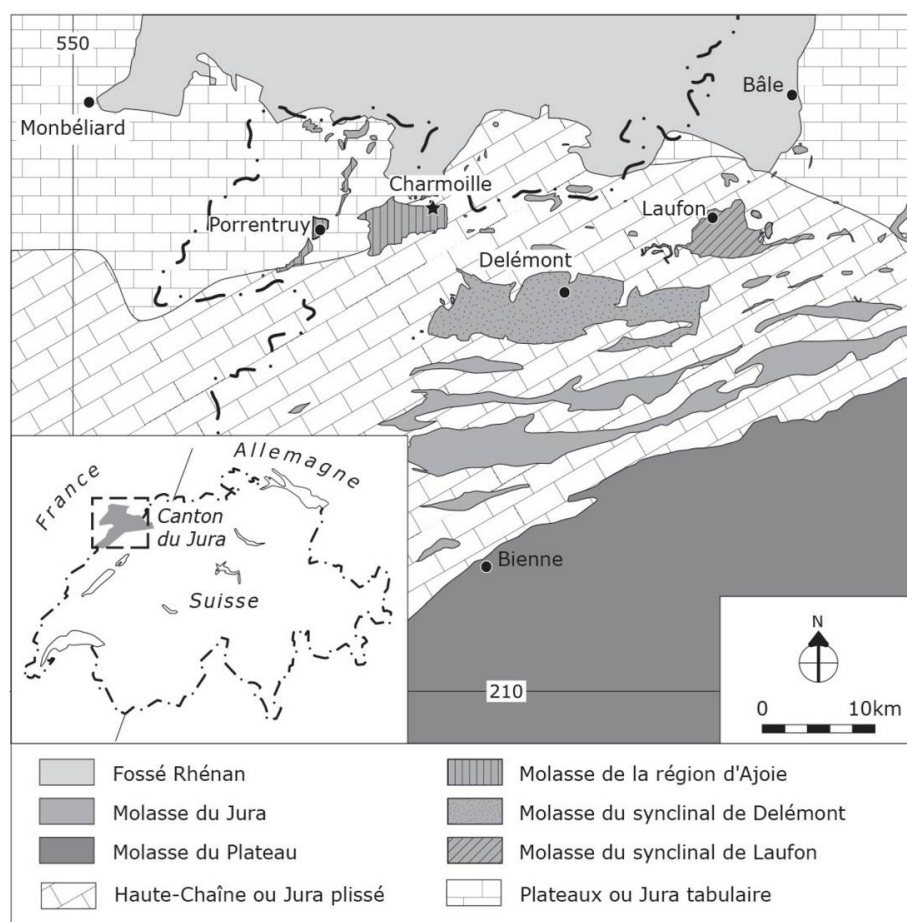


Fig. 1 : Situation géographique et géologique de la localité de Charmoille (Ajoie, Jura, Suisse). Modifiée d'après Becker (2009).



## Matériel et méthode

### Matériel

Le matériel référé à cette étude concerne exclusivement les spécimens de mammifères rapportés à la localité de Charmoille conservés dans les collections du Jurassica Museum à Porrentruy (anciennement Musée jurassien des sciences naturelles, ce qui explique l'acronyme MJSN-CH des numéros d'inventaire). Il s'agit de cinquante-sept spécimens dont quarante-huit restes dentaires.

### Méthode

La terminologie dentaire utilisée pour les Rhinocerotidae et les Chalicotheriidae est celle illustrée par Antoine (2002) et Hooker (1989), respectivement. Les dimensions des dents ont été prises selon la méthodologie biométrique utilisée par Guérin (1980). L'ensemble du matériel dentaire et postcrânien rapporté à *Hippotherium primigenium* suit la nomenclature d'Evander (2004) et Bernor *et al.* (1997), respectivement, et le protocole de mesures d'Eisenmann *et al.* (1988). Les spécimens attribués aux autres groupes de mammifères ont été décrits selon la nomenclature de Dong *et al.* (2003) et Barone (1999) pour le groupe des ruminants et d'après Huttunen & Göhlich (2002) pour les proboscidiens. Les mesures reportées dans les tableaux des dimensions ou dans le texte sont notées en millimètres (précision à 0,5 mm).

Le cadre biostratigraphique est basé sur les corrélations chronologiques des zones européennes à mammifères (MN-Zones; Mein 1999, Steininger 1999), les faunes de référence suisses (Berger 2011) et l'échelle des temps géologiques du Néogène (Lourens *et al.* 2004).

### Abréviations

**DAP** diamètre antéro-postérieur, **DT** diamètre transversal, **L** longueur, **l** largeur, **H** hauteur; **I/i** incisive supérieure/inférieure, **D/d** molaire déciduale supérieure/inférieure, **P/p** prémolaire supérieure/inférieure, **M/m** molaire supérieure/inférieure, **mand.** mandibule, **Mt** métatarse; **MN** Mammalian Neogene Zone; **MJSN** Jurassica Museum, **CH** Charmoille.

## **Systématique**

Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille Rhinocerotidae Gray, 1820

Genre *Aceratherium* Kaup, 1832

***Aceratherium incisivum* Kaup, 1832**

(Fig. 2a et 3a-f; tabl. 1)

### **Matériel référencé**

Fragment i2 gauche (MJSN-CH\_1), fragment D3/4 droite (MJSN-CH\_2), P2 droite (MJSN-CH\_3), fragment P3 droite (MJSN-CH\_4), fragment P3 droite (MJSN-CH\_56), M1/2 gauche (MJSN-CH\_5), fragment M3 droite (MJSN-CH\_6), M3 gauche (MJSN-CH\_7), fragment corpus mandibulaire gauche portant m1-2 (MJSN-CH\_8), p2 gauche (MJSN-CH\_9), p3 gauche (MJSN-CH\_10), fragment p3 gauche (MJSN-CH\_57), p4 droite (MJSN-CH\_11), fragment p4 droite (MJSN-CH\_12), m1 droite (MJSN-CH\_13), m2 droite (MJSN-CH\_14), m2 gauche (MJSN-CH\_15).

### **Description**

#### **Denture antérieure**

L'unique reste rapporté à la denture antérieure est un fragment d'une incisive inférieure gauche. Le spécimen, en forme de défense, présente une section clairement triangulaire et un émail sans replis ni bourrelets.

#### **Jugales**

Les dents jugales référencées ne présentent aucun replis d'émail ni ciment et ont des hauteurs de couronne plutôt basses. L'émail est ridulé sur toute la surface. Les racines, observables, notamment sur le spécimen MJSN-CH\_15, sont reliées antérieurement et postérieurement.

#### **Jugales supérieures**

Le reste de molaire lactéale MJSN-CH\_2 présente une morphologie proche d'une molaire d'adulte. L'émail est très fin, le pli du paracône puissant, le mésostyle légèrement marqué, le crochet simple et le cingulum labial réduit.

| Numéro d'inventaire | Anatomie             | L    | l    | H    |
|---------------------|----------------------|------|------|------|
| MJSN-CH_2           | Fragment D3/4 droite | -    | 44,0 | 31,5 |
| MJSN-CH_3           | P2 droite            | 38,0 | 44,0 | 28,5 |
| MJSN-CH_4           | fragment P3 droite   | -    | -    | 24,5 |
| MJSN-CH_56          | fragment P3 droite   | 34,5 | -    | 31,5 |
| MJSN-CH_56          | M1/2 gauche          | 43,5 | 50,5 | 26,5 |
| MJSN-CH_6           | Fragment M3 droite   | 40,5 | -    | 19,5 |
| MJSN-CH_7           | M3 gauche            | 41,5 | 47,0 | 35,0 |
| MJSN-CH_8           | m1 gauche            | 41,5 | 27,0 | 35,5 |
|                     | m2 gauche            | 42,0 | 28,0 | 36,0 |
| MJSN-CH_9           | p2 gauche            | 30,0 | 21,0 | 26,0 |
| MJSN-CH_10          | p3 gauche            | 35,0 | 25,5 | 33,5 |
| MJSN-CH_57          | Fragment p3 gauche   | 35,0 | -    | 27,0 |
| MJSN-CH_11          | p4 droite            | 37,5 | 28,5 | 27,0 |
| MJSN-CH_12          | Fragment p4 droite   | 34,5 | -    | 14,5 |
| MJSN-CH_13          | m1 droite            | 46,5 | 29,5 | 34,0 |
| MJSN-CH_14          | m2 droite            | 44,5 | 28,5 | 25,5 |
| MJSN-CH_15          | m2 gauche            | 41,0 | 26,5 | 15,0 |

Tableau 1: Dimensions [mm] des restes dentaires d'*Aceratherium incisivum* de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse).

Les prémolaires supérieures sont dépourvues d'antécrochet. Elles sont caractérisées par un crochet toujours simple, un métalophe dirigé vers l'arrière et l'intérieur, une postfossette étroite et une séparation entre le protocône et l'hypocône (molariforme *sensu* Heissig 1969). La P2 porte un cingulum labial peu puissant et discontinu, un cingulum lingual fort et continu, une crista et une médifossette, un protocône aussi puissant que l'hypocône et un protolophe labialement aminci, mais en jonction avec l'ectolophe. Sur la P3, la crista est absente, les cingulums lingual et labial sont réduits, le protolophe est en jonction avec l'ectolophe et la constriction du protocône est plutôt absente.

