

LES GANGAS (AVES, COLUMBIFORMES, PTEROCLIDAE) DU PALEOGENE ET DU MIOCENE INFERIEUR DE FRANCE

par

Cécile MOURER-CHAUVIRÉ *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	74
Introduction	74
Systematique	75
Principaux caractères ostéologiques des os des membres chez les Ptéroclidés actuels	75
Description des genres <i>Archaeoganga</i> MOURER-CHAUVIRÉ et <i>Leptoganga</i> nov. gen. et comparaison avec les formes actuelles	75
<i>Archaeoganga</i> MOURER-CHAUVIRÉ	83
<i>Archaeoganga pinguis</i> MOURER-CHAUVIRÉ	83
<i>Archaeoganga larvatus</i> (MILNE-EDWARDS)	85
<i>Archaeoganga validus</i> (MILNE-EDWARDS)	86
Remarques sur l'âge des trois espèces d' <i>Archaeoganga</i>	87
<i>Leptoganga</i> nov. gen.	87
<i>Leptoganga sepultus</i> (MILNE-EDWARDS)	88
Estimation du poids des trois espèces d' <i>Archaeoganga</i> et de <i>Leptoganga sepultus</i>	89
Signification écologique	90
Remarques sur l'évolution des Ptéroclidés	91
Remerciements	95
Liste du matériel de comparaison examiné	96
Bibliographie	96
Planches	

* "Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie de l'Université Claude Bernard - Lyon I", associé au CNRS (URA 11), 27-43 Boul. du 11 novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

Mots-clés: Quercy, Saint-Gérard-le-Puy, Paulhiac, Oiseaux, Ptéroclidés, Nouveaux taxons, Eocène supérieur, Oligocène, Miocène inférieur, Paléoécologie, Evolution.

Key-words: Quercy, Saint-Gérard-le-Puy, Paulhiac, Birds, Sandgrouse, New taxa, Upper Eocene, Oligocene, Lower Miocene, Paleoecology, Evolution.

RESUME

Les deux espèces de gangas du Quercy, *Pterocles validus* MILNE-EDWARDS et *P. larvatus* MILNE-EDWARDS, sont attribuées au genre *Archaeoganga* MOURER-CHAUVIRÉ qui comporte une troisième espèce, de très grande taille, *A. pinguis*. Le ganga de Saint-Gérard-le-Puy, *Pterocles sepultus* MILNE-EDWARDS, est attribué à un genre nouveau, *Leptoganga*. Cette espèce apparaît dans l'Oligocène supérieur du Quercy, au Pech Desse et au Pech du Fraysse, et se poursuit dans le Miocène inférieur de Saint-Gérard-le-Puy et de Paulhiac. Les gangas actuels vivent dans des milieux semi-désertiques et désertiques. Les données fournies par les faunes de mammifères et d'oiseaux confirment que, dans les gisements où des gangas ont été identifiés, le paléoenvironnement était très ouvert et aride. L'étude des formes fossiles montre qu'à l'Eocène supérieur les Pteroclidés étaient déjà complètement individualisés par rapport aux Charadriiformes.

ABSTRACT

The two species of Sandgrouse from Quercy, *Pterocles validus* MILNE-EDWARDS and *P. larvatus* MILNE-EDWARDS, are ascribed to the genus *Archaeoganga* MOURER-CHAUVIRÉ which includes a third, very large species, *A. pinguis*. The Sandgrouse of Saint-Gérard-le-Puy, *Pterocles sepultus* MILNE-EDWARDS, is ascribed to a new genus, *Leptoganga*. This form appears in the Upper Oligocene of Quercy, in Pech Desse and Pech du Fraysse localities, and is still present in the Lower Miocene of Saint-Gérard-le-Puy and Paulhiac. Recent Sandgrouse live in semidesert or desert areas. The indications provided by mammal and bird faunas in the localities where sandgrouse were found, confirm that the paleoenvironment was open and arid. The morphological study of these fossils indicates that, in the Upper Eocene, the Pteroclididae were already completely individualized with respect to Charadriiformes.