Les molaires supérieures sont caractérisées par l'absence fréquente du cingulum labial, de l'antécrochet et de la crista. Aucune médifossette n'est observée sur le matériel référencé. Le crochet est toujours présent, fort et simple. Le cingulum lingual est fortement réduit, l'étranglement du protocône nettement marqué, le pli du métacône absent et le métastyle



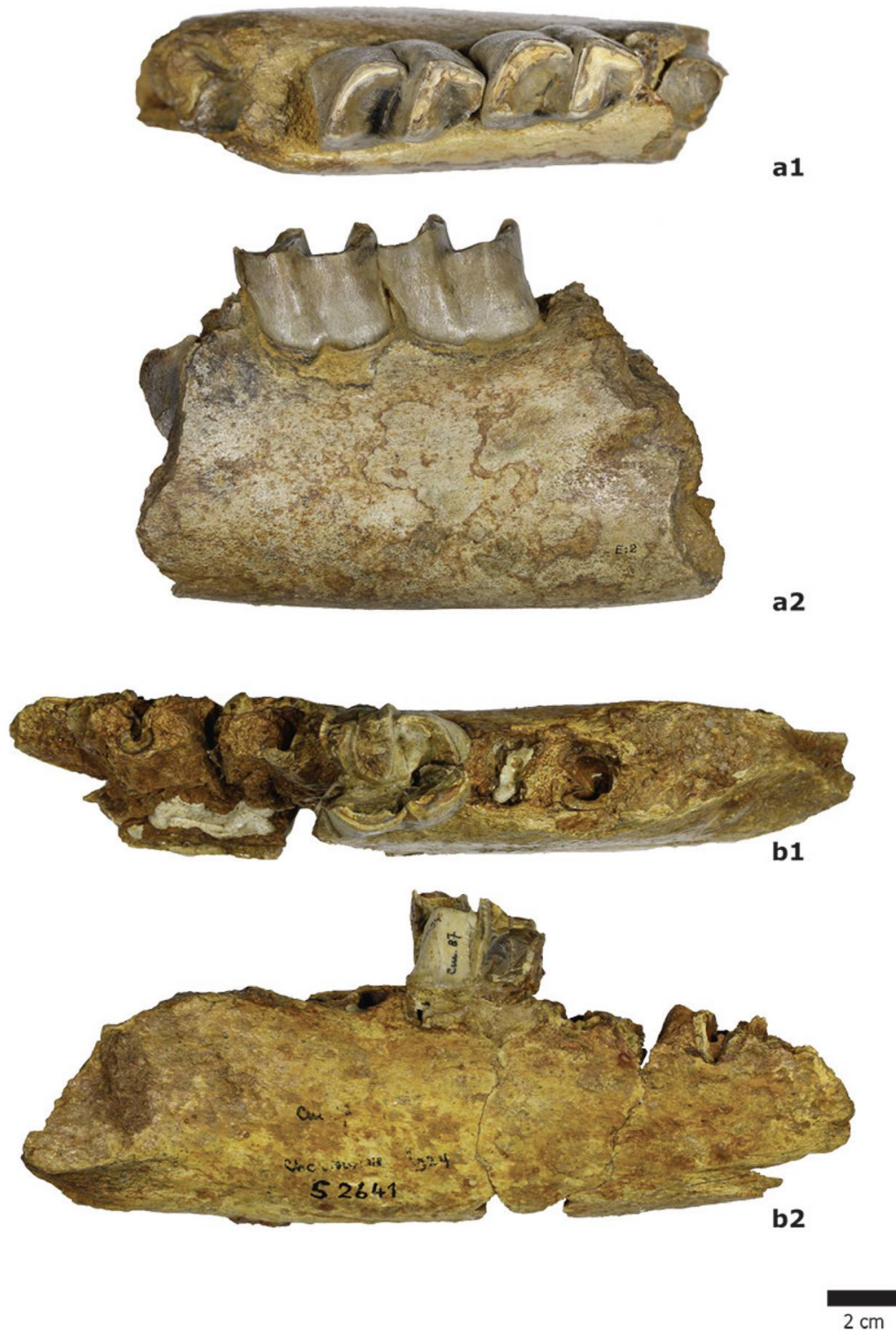


Fig. 2: Rhinocerotidae de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse). a, *Aceratherium incisivum*, fragment corpus mandibulaire gauche portant m1-2 (MJSN-CH\_8), en vue occlusale (1) et labiale (2). b, *Lartetotherium sansaniense*, corpus mandibulaire droit portant p3/4 (MJSN-CH\_18), en vue occlusale (1) et labiale (2). Barre d'échelle = 20 mm.

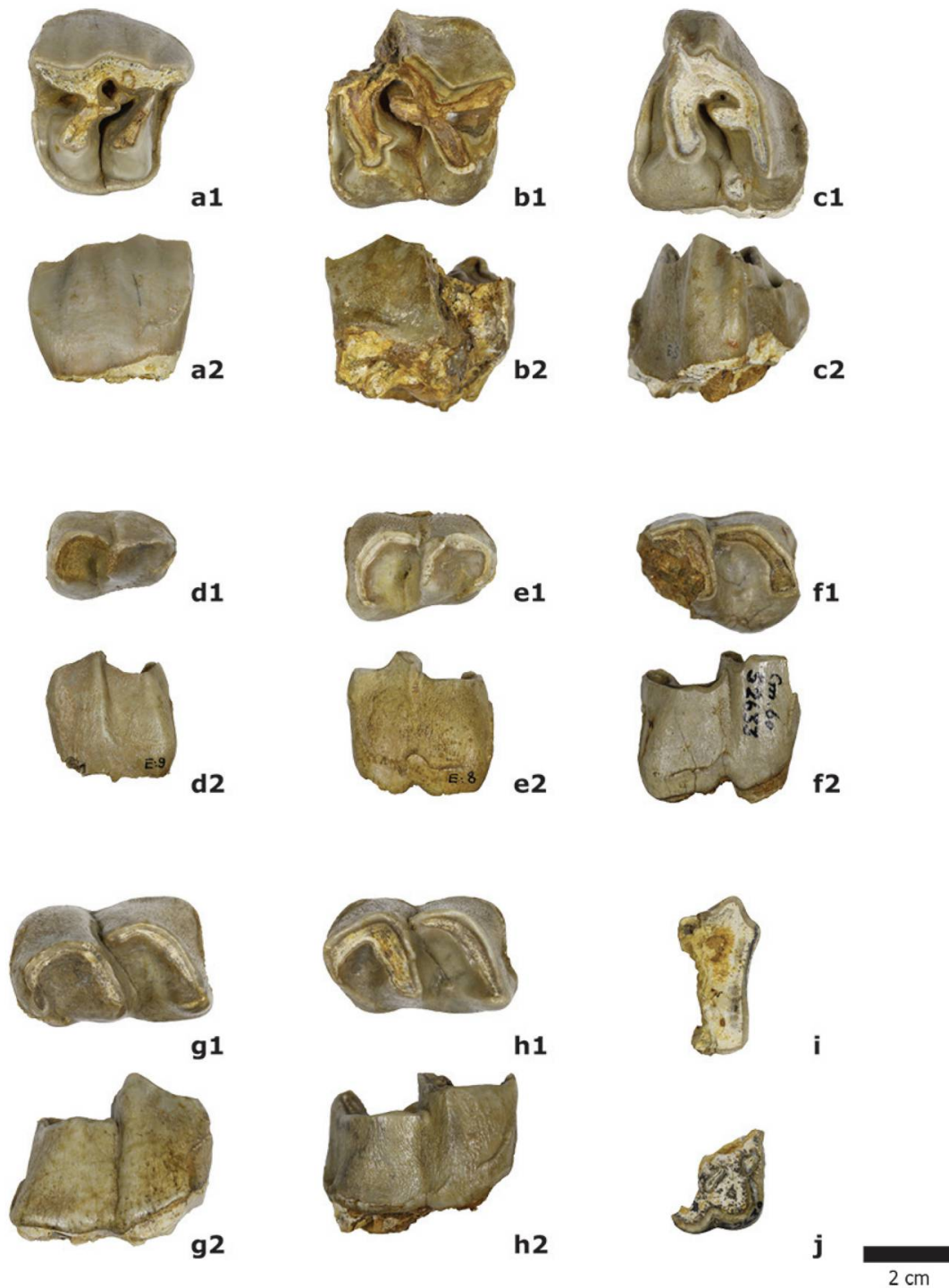


Fig. 3: Rhinocerotidae de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse). *Aceratherium incisivum*, jugales en vue occlusale (1) et en vue labiale (2); a, P2 droite (MJSN-CH\_3); b, M1/2 gauche (MJSN-CH\_5); c, M3 gauche (MJSN-CH\_7); d, p2 gauche (MJSN-CH\_9); e, p3 gauche (MJSN-CH\_10); f, p4 droite (MJSN-CH\_11); g, m1 droite (MJSN-CH\_13); h, m2 droite (MJSN-CH\_14). *Lartetotherium sansaniense*, jugales supérieures en vue occlusale; i, fragment M1 gauche (MJSN-CH\_17); j, fragment P2 gauche (MJSN-CH\_16). Barre d'échelle = 20 mm.



allongé. Le profil de l'ectolophe est concave et le métalophe est continu et plutôt long. Le cingulum postérieur est continu, fermant une postfossette étroite et profonde. Sur la M3, l'ectolophe et le métalophe sont fusionnés en un ectométalophe ne présentant pas de sillon postérieur. La dent, de forme approximativement triangulaire, développe un fort mais court cingulum postérieur, une faible crista et un protocône étranglé en feuille de trèfle.

### **Jugales inférieures et mandibule**

Le *corpus mandibulae* est bas (H arrière m2 = 91,0), à base rectiligne et sans sillon lingual. Les jugales inférieures sont caractérisées par un sillon ectolophide légèrement marqué et amorti au collet, un trigonide arrondi formant un dièdre droit, un métaconide lié au métalophide et un entoconide lié à l'hypolophide. Les p2-3 ne présentent pas de rugosités externes verticales. Le débouché lingual de la vallée postérieure des prémolaires est en forme de V, excepté sur la p4 MJSN-CH\_11 où il est en forme de U. Le cingulum lingual est plutôt absent et réduit au débouché de la vallée antérieure. Le cingulum labial est présent et réduit, excepté sur la p2 MJSN-CH\_9 où il est absent. Cette dernière porte une facette antérieure de contact indiquant la présence d'une d1, un paralophide isolé en éperon, un paraconide développé et une vallée postérieure ouverte lingualemment. Les cingulums lingual et labial des molaires inférieures sont plutôt absents et réduits. L'hypolophide est oblique et l'entoconide ne montre pas de sillon lingual.

### **Discussion**

D'après les motifs dentaires et les dimensions rapportés par Guérin (1980), le matériel référé se rapporte sans équivoque à un rhinocéros de taille moyenne, excluant les grandes formes du Miocène supérieur européen *Dihoplus schleiermacheri* et *Brachypotherium brachypus* ainsi que le petit rhinocéros de Steinheim *Dicerorhinus steinheimensis*. Par ses prémolaires supérieures à protocône et hypocône séparés et ses jugales inférieures à trigonide en dièdre droit et hypolophide oblique ainsi que ses dimensions légèrement plus grandes, il se distingue également des spécimens attribués dans la littérature à l'espèce *Lartetotherium sansaniense* (Guérin 1980, Antoine *et al.* 2010, Heissig 2012). De même, *Alicornops simorreense* est de taille moindre et se différencie par des molaires supérieures à profil de l'ectolophe droit, un sillon ectolophide



des jugales inférieures bien marqué et un trigonide anguleux en dièdre aigu. Chez *Aceratherium tetradactylum*, les jugales sont plus primitives avec des cingulums plus marqués et des prémolaires supérieures montrant un protocône et un hypocône reliés par un pont lingual (semimolariforme *sensu* Heissig 1969). Par contre les dimensions associées au protocône étranglé des jugales supérieures, au crochet simple des prémolaires supérieures, au sillon ectolophide presque mousse des jugales inférieures et à la p2 au paralophide isolé en éperon, au protoconide développé et à une vallée postérieure ouverte lingualement permettent une attribution à l'espèce *Aceratherium incisivum*.

Genre *Lartetotherium* Ginsburg, 1974

***Lartetotherium sansaniense* (Lartet, 1851)**

(Fig. 2b et 3i-j)

## Matériel référencé

Fragment P2 gauche (MJSN-CH\_16), fragment M1 gauche (MJSN-CH\_17), corpus mandibulaire droit portant p3/4 (MJSN-CH\_18).

## Description

Les spécimens MJSN-CH\_16 et MJSN-CH\_17 se rapportent à deux fragments linguaux gauches de P2 et M1 (L = 36,5 ; l = -), de tailles relativement modestes. Dépourvue de cingulum lingual, la P2 se caractérise par un pont lingual reliant le protocône à l'hypocône. La M1 est marquée par un pli du paracône plutôt puissant et un profil de l'ectolophe rectiligne dépourvu de pli du métacône. Une légère trace de cingulum lingual est présente au niveau du collet, sur la partie postérieure de la dent. Le *corpus mandibulae* est bas (H arrière p4 = 70,0), porte un sillon lingual et sa base est rectiligne. La p4 (L = 37,0 ; l = 30,5 ; H = 32,5) montre un sillon de l'ectolophide marqué, amorti au collet et un cingulum lingual réduit.

## Discussion

Par leur dimensions et leur morphologie, les spécimens référés se différencient des genres *Dihoplus* et *Aceratherium* (Guérin 1980). Le bord lingual de la P2 dépourvu de cingulum et marqué par un pont reliant le

protocône à l'hypocône, ainsi que la dimension et le profil rectiligne de l'ectolophe de la M1 permettent une attribution à l'espèce *Lartetotherium sansaniense* (Antoine *et al.* 2003; Heissig 2012).

Famille Equidae Gray, 1821

Genre *Hippotherium* Kaup, 1832

***Hippotherium primigenium* von Meyer, 1829**

(Fig. 4 et 5a-e; tabl. 2)

## Matériel référencé

i2 gauche (MJSN-CH\_19), P2 gauche (MJSN-CH\_20), P3 gauche (MJSN-CH\_21), fragment P3 gauche (MJSN-CH\_22), fragment P3 gauche (MJSN-CH\_23), P4 droite (MJSN-CH\_24), P4 droite (MJSN-CH\_25), fragment M1/2 droite (MJSN-CH\_26), M1 droite (MJSN-CH\_27), M1 droite (MJSN-CH\_28), M1/2 gauche (MJSN-CH\_29), M1/2 gauche (MJSN-CH\_30), fragment M2 droite (MJSN-CH\_31), M3 gauche (MJSN-CH\_32, MJSN-CH\_33), M3 droite (MJSN-CH\_34), fragment M3 gauche (MJSN-CH\_35), p2 gauche (MJSN-CH\_36), fragment p3 gauche (MJSN-CH\_37), p4 gauche (MJSN-CH\_38), m1 droite (MJSN-CH\_39), m2 droite (MJSN-CH\_40), m2 gauche (MJSN-CH\_41), m3 droite (MJSN-CH\_42), m3 gauche (MJSN-CH\_43), fragments m (MJSN-CH\_44, MJSN-CH\_45), fragment Mt III droit distal (MJSN-CH\_46), astragale gauche (MJSN-CH\_47).

## Description

### Denture antérieure

Le spécimen MJSN-CH\_19 (DAP = 10,5 ; DT = 19,5 ; H = 29,0) est le seul référencé à la denture antérieure. Sa position dans la rangée dentaire peut être déterminée comme étant une i2 gauche, de par sa face mésiale rectiligne, sa face distale pincée et la présence d'un sillon lingual continu sur toute la hauteur de la couronne. Le spécimen montre une couronne recourbée, de forme triangulaire au niveau du collet et ovoïde au niveau de la surface occlusale. La surface de l'émail n'est pas cannelée, le cornet dentaire est légèrement décentré linguo-labialement et la surface occlusale est perpendiculaire à la couronne.

### **Jugales supérieures**

Les jugales supérieures présentent une face labiale avec un parastyle, un mésostyle et un métastyle fortement développés et toujours simples. L'émail est recouvert de ciment, parfois en quantité abondante. Les fossettes sont séparées et leur ornementation est complexe avec toute une série de plis. Le mur postérieur de la postfossette est toujours bien distinct. Le pli caballin est le plus souvent double, toutefois pour certains spécimens, il devient plus complexe selon l'usure générale de la dent. L'hypocône est partiellement isolé par un sillon hypoconal profondément incisé. Le protocône a une forme ovale, allongée, aplatie du côté lingual et arrondie du côté labial. Longitudinalement centré, il a une position plus linguale que l'hypocône et n'est pas relié au protolophe. Aucun éperon du protocône n'est visible. Les P2-4 sont relativement massives, leur contour en vue occlusale varie de plutôt triangulaire avec un parastyle bien développé pour les P2 à rectangulaire pour les P3-4. Les M1-3 ont une forme plus carrée que les P2-4 et sont également plus petites. Les préfossettes et postfossettes, comme pour les prémolaires, sont séparées. La M3 est reconnaissable grâce à la courbure de sa couronne, ainsi que l'allongement de sa surface occlusale.