INTRODUCTION

Les gangas sont des oiseaux adaptés à la vie dans les régions arides. Ils comportent actuellement deux genres, *Pterocles*, qui vit dans les régions semi-désertiques chaudes d'Afrique et du Sud de l'Eurasie, et *Syrrhaptes* qui vit dans les steppes arénacées salées et les hautes montagnes d'Asie centrale. A l'état fossile ils ont été signalés uniquement dans le Paléogène des Phosphorites du Quercy (Milne-Edwards 1892), le Miocène inférieur de Saint-Gérard-le-Puy (Milne-Edwards 1867-71), le Pliocène de Mongolie (Kurochkin, 1982, 1985) et dans quelques gisements pléistocènes (Brodkorb, 1971).

Les trois espèces décrites par Milne-Edwards à Saint-Gérard-le-Puy et dans les Phosphorites du Quercy avaient été placées dans le genre actuel *Pterocles*. La révision du matériel conservé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris permet de montrer que les deux espèces du Quercy, *P. validus* et *P. larvatus*, appartiennent à un genre éteint, *Archaeoganga*, récemment décrit pour une troisième espèce, *A. pinguis*, de taille très supérieure (Mourer-Chauviré 1992a). L'espèce *P. sepultus*, du Miocène inférieur de Saint-Gérard-le-Puy, est attribuée à un autre genre

nouveau, *Leptoganga*. Cette espèce existe en outre dans l'Oligocène supérieur des Phosphorites du Quercy et le Miocène inférieur de Paulhiac.

SYSTEMATIQUE

Ordre COLUMBIFORMES (LATHAM, 1790)

Famille PTEROCLIDAE BONAPARTE, 1831

PRINCIPAUX CARACTERES OSTEOLOGIQUES DES OS DES MEMBRES CHEZ LES PTEROCLIDES ACTUELS

Dans l'ensemble les os des membres des Ptéroclidés ressemblent beaucoup à ceux des Columbидés mais il existe de grandes différences dans le tarsométatarse et le tibiotarse. Le tarsométatarse est très court et très robuste, surtout dans le genre *Pterocles*. L'extrémité proximale est à peine plus large que la diaphyse et a une forme triangulaire. Les crêtes de l'hypotarse sont massives et très peu saillantes sur la face postérieure (voir plus loin, fig. 3, et pl. 3, fig. i-1). Les trochlées digitales sont larges, courtes, et disposées selon une ligne très peu arquée. Le doigt I, très réduit chez *Pterocles*, est absent chez *Syrrhaptés*; la facette métatarsienne de ce doigt est à peine visible chez *Pterocles*. A l'extrémité distale du tibiotarse la coulisse tendineuse est peu profonde et le pont supratendineux très étroit. Les deux condyles sont soudés sur la face antérieure et la fosse intercondylienne antérieure est absente (voir plus loin, fig. 2).

Le coracoïde diffère de celui des Columbидés par sa forme plus courte et plus élargie à sa partie inférieure. La facette scapulaire, superficielle chez les Columbидés, est fortement concave chez les Ptéroclidés et présente une forme légèrement triangulaire, surtout chez *Pterocles* (pl. 1, fig. o-p). L'acrocoracoïde est fortement recourbé du côté interne et inférieur.

L'humérus ressemble beaucoup à celui des Columbидés mais il en diffère par de nombreux petits caractères, en particulier la présence d'un tubercule situé sur la face anconale, en dessous de la tête humérale (voir plus loin, fig. 1). L'attachement pectoral est très développé et, à la partie distale, l'entépicondyle est très saillant. L'ulna est plus aplatie sur sa face interne chez les Ptéroclidés que chez les Columbидés et son olécrâne est plus saillant. Sur le carpométacarpe, la partie proximale est proportionnellement beaucoup plus importante chez les Ptéroclidés que chez les Columbидés et la tubérosité intermétacarpienne plus marquée. Enfin sur le fémur le trochanter est plus saillant.