### **Jugales inférieures**

Comparativement aux jugales supérieures, les jugales inférieures peuvent également porter de grandes quantités de ciment sur leur émail, mais ont un contour en vue occlusale plus allongé et étroit. Leur double boucle est caractéristique, formée par un sillon lingual peu profond et un métaconide et un métastylide arrondis et jointifs. L'ectoflexide est profond et amorti au collet. Il est particulièrement prononcé sur la m2 MJSN-CH\_41, séparant le métaconide du métastylide. Le pli caballinide est présent, alors que le pli anté-caballinide tout comme l'ectostylide sont absents. Seules la p4 MJSN-CH\_38 et les m3 MJSN-CH\_42 et MJSN-CH\_43 montrent un métastylide portant un éperon linguo-distal et un sillon lingual légèrement plus incisé.

La seule p2 MJSN-CH\_36 présente dans les échantillons a une forme triangulaire, due à l'amincissement de son côté distal et à la présence d'un paraconide bien développé. Le protostylide est visible mais pas isolé. Les p3-4, dépourvus de paraconide, ont une forme plus rectangulaire que la p2. Le protostylide est bien développé et isolé, il apparaît clairement sur la face occlusale de la p4 MJSN-CH\_38.



Les m1-2, moins larges que les prémolaires, ont aussi une forme rectangulaire. En vue labiale, la couronne est légèrement incurvée vers l'arrière. Le protostylide apparaît comme étant un pli de l'émail, il est toutefois presque isolé sur la m1 MJSN-CH\_39. La m3 est très allongée et plus étroite que les m1/2. Le côté distal se termine par un hypoconulide fortement étranglé. La couronne est légèrement recourbée distalement. Le protostylide est isolé, n'atteignant toutefois pas la surface occlusale. L'ectoflexide est particulièrement étroit et profond, sans pour autant séparer le métaconide du métastylide, et le pli caballinide est très peu développé.

### **Astragale**

L'astragale MJSN-CH\_47 (DAP  $\approx$  37,0 ; DT = 48,8 ; H = 52,5) est constitué d'une poulie articulaire légèrement asymétrique et relativement large. En vue antérieure, les deux lèvres médiales et latérales sont très obliques et le bord distal de la facette articulaire pour le naviculaire est horizontal et rectiligne. En vue médiale, la cavité ovoïde est profonde.

### **Métatarse III**

Le fragment distal du MT III MJSN-CH\_46 présente les dimensions suivantes : DAP diaphyse = 25,5 ; DT diaphyse = 34,0 ; DAP articulaire distal = 30,0 ; DT articulaire distal = 40,5. En vue antérieure, la *fossa supertrochlearis metatarsi* est plus large que haute et bien déprimée, le relief intermédiaire est haut et tranchant.

### **Discussion**

Les restes dentaires étudiés présentent les caractères diagnostiques d'*Hippotherium primigenium* décrit par Bernor *et al.* (1993, 1997). On retrouve notamment un parastyle allongé pour la P2 et, plus généralement pour les jugales supérieures, un pli caballin double, parfois plus complexe, une incision nette du sillon hypoconal, ainsi qu'un protocône isolé, arrondi du côté labial et aplati du côté lingual. Pour les jugales inférieures, les caractères principaux sont la présence d'un protostylide, la forme généralement arrondie du métaconide et du métastylide et un sillon lingual peu profond pour les prémolaires, à tendance plus incisée pour les m3.

En se basant sur les données biométriques, les restes dentaires référés sont tout à fait similaires aux spécimens d'*Hippotherium primigenium* de

| Numéro d'inventaire | Anatomie             | L1   | L2   | I1   | I2   | I3   | H    | L proto | L db | L pré | L post |
|---------------------|----------------------|------|------|------|------|------|------|---------|------|-------|--------|
| MJSN-CH_20          | P2 gauche            | 33,0 | 32,0 | 25,5 |      |      | 22,5 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_21          | P3 gauche            | 27,5 | 25,5 | 24,5 |      |      | 27,0 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_22          | fragment P3 gauche   | -    | -    | -    |      |      | 37,0 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_23          | fragment P3 gauche   | -    | -    | 21,0 |      |      | -    | 6,0     |      |       |        |
| MJSN-CH_24          | P4 droite            | 29,0 | 27,0 | 26,5 |      |      | 37,0 | 9,0     |      |       |        |
| MJSN-CH_25          | P4 droite            | 27,0 | 29,0 | 21,5 |      |      | -    | 9,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_26          | fragment M1/2 droite | 24,5 | 26,0 | 20,0 |      |      | 26,5 | -       |      |       |        |
| MJSN-CH_27          | M1 droite            | 24,0 | 23,0 | 24,0 |      |      | 30,5 | 8,0     |      |       |        |
| MJSN-CH_28          | M1 droite            | 22,5 | 22,0 | 26,0 |      |      | 16,5 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_29          | M1/2 gauche          | 28,0 | 25,0 | 24,0 |      |      | 40,0 | 9,0     |      |       |        |
| MJSN-CH_30          | M1/2 gauche          | 27,5 | 26,5 | 23,0 |      |      | 39,5 | 9,0     |      |       |        |
| MJSN-CH_31          | fragment M2 droite   | -    | -    | 24,0 |      |      | -    | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_32          | M3 gauche            | 24,5 | 24,0 | 23,5 |      |      | 42,0 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_33          | M3 gauche            | 24,5 | 24,5 | 21,5 |      |      | 38,5 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_34          | M3 droite            | 26,5 | 26,0 | 22,5 |      |      | 41,0 | 8,5     |      |       |        |
| MJSN-CH_36          | p2 gauche            | 27,5 | 26,5 | 14,5 | 10,0 | 14,0 | 23,5 |         | 11,0 | 7,0   | 12,5   |
| MJSN-CH_37          | fragment p3 gauche   | 21,5 | 22,0 | 14,0 | 13,5 | 12,0 | 30,0 |         | 13,0 | 7,5   | 9,5    |
| MJSN-CH_38          | p4 gauche            | 28,0 | 26,0 | 15,0 | 14,0 | 14,0 | 42,0 |         | 15,5 | 9,0   | 13,0   |
| MJSN-CH_39          | m1 droite            | 25,0 | 22,0 | 12,5 | 12,0 | 11,0 | 37,5 |         | 14,0 | 7,0   | 10,5   |
| MJSN-CH_40          | m2 droite            | 26,5 | 25,5 | 13,0 | 12,5 | 13,0 | 57,5 |         | 13,0 | 8,5   | 12,0   |
| MJSN-CH_41          | m2 gauche            | 23,5 | 21,0 | 13,5 | 13,5 | 12,5 | 43,0 |         | 14,5 | 6,5   | 8,5    |
| MJSN-CH_42          | m3 droite            | 29,0 | 24,0 | 13,5 | 13,5 | 12,5 | 57,5 |         | 12,5 | 8,5   | 10,5   |
| MJSN-CH_43          | m3 gauche            | 27,5 | 24,5 | 12,5 | 12,5 | 11,0 | 56,0 |         | 11,5 | 8,5   | 9,5    |

Tableau 2 : Dimensions [mm] des restes dentaires d'*Hippotherium primigenium* de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse). L1, longueur de la dent au niveau occlusal; L2, longueur de la dent à 10 mm en-dessous du niveau occlusal pour les jugales supérieures et à 10 mm au-dessus de la base de la dent pour les jugales inférieures; I1, largeur maximale de la dent; I2, largeur de la dent (métaconide-protocône); I3, largeur de la dent (métaconide-hypoconide); L proto, longueur du protocône; L db, longueur de la double-boucle (métaconide/métaconide); L pré, longueur de la préfossette; L post, longueur de la postfossette.

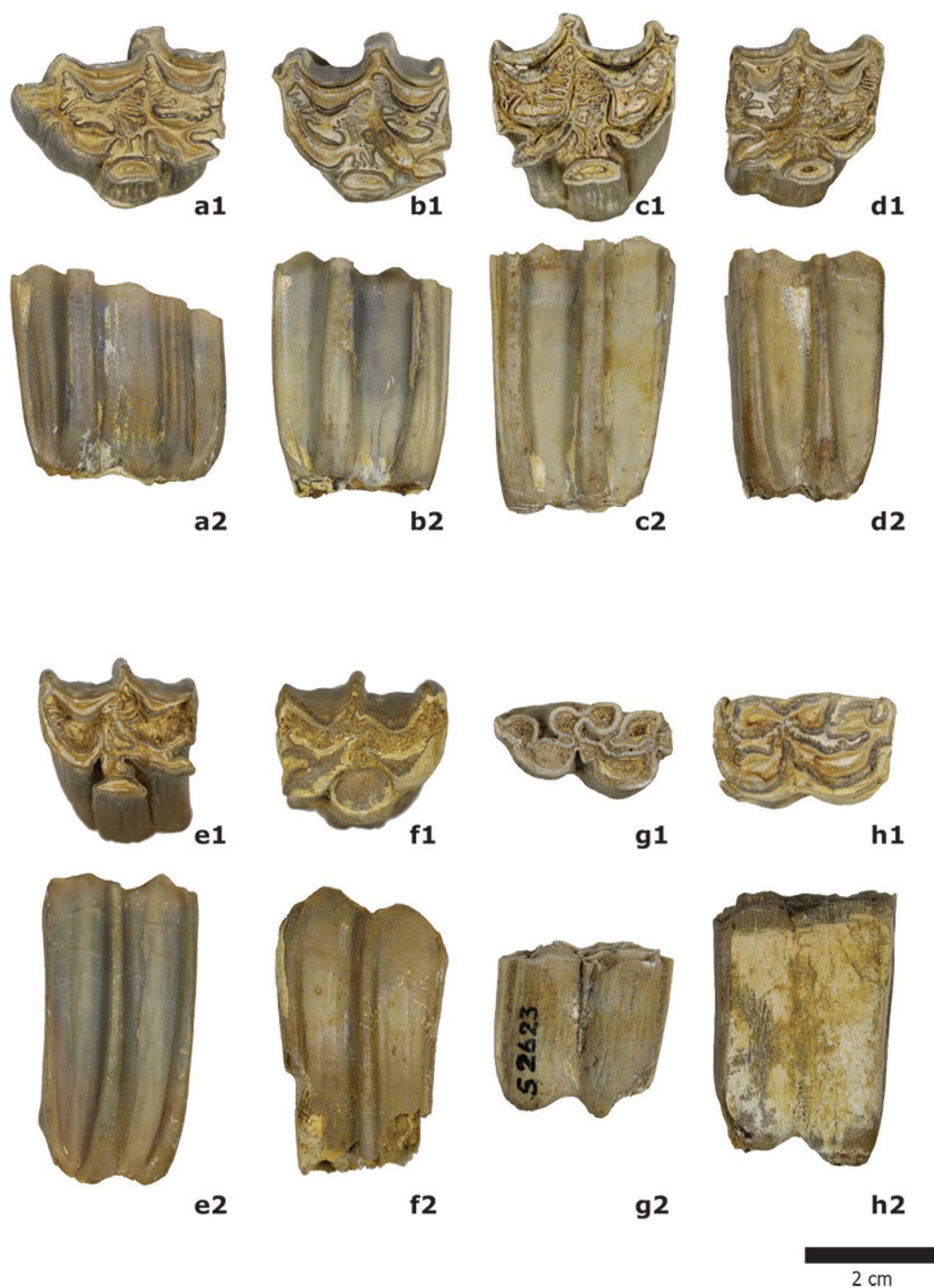


Fig. 4: Mammifères de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse). *Hippotherium primigenium* de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse). Jugales en vue occlusale (1) et en vue labiale (2); a, P2 gauche (MJSN-CH\_20); b, P3 gauche (MJSN-CH\_21); c, P4 droite (MJSN-CH\_24); d, M1 droite (MJSN-CH\_27); e, M3 gauche (MJSN-CH\_32); f, M3 droite (MJSN-CH\_34); g, p2 gauche (MJSN-CH\_36); h, p4 gauche (MJSN-CH\_38). Barre d'échelle = 20 mm.





Fig. 5: Mammifères de Charmoille (Miocène supérieur, Jura, Suisse). *Hippotherium primigenium*; a, m1 droite (MJSN-CH\_39), vue occlusale (1), vue labiale (2); b, m2 droite (MJSN-CH\_40), vue occlusale (1), vue labiale (2); c, m3 droite (MJSN-CH\_42), vue occlusale (1), vue labiale (2); d, fragment distal de Mt III droit (MJSN-CH\_46), vue distale (1), vue caudale (2); e, astragale gauche (MJSN-CH\_47), vue antérieure (1), vue distale (2). *Chalicotherium goldfussi*; f, M2 droite (MJSN-CH\_48), vue occlusale (1), vue labiale (2). cf. *Euprox* sp.; g, fragment d'appendice frontal (MJSN-CH\_49). Ruminantia indet.; h, fragment d'astragale gauche (MJSN-CH\_50), vue postérieure (1), vue médiale (2). Proboscidea indet.; i, fragment de côte gauche (MJSN-CH\_51), vue antérieure. Barres d'échelle = 20 mm.

Götzendorf et d'Höwenegg (Bernor *et al.* 1993, 1997). En particulier, la longueur moyenne du protocône des spécimens de Charmoille (L moyenne = 8,5), bien que montrant une moyenne légèrement supérieure aux spécimens d'Höwenegg (L moyenne = 8,0), reste complètement dans le domaine de variation des valeurs pour l'espèce.

Concernant le post-crânien, outre des dimensions totalement concordantes, la présence et la morphologie de la *fossa supertrochlearis metatarsi* du Mt III est typique d'*Hippotherium primigenium* (Bernor *et al.* 1997).

Famille Chalicotheriidae Gill, 1872

Genre *Chalicotherium* Kaup, 1833

***Chalicotherium goldfussi* Kaup, 1833**

(Fig. 5f)

## Matériel référencé

M2 droite (MJSN-CH\_48)

## Description

Le spécimen référencé est relativement massif (L = 39,5 ; l = 43,5 ; H = 17,0), de forme quadrangulaire en vue occlusale. Ses racines linguales sont reliées, formant une section transversale en 8. Le métacône a une position plus linguale que le paracône. La position du protocône est légèrement postérieure à celle du paracône. Le cingulum mésial est continu et s'abaisse progressivement jusqu'au bord lingual. En vue linguale, le débouché de la vallée médiane est plutôt en forme de U.

## Discussion

Les caractères décrits sont représentatifs de l'espèce *Chalicotherium goldfussi*. En particulier, ils diffèrent de ceux de l'espèce contemporaine *Anisodon grande* par un cingulum mésial s'abaissant progressivement jusqu'au bord lingual, un métacône plus lingual que le paracône et un débouché de la vallée médiane en forme de U (Schäfer & Zapfe 1971, Anquetin *et al.* 2007).

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848  
Sous-ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777  
Famille *Cervidae* Goldfuss, 1820  
Genre *Euprox* Stehlin, 1928  
**cf. *Euprox* sp.**  
(Fig. 5g)

## Matériel référencé

Fragment appendice frontal (MJSN-CH\_49)

## Description

Le fragment d'appendice frontal (H = 68,0) est composé de la couronne à la base et d'une partie du merrain. Le profil distal de la couronne est circulaire (environ 27 mm de diamètre sans les pierrures). À sa base, le cercle de pierrures se compose d'une série de nodules osseux, apparaissant comme un anneau de perle. Dans notre cas, l'anneau est incomplet, de par l'endommagement de la pièce. L'ornementation de la ramure est un ensemble de rainures et de crêtes longitudinales bien développées, partant de la base de la couronne vers le sommet du merrain. Distalement, les rainures commencent à diverger, annonçant probablement une subdivision du merrain.

## Discussion

La faible taille du fragment ne permet pas une identification spécifique. Cependant, la présence d'une couronne très bien développée est une caractéristique du genre *Euprox*, permettant sa différenciation avec les autres cerfs primitifs du Miocène (p. ex. *Dicrocerus*. Stehlin 1928; Dong *et al.* 2003). Le spécimen est assigné avec précaution à cf. *Euprox* sp.

**Ruminantia indet.**  
(Fig. 5h)

## Matériel référencé

Fragment astragale gauche (MJSN-CH\_50)



## Description

Le fragment d'astragale gauche MJSN-CH\_50 (DAP  $\approx$  20,5; H  $\approx$  38,0) représente les lèvres médiales des trochlées proximale et distale. Ces dernières sont jointives en vue antérieure et d'orientation verticale.

## Discussion

La présence d'une double trochlée est une caractéristique des astragales d'artiodactyle. L'orientation verticale de la trochlée proximale, typique chez les ruminants, diffère des Suina qui possèdent une trochlée proximale plus oblique latéralement (Barone 1999). De même, des lèvres médiales des trochlées proximale et distale jointives en vue antérieure diffèrent des astragales de Tylopoda qui présentent des lèvres clairement séparées (Jiménez-Hidalgo & Carranza-Castañeda 2010). Le spécimen référé possède des dimensions proches de celles des astragales de *Miotragocerus pannoniae* retrouvés en Bavière à Höwenegg et à Oberföhring (Fuss et al. 2015), cependant une identification plus précise que Ruminantia indet. n'est pas possible sur la base de ce matériel.

## Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

### **Proboscidea indet.**

(Fig. 5i)

## Matériel référé

Fragment côte gauche (MJSN-CH\_51)

## Description

De par la conservation fragmentaire de cette côte, sa position précise ne peut être garantie. Le spécimen (DAP = 27,5 ; DT = 46,0) est fragmenté des deux côtés. Cependant, la section plutôt aplatie et grossièrement triangulaire, marquée par la présence du sillon de la face externe, place ce fragment juste en dessous de la partie articulaire de la côte.

## Discussion

La comparaison des dimensions du spécimen avec celles d'une côte d'Elephantidae récent ou actuel permet un rapprochement avec un individu de la taille d'un mégaherbivore, même plus importante que celle d'un *Mammuthus primigenius*. Il pourrait s'agir d'un reste de *Deinotherium giganteum*, mais ce matériel très incomplet ne permet pas une identification plus précise que l'ordre Proboscidea.