DESCRIPTION DES GENRES *ARCHAEOGANGA* MOURER-CHAUVIRÉ ET *LEPTOGANGA* NOV. GEN. ET COMPARAISON AVEC LES FORMES ACTUELLES

La liste des différents éléments du squelette connus chez les différentes espèces fossiles est résumée dans le tableau 1.

	<i>A. pinguis</i>	<i>A. larvatus</i>	<i>A. validus</i>	<i>L. sepultus</i>
Coracoïde	+	+	+	+
Scapula				+
Humérus		+		+
Carpométacarpe				+
Fémur				+
Tibiotarse			+	+
Tarsométatarse	+	+	+	+

Tabl. 1.— Eléments du squelette connus dans les différents taxons étudiés.

Coracoïde

(Pl. 1, fig. a-p)

Le coracoïde des gangas ressemble aussi beaucoup à celui des outardes (Ralliformes, Otididae) et, en raison de leur grande taille, les coracoïdes d'*A. validus* et d'*A. pinguis* avaient tout d'abord été attribués à des Otididés. Cependant le coracoïde des Ptéroclidés diffère de celui des Otididés par les caractères suivants: Acrocoracoïde fortement recourbé du côté interne et non saillant sur la face antérieure (peu recourbé du côté interne et saillant sur la face antérieure chez les O.); Facette scapulaire concave et de forme un peu triangulaire, allongée dans le sens médio-latéral (très concave et pratiquement circulaire chez les O.); Procoracoïde très allongé et recourbé vers le haut (moins allongé et dirigé perpendiculairement à l'axe de la diaphyse chez les O.); Pas de fenêtre coracoïdienne (fenêtre subsistant sous la forme d'une échancrure sur le bord interne chez les O.); Attachement du muscle coraco-brachialis formant un tubercule du côté externe de la face postérieure (formant une ligne un peu ondulée, orientée perpendiculairement à l'axe de la diaphyse chez les O.); Présence de foramens pneumatiques sur la face postérieure, au dessus de la facette sternale, dans l'impression sterno-coracoïdale, ou sur le processus sterno-coracoïdal (pas de foramens pneumatiques sur la face postérieure au dessus de la facette sternale chez les O.); Processus sterno-coracoïdal se terminant par une pointe (en forme de languette plus ou moins arrondie à son extrémité chez les O.).

Les coracoïdes d'*Archaeoganga* et de *Leptoganga* présentent bien les caractères des Ptéroclidés et ne peuvent pas être attribués à des Otididés. L'acrocoracoïde est fortement recourbé du côté interne et présente un petit orifice pneumatique qui s'ouvre au fond de la courbure. La facette scapulaire est concave et très fortement marquée. Sa forme est plus circulaire que chez les Ptéroclidés actuels mais moins que chez les Otididés. Le procoracoïde est toujours incomplètement conservé mais on peut voir qu'il était très étroit à la base et dirigé vers le haut. Il existe des foramens pneumatiques au dessus de la facette sternale.

Les coracoïdes d'*Archaeoganga* diffèrent de ceux des Ptéroclidés actuels parce que leur diaphyse est plus allongée (pl. 1, fig. a-h). Chez les Ptéroclidés actuels la diaphyse commence à s'évaser en direction de la partie sternale juste en dessous de la

facette scapulaire et de l'insertion du procoracoïde, ce qui donne à la partie inférieure de l'os une forme triangulaire (pl. 1, fig. o-p). Chez *Archaeoganga*, en dessous de la facette scapulaire, les deux bords interne et externe de la diaphyse sont parallèles sur une certaine distance, et s'évasent seulement à partir du milieu de l'os. Le procoracoïde est proportionnellement plus étroit à la base chez *Archaeoganga*. Le processus sternocoracoïdéal n'est conservé sur aucun exemplaire et il n'est donc pas possible de connaître sa forme. Le coracoïde d'*Archaeoganga* est moins spécialisé que celui des Ptéroclidés actuels.