### **Mammalia indet.**

## Matériel référencé

Fragments os (MJSN-CH\_52, MJSN-CH\_53, MJSN-CH\_54, MJSN-CH\_55)

## Remarque

Plusieurs fragments d'os indéterminables sont également référés dans cette étude. Ils sont tous très incomplets et ne permettent pas d'identification. Tout au plus pouvons-nous dire que les spécimens MJSN-CH\_54 et MJSN-CH\_55 semblent correspondre à des fragments de côtes.

## Discussion

L'identification des spécimens référés dans cette étude permet de définir un assemblage faunique important, même si d'autres taxons comme les Carnivora ou le rhinocerotidé *Dihoplus schleiermacheri* signalés par les anciens auteurs (p. ex. Schäfer 1961, Becker 2003) n'ont pas été recensés dans le matériel du Jurassica Museum. Sur les cinquante-sept restes étudiés, la grande majorité appartient à deux espèces, *Hippotherium primigenium* (vingt-neuf spécimens) et *Aceratherium incisivum* (dix-sept spécimens). Trois spécimens sont assignés à *Lartetotherium sansaniense*, un à *Chalicotherium goldfussi*, deux à des ruminants et un à un grand proboscidiien. Quatre restes de mammifères non déterminés sont encore présents.

L'assemblage faunique de Charmoille correspond clairement à un âge du Miocène supérieur. En accord avec Kälén (1993, 1997) et Becker (2003),

l'occurrence de *Hippotherium primigenium* avec les deux rhinocéros *Aceratherium incisivum* et *Lartetotherium sansaniense*, ainsi que le chalicothère *Chalicotherium goldfussi* indique que la localité appartient à la biozone européenne mammalienne de référence MN9 (fig. 6). À titre comparatif, l'assemblage faunique de Charmoille peut être rapproché de

| Millions d'années (Ma) | Séries  |  | Etages    | Zones à mammifères | Faunes de référence |                 | Biostratigraphie des périssodactyles enregistrés à Charmoille |          |  |
|------------------------|---------|--|-----------|--------------------|---------------------|-----------------|---|----------|--|
| ca. 9.9                | MIOCENE |  | supérieur | Tortonien          | MN10-12             | LOS MANSUETOS   | ← EUROPE  | Suisse → |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | CREVILLENTE 2   |   |          |  |
| ca. 11.2<br>11.6       |         |  |           |                    | MN9                 | MASIA DEL BARBO |   |          |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | Charmoille      |   |          |  |
| ca. 13.5<br>13.8       |         |  | moyen     | Serravalien        | MN7/8               | CAN LLOBATERES  |   |          |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | Nebelbergweg    |   |          |  |
|                        |         |  |           | Langien            | MN6                 | LA GRIVE        |   |          |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | Anwil           |   |          |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | Montchaibeux    |   |          |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | SANSAN          |   |          |  |
|                        |         |  |           |                    |                     | Rümikon         |   |          |  |

Fig. 6: Biostratigraphie des assemblages de périssodactyles de Charmoille (Jura, Suisse) identifiés dans la collection du Jurassica Museum, en accord avec les faunes de référence européennes (en capitale) et suisses (en bas de casse). D'après Berger (2011).

celui d'Höwenegg, dont une datation absolue à  $10,8 \pm 0,4$  Ma basée sur des dépôts volcaniques a été établie (Krijgsman *et al.* 1996).

En référence à la biochronologie mammalienne européenne, la biozone à mammifères MN9 (11,1 à 9,7 Ma ; Steininger 1999) correspond à la base du Miocène supérieur. Sa limite inférieure est principalement définie par l'occurrence du « petit cheval tridactyle nord-américain », *Hippotherium primigenium*. Ce taxon marqueur colonise l'ensemble de l'Eurasie et



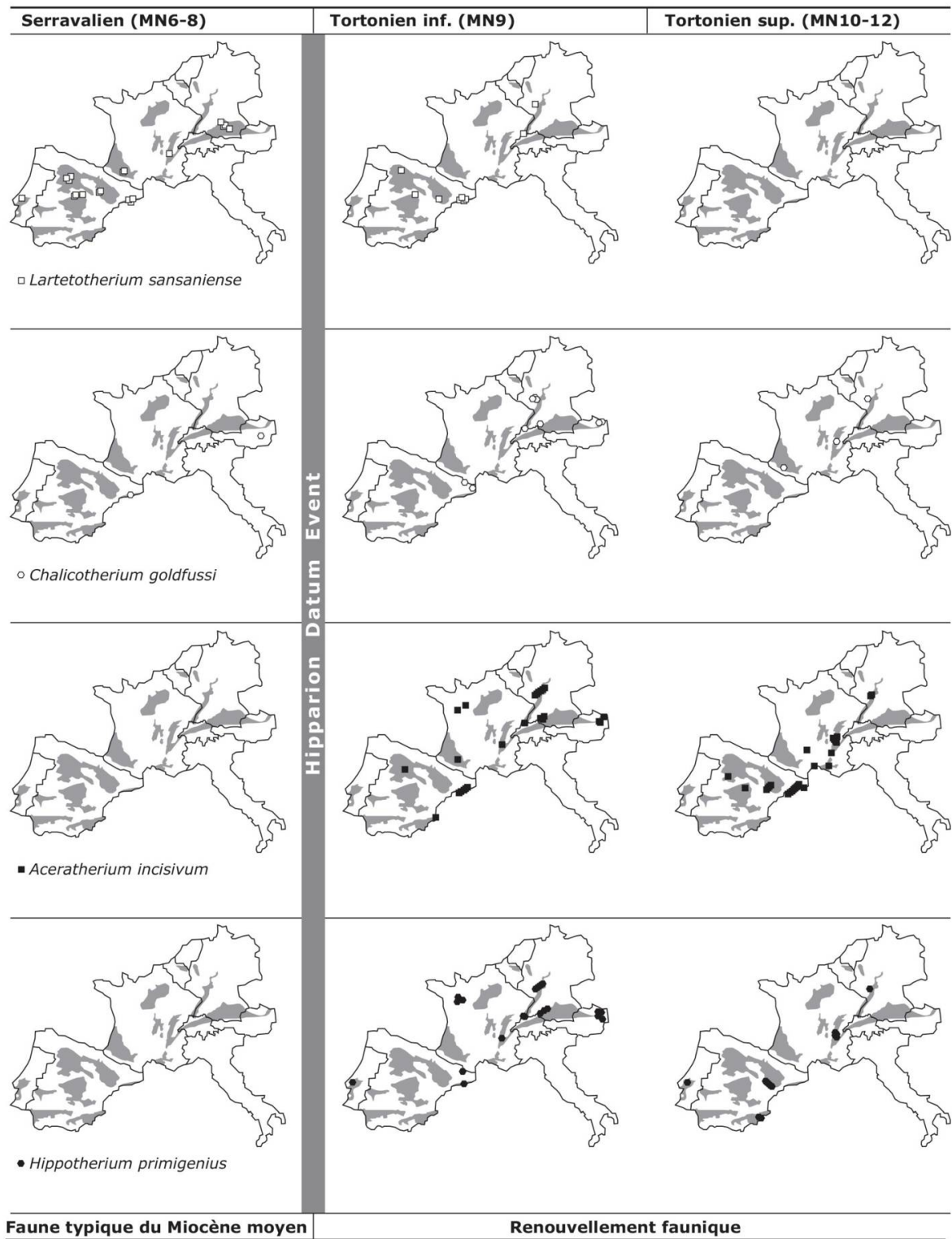


Fig. 7 : Distribution paléogéographique des espèces de périssodactyles enregistrées à Charmoille (d'après les localités reportées dans l'annexe 1). Zones grises, bassins sédimentaires tertiaires d'Europe occidentale.

même l'Afrique du Nord à la suite d'un important changement climatique et paléogéographique survenu à la base du Miocène supérieur. Il y a environ 12 millions d'années, un net refroidissement est enregistré à l'échelle globale. La calotte glaciaire de l'Antarctique s'épaissit, entraînant une baisse du niveau des océans (Janis 1989, Whybrow & Andrews 2000, Zachos *et al.* 2001). L'Amérique du Nord et l'Eurasie sont alors reliées par la Bérिंगie et *Hippotherium primigenium* peut se propager sur l'ensemble des continents holarctiques (MacFadden 1992). Cet événement paléobiogéographique a été nommé *Hipparion Datum Event*, marquant la base de la biozone européenne MN9 et le début d'un renouvellement faunique en Europe. Les espèces identifiées dans la collection du Jurassica Museum ne représentent qu'une partie de l'association faunique de Charmoille. Néanmoins, les périssodactyles enregistrés mettent bien en évidence ce renouvellement faunique du point de vue de leur paléobiogéographie à l'échelle de l'Europe occidentale (fig. 7).

*Lartetotherium sansaniense*, présent en Europe dès MN5 (Heissig 1999), bien avant l'*Hipparion Datum Event*, montre un net déclin de son registre fossile durant la biozone MN9 pour définitivement disparaître dès MN10. *Chalicotherium goldfussi* présente une discrète occurrence dès MN8 durant le Serravalien terminal. L'apparition précoce de ce taxon semble souligner une amorce de changement climatique survenant près d'un million d'années avant l'*Hipparion Datum Event*. Durant MN9, il est plus largement représenté, alors que sa distribution est déjà sur le déclin à partir de MN10, disparaissant de la péninsule ibérique dans un premier temps, puis complètement d'Europe occidentale à MN12 (Heissig 1999, Maridet & Costeur 2010). *Aceratherium. incisivum* et surtout *Hippotherium primigenium* marquent la base de MN9. Ils illustrent l'importante dispersion des représentants du renouvellement faunique à l'échelle de l'Europe qui s'installe durablement durant le Tortonien, période dominée par des paysages arbustifs et arborés sous des conditions subtropicales humides (Becker 2003). Cette période s'inscrit parfaitement dans le contexte du Miocène voyant l'installation des faunes modernes en Europe. Elle est cependant marquée par une diminution de la diversité des rhinocerotidés et d'autres périssodactyles, excepté des équidés, qui deviennent de plus en plus spécialisés. Parallèlement, le nombre de bovidés et de cervidés augmente, les ruminants devenant dominants partout en Europe (Maridet & Costeur 2010).

*Kevin Choffat, titulaire d'un bachelor en sciences de la Terre de l'université de Fribourg, se destine au métier d'ingénieur en gestion de la nature. La présente étude est basée sur les principaux résultats de son travail de bachelor.*

*Damien Becker, docteur ès sciences (paléontologie) et habilité de l'université de Fribourg, est conservateur du Jurassica Museum.*

#### BIBLIOGRAPHIE

- Anquetin J., Antoine P.-O. & Tassy P. 2007: Middle Miocene Chalicotheriinae (Mammalia, Perissodactyla) from France, with a discussion on chalicotheriine phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151, 577-608.
- Antoine P.-O. 2002 : Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle* 188, 359 p.
- Antoine P.-O., Duranthon F. & Tassy P. 1997 : L'apport des grands mammifères (Rhinocerotidés, Suoidés, Proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine (France). In: Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (Éd.). Actes du congrès BiochroM'97. *Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier* 21, 581-590.
- Antoine P.-O., Duranthon F. & Welcomme J.-L. 2003 : *Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan): implications phylogénétiques. *Geodiversitas* 25, 575-603.
- Antoine P.-O., Downing K. F., Crochet J.-Y., Duranthon F., Flynn L. J., Marivaux L., Métais, G., Rajpar A. R. & Roohi G. 2010: A revision of *Aceratherium blanfordi* Lydekker, 1884 (Mammalia: Rhinocerotidae) from the Early Miocene of Pakistan: postcranials as a key. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160, 139-194.
- Barone R. 1999 : *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 1 Ostéologie*. Vigot, Paris.
- Becker D. 2003 : Paléoécologie et paléoclimats de la molasse du Jura (Oligo-Miocène): apport des Rhinocerotidea (Mammalia) et des minéraux argileux. Thèse de doctorat de l'université de Fribourg, *GeoFocus* 8, 327 p.
- Becker D. 2009 : Earliest record of rhinocerotoids (Mammalia: Perissodactyla) from Switzerland: systematics and biostratigraphy. *Swiss Journal of Geosciences* 102, 489-504.
- Berger J.-P. 2011 : Du bassin molassique au fossé rhénan: évolution des paléoenvironnements dans un avant-pays dynamique. *Géochronique, Magazine des Géosciences*, 117, 44-49.
- Bernor R. L., Tobien H. & Woodburne M. O. 1989 : Patterns of Old World hipparionine evolutionary diversification and biogeographic extension. In: Lindsay E., Fahlbusch V. & Mein P. (Éd.). *Topics on European Mammalian Chronology*. New York (Plenum), 263-319.
- Bernor R. L., Mittmann H.-W. & Rögl F. 1993 : Systematics and Chronology of the Götzendorf «Hipparion» (Late Miocene, Pannonian F, Vienna Basin). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 95, 101-120.



## Les grands mammifères de Charmoille

- Bernor R. L., Tobien H., Hayek L.-A. C. & Mittmann H.-W. 1997 : *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). *Andrias* 10, 231 p.
- Braillard L. 2006 : Morphogenèse des vallées sèches du Jura tabulaire d'Ajoie (Suisse) : rôle de la fracturation et étude des remplissages quaternaires. Thèse de doctorat de l'université de Fribourg, *GeoFocus* 14, 224 p.
- Costeur L. 2009 : Preliminary overview of regional endemism in European Neogene ungulates. *Bulletin de la Société géologique de France* 180, 17-25.
- Diebold P., Laubscher H.-P., Schneider A. & Tschopp R. 1963 : Levé géologique de la feuille 1085 Saint-Ursanne. *Atlas géologique de la Suisse au 1:25 000 (40)*. Commission géologique suisse.
- Dong W., Liu J. & Pan Y. 2003 : A new *Euprox* from the Late Miocene of Yuanmou, Yunnan Province, China, with interpretation of its paleoenvironment. *Chinese Science Bulletin* 48, 485-491.
- Eisenmann V., Alberdi M. T., De Giuli C. & Staesche U. 1988 : *Studying fossil horses. Collected papers after the «New York International Hipparion Conference, 1981»*. Volume I: Methodology, 1-78.
- Engesser, B. and Mödden, C. 1997 : A new version of the biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocene, Agenian) of Switzerland and Savoy on the basis of fossil mammals. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. (Éd.). *Actes du congrès BiochroM'97. Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier* 21, 581-590.
- Evander R. L. 2004 : A revised dental nomenclature for fossil horses. *Bulletin American Museum of Natural History* 285, 209-20108.
- Fuss J., Prieto J. & Böhme M. 2015 : Revision of the bovid *Miotragocerus monacensis* Stromer, 1928 (Mammalia, Bovidae) at the Middle to Late Miocene transition in Central Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 276, 229-265.
- Gentry A. W., Rössner G. E. & Heizmann E. P. J. 1999 : Suborder Ruminantia. In: Rössner G. E. & Heissig K. (Éd.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 225-258.
- Greppin J. B. 1855 : Notes géologiques sur les terrains modernes, quaternaires et tertiaires du Jura bernois et en particulier du Val de Delémont. Compléments aux notes géologiques. *Neue Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 14, 52 p.
- Guérin C. 1980 : Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des laboratoires de géologie de Lyon* 79, 1-1185.
- Heissig K. 1969 : Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften N. F.* 138, 133 p.
- Heissig K. 1999 : Family Rhinocerotidae. In: Rössner G.E. & Heissig K. (Eds.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 175-188.
- Heissig K. 1999 : Family Chalicotheriidae. In: Rössner G. E. & Heissig K. (Éd.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 189-192.
- Heissig K. 2012 : Les Rhinocerotidae. In: Peigné S & Sen S. (Éd.). *Mammifères de Sansan. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle* 203, 317-485.

- Hooker J. J. 1989 : Character polarities in early perissodactyls and their significance for Hyracotherium and infraordinal relationships. In: Prothero R. & Schoch R. M. (Éd.). *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York, 79-101.
- Hulbert R. C. 1988 : *Cormohipparion and Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) from the late Neogene of Florida. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* 33, 229-338.
- Hummel K. L. 1914 : Die Tektonik des Elsgaus (Berner Tafeljura). *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau* 20, 205-286.
- Hünemann K. A. 1989 : Die Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* Kaup 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). *Andrias* 6, 5-116.
- Huttunen K. & Göhlich U. B. 2002 : A partial skeleton of *Prodeinotherium bavaricum* (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Unterzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany). *Geobios* 35, 489-514.
- Janis C. M. 1989 : A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Palaeontology* 32, 463-481.
- Jiménez-Hidalgo E. & Carranza-Castañeda O. 2010 : Blancan camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, Central Mexico. *Journal of Paleontology* 84, 51-65.
- Kälin D. 1993 : *Stratigraphie und Säugetierfaunen der oberen Süsswassermolasse der Nordwestschweiz*. Thèse inédite de l'université de Zurich, 238 p.
- Kälin D. 1997 : Litho- und Biostratigraphie der mittel- bis obermiozänen Bois de Raube-Formation (Nordwestschweiz). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 90, 97-114.
- Koby F.-E. 1955 : Aperçu sur les mammifères tertiaires et quaternaires des environs de Porrentruy. In : Société jurassienne d'Émulation (Éd.). *Recueil d'études et de travaux scientifiques. 135<sup>e</sup> session de la Société helvétique des sciences naturelles*. Porrentruy, 81-111.
- Krijgsman W., Garcès M., Langereis C. G., Daams R., Dam J. van, Meulen A. J. van der, Agustí J. & Cabrera L. 1996 : A new chronology for the middle to late Miocene continental record in Spain. *Earth and Planetary Science Letters* 142, 367-380.
- Laubscher H.-P. 1963 : Notice explicative de la feuille 1085 Saint-Ursanne. *Atlas géologique de la Suisse au 1:25 000 (40)*. Commission géologique suisse.
- Liniger H. 1925 : Geologie des Delsberger Beckens und der Umgebung von Movelier. *Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz* 55.
- Liniger H. 1964 : Beziehungen zwischen Pliozän und Juraufaltung in der Ajoie. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 57, 75-90.
- Lourens L., Hilgen F., Shackleton N. J., Laskar J. & Wilson D. 2004 : The Neogene period. In : Gradstein F.M., Ogg, J.G. & Smith, A.G. (Éd.). *A geological time scale*. Cambridge University Press, Cambridge, 409-440.
- MacFadden B. J. 1992 : *Fossil horses. Systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, Madrid.
- Maridet O. & Costeur L. 2010 : Diversity trends in Neogene European ungulates and rodents: large-scale comparisons and perspectives. *Naturwissenschaften* 97, 161-172.
- Mein P. 1999 : European Miocene Mammal Biochronology. In : Rössner G. E. & Heissig K. (Éd.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 25-38.