Le coracoïde de *Leptoganga* présente une forme intermédiaire entre celui d'*Archaeoganga* et celui des Ptéroclidés actuels (pl. 1, fig. i-n). La diaphyse est plus allongée que celle de *Pterocles*, et beaucoup plus que celle de *Syrrhaptés*, mais moins que celle d'*Archaeoganga*. Le procoracoïde est très étroit à la base, comme chez *Archaeoganga*, alors qu'il est plus large chez les Ptéroclidés actuels. Le tubercule d'insertion du muscle coracobrachialis est situé à peu près à mi-distance entre la facette scapulaire et la facette sternale, comme dans le genre actuel *Pterocles*, alors qu'il est situé plus près de la facette sternale chez *Archaeoganga*, et plus près de la facette scapulaire chez *Syrrhaptés*. En dessous de la facette scapulaire la diaphyse est proportionnellement plus étroite chez *Leptoganga* que chez les Ptéroclidés actuels.

Scapula

(Pl. 1, fig. q-s)

La scapula est connue chez *L. sepultus*. La scapula des Ptéroclidés est très caractéristique car elle présente un acromion très pointu. Le tubercule d'articulation avec le coracoïde est bien développé, ce qui correspond à la facette scapulaire du coracoïde. Ce tubercule est assez globuleux chez *Leptoganga* tandis que chez les Ptéroclidés actuels il est un peu plus aplati dans le sens dorso-ventral.

Humérus

(Fig. 1; pl. 2, fig. a-f)

L'humérus des Ptéroclidés ressemble très fortement à celui des Columbides, cependant des caractères morphologiques différentiels ont été indiqués par Cassoli (1972). L'humérus d'*Archaeoganga* est connu seulement chez *A. larvatus*. Il frappe tout d'abord par son aspect gracile; il est en effet plus grêle que celui des petites espèces de Ptéroclidés actuels (*P. alchata*, *S. paradoxus*) mais certains individus de *P. orientalis* ont un indice de robustesse comparable. Cependant, chez les Ptéroclidés actuels, la diaphyse est très massive au-dessus de la partie distale et elle se rétrécit progressivement pour atteindre son minimum au milieu de la longueur totale de l'os, tandis que chez *Archaeoganga* elle se rétrécit tout de suite au-dessus de la partie distale. L'humérus d'*Archaeoganga* diffère également de celui des Ptéroclidés actuels par sa forme plus sinueuse.

Chez les Ptéroclidés actuels le sillon capital, qui sépare la tête humérale de la tubérosité interne, est interrompu du côté externe par une crête qui relie la crête médiane