## *Les grands mammifères de Charmoille*

- Rollier L. 1898 : Deuxième supplément à la description géologique de la partie jurassienne de la feuille VII de la carte géologique de la Suisse au 1/100 000. *Matériaux pour la carte géologique de la Suisse* 8.
- Schäfer H. 1961 : Die pontische Säugetierfauna von Charmoille (Jura bernois). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 54, 559-566.
- Schäfer H. & Zapfe H. 1971 : *Chalicotherium grande* Blainv. und *Chalicotherium goldfussi* Kaup. Odontologische und osteologische Unterschiede. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 81, 157-199.
- Stehlin H. G. 1914 : Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 25, 170-193.
- Stehlin H. G. 1928 : Bemerkungen über die Hirsche von Steinheim am Aalbuch, *Eclogae Geologicae Helvetiae* 21, 245-256.
- Steininger F.F. 1999 : Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene « European Land Mammal Mega-Zones (ELMMZ) » and the Miocene « Mammal-Zones (MN-Zones) ». In : Rössner G.E. & Heissig K. (Eds.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 9-24.
- Whybrow P. J. & Andrews P. 2000 : Response of Old World terrestrial vertebrate biotas to Neogene climate change. The last 145 Millions years. In : Cluver S. J. & Rawson P. F. (Éd.). *Biotic response to global change*. Cambridge University Press, Cambridge, 350-398.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. & Billups K. 2001 : Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686-693.



## Annexe 1

Liste des localités d'Europe occidentale où sont enregistrées les espèces de périssodactyles: *Lartetotherium sansaniense*, *Aceratherium incisivum*, *Hippotherium primigenium* et *Chalicotherium goldfussi* (d'après Maridet & Costeur 2010). Abréviations: AT (Autriche), CH (Suisse), DE (Allemagne), ES (Espagne), FR (France), PT (Portugal).

| Biozones | Localités                      | <i>Lartetotherium<br/>sansaniense</i> | <i>Aceratherium<br/>incisivum</i> | <i>Hippotherium<br/>primigenius</i> | <i>Chalicotherium<br/>goldfussi</i> |
|----------|--------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| MN6      | Derching (DE)                  | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Fuensaldaña (ES)               | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Manchones (ES)                 | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Paracuellos 3 (ES)             | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Paracuellos 5 (ES)             | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Póvoa de Santarém (PT)         | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Sansan (FR)                    | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Stätzling (DE)                 | X                                     |                                   |                                     |                                     |
| MN7/8    | Arroyo del Val 4 (ES)          | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Brihuega (ES)                  | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Can Almirall (ES)              | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Can Mata 1 (ES)                | X                                     |                                   |                                     | X                                   |
|          | Coca (ES)                      | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Cerro del Otero (ES)           | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Fuensaldaña (ES)               | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Gratkorn (AT)                  |                                       |                                   |                                     | X                                   |
|          | La Grive (FR)                  | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Massenhausen (DE)              | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Sant Quirze (ES)               | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Steinheim (DE)                 | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Villefranche d'Astarac (FR)    | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          |                                |                                       |                                   |                                     |                                     |
| Biozones | Localités                      | <i>Lartetotherium<br/>sansaniense</i> | <i>Aceratherium<br/>incisivum</i> | <i>Hippotherium<br/>primigenius</i> | <i>Chalicotherium<br/>goldfussi</i> |
| MN9      | Aveiras de Baixo (PT)          |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|          | Budenheim (DE)                 |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|          | Can Casablanca (ES)            |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|          | Can Gabarro (ES)               | X                                     | X                                 |                                     |                                     |
|          | Can Llobateres (ES)            | X                                     | X                                 | X                                   |                                     |
|          | Can Ponsic (ES)                | X                                     | X                                 |                                     |                                     |
|          | Cendejas de la Torre (ES)      | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Charmoille (CH)                | X                                     | X                                 | X                                   | X                                   |
|          | Das (ES)                       |                                       |                                   |                                     | X                                   |
|          | Douc-la-Fontaine (FR)          |                                       | X                                 | X                                   |                                     |
|          | Ebingen (DE)                   |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|          | El Firal (ES)                  |                                       |                                   | X                                   | X                                   |
|          | Eppelsheim (DE)                |                                       | X                                 | X                                   | X                                   |
|          | Esselborn (DE)                 |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|          | Fuensaldaña (ES)               | X                                     |                                   |                                     |                                     |
|          | Gaiselberg (AT)                |                                       | X                                 | X                                   | X                                   |
|          | Götzendorf/Sandberg (AT)       |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|          | Höwenegg im Hegau (DE)         |                                       | X                                 | X                                   | X                                   |
|          | Kettenheim (DE)                |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|          | Los Valles de Fuentidueña (ES) |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|          | Lugnez (CH)                    |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|          | Mariathal (AT)                 |                                       |                                   | X                                   | X                                   |
|          | Melchingen (DE)                |                                       | X                                 | X                                   |                                     |

## Les grands mammifères de Charmoille

|  |                            |   |   |   |   |
|--|----------------------------|---|---|---|---|
|  | Nombrevilla (ES)           | X |   |   |   |
|  | Noyant-sous-le-Lude (FR)   |   |   | X |   |
|  | Oppenheim (DE)             |   | X |   |   |
|  | Pedregueras 1A (ES)        |   | X |   |   |
|  | Relea (ES)                 | X |   |   |   |
|  | Saint-Jean-de-Bournay (FR) |   | X | X |   |
|  | Salmendigen (DE)           |   | X |   |   |
|  | Sant Père de Ribes (ES)    | X |   |   |   |
|  | Sceaux-d'Anjou (FR)        |   | X | X |   |
|  | Trie-sur-Baïse (FR)        |   | X |   |   |
|  | Santiga (ES)               |   | X |   |   |
|  | Vösendorf (AT)             |   | X | X |   |
|  | Westhofen (DE)             |   | X | X | X |
|  | Wien-Belvedere (AT)        |   | X |   |   |
|  | Wissberg (DE)              | X | X | X | X |
|  | Wolfsheim (DE)             |   |   | X |   |

| Biozones    | Localités                          | <i>Lartetotherium<br/>sansaniense</i> | <i>Aceratherium<br/>incisivum</i> | <i>Hippotherium<br/>primigenius</i> | <i>Chalicotherium<br/>goldfussi</i> |
|-------------|------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| <b>MN10</b> | Ambérieu 1 (FR)                    |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Azambujeira sup. (PT)              |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Can Trullas (ES)                   |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Can Barba (ES)                     |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Can Casablanques 2 (ES)            |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Can Perellada (ES)                 |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Croix-Rousse (FR)                  |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | La Roma 2-R2 (ES)                  |                                       | X                                 | X                                   |                                     |
|             | La Tarumba (ES)                    |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Masia del Barbo IIA (ES)           |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Masia del Barbo IIB (ES)           |                                       | X                                 | X                                   |                                     |
|             | Montredon (FR)                     |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Orignac (FR)                       |                                       |                                   |                                     | X                                   |
|             | Priay A (FR)                       |                                       | X                                 | X                                   |                                     |
|             | Puy Courmy (FR)                    |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Sabadell (ES)                      |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Saint-Fons (FR)                    |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Sermenaz- Bas Neyron (FR)          |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Soblay (FR)                        |                                       | X                                 |                                     | X                                   |
|             | Terrassa (ES)                      |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Vienne (FR)                        |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Viladecavalls (ES)                 |                                       | X                                 |                                     |                                     |
| <b>MN11</b> | Ambérieu 3 (FR)                    |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Crevillente 1 (ES)                 |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Dorn-Dürkheim (DE)                 |                                       | X                                 | X                                   | X                                   |
|             | La Cantera (ES)                    |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Piera (ES)                         |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Puente Minero (ES)                 |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Weisenau (DE)                      |                                       |                                   |                                     |                                     |
| <b>MN12</b> | Aljezar B (ES)                     |                                       |                                   | X                                   |                                     |
|             | Aubignas 2 (FR)                    |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Concud « Cerro de la Garita » (ES) |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Concud « Las Pedrizas » (ES)       |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Cucuron (FR)                       |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Los Mansuetos (ES)                 |                                       | X                                 |                                     |                                     |
|             | Salobral (ES)                      |                                       | X                                 |                                     |                                     |