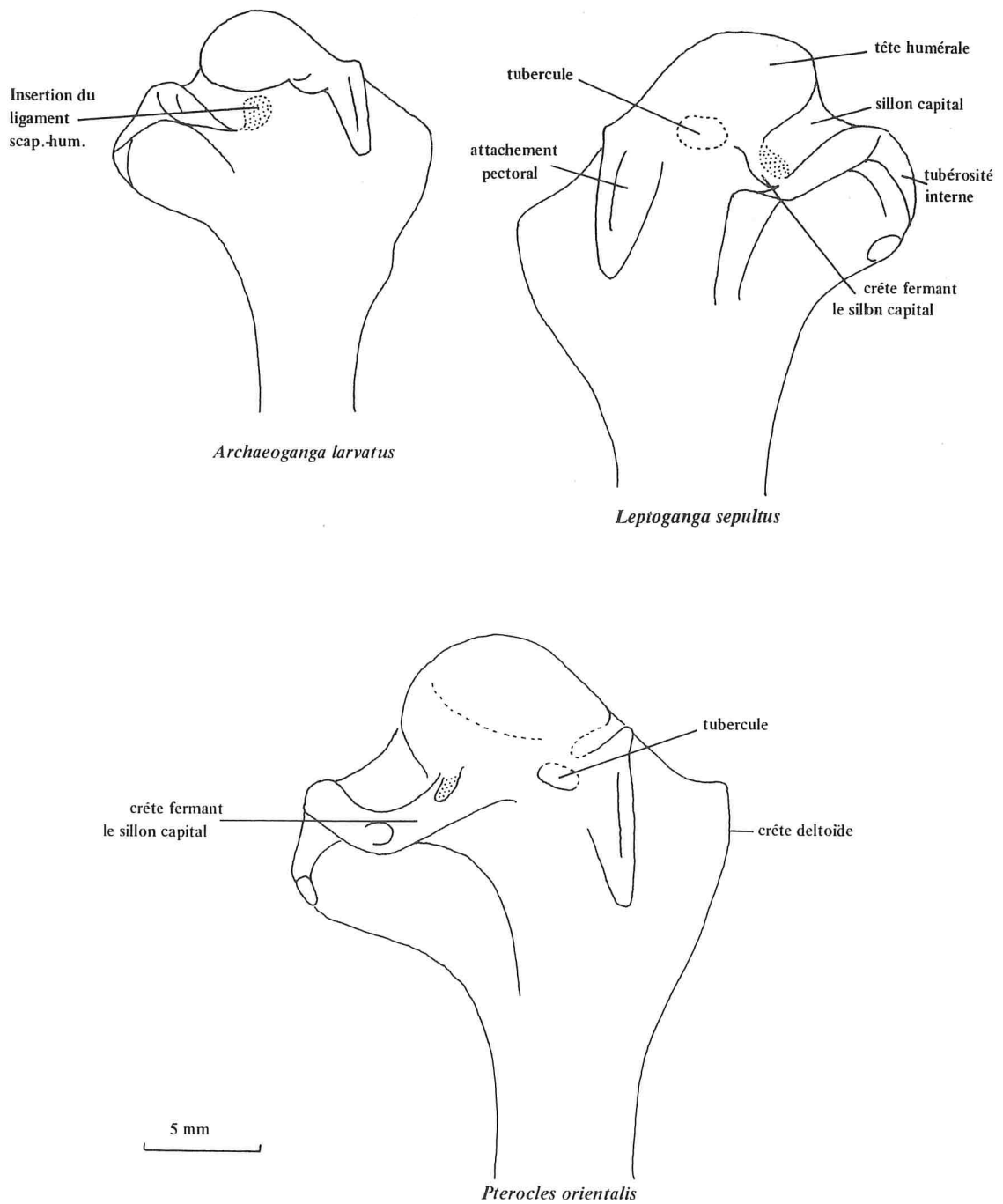


Fig. 1.— Schéma de l'humérus, partie proximale, face anconale, montrant les différences entre les genres éteints *Archaeoganga* et *Leptoganga* et le genre actuel *Pterocles*. *Archaeoganga larvatus*, n° Q.D. 126; *Leptoganga sepultus*, n° SG 9326; *Pterocles orientalis*, Lyon 235-2. Echelle: 5 mm.

à la tête humérale (fig. 1). A l'extrémité de cette crête se trouve un tubercule, situé en dessous de la tête humérale, à peu près à mi-distance entre la crête médiane et l'attachement pectoral. Ce tubercule est plus ou moins développé selon les individus dans le genre *Pterocles* et il est bien marqué dans le genre *Syrrhaptès*. Chez *Archaeoganga* cette crête n'existe pas et le sillon capital se poursuit sans interruption sur la face anconale. On peut voir simplement, entre la crête médiane et la tête humérale, une surface d'insertion pour le ligament scapulo-huméral (Ballmann & Adrover 1970), mais cette surface d'insertion ne forme pas un relief. Il existe un petit renflement à la base de la tête humérale, du côté interne de l'attachement pectoral, mais ce renflement ne constitue pas un tubercule individualisé. L'attachement pectoral, situé en dessous de la tubérosité externe, est très saillant mais peu allongé chez *Archaeoganga* tandis qu'il est un peu moins saillant mais très allongé chez les Ptéroclidés actuels. Enfin la tête humérale est plus allongée dans le sens proximo-distal chez les formes actuelles. Sur la face palmaire, à la partie proximale, la surface bicipitale est beaucoup plus courte dans le sens proximo-distal chez *Archaeoganga* que chez les Ptéroclidés actuels (pl. 2, fig. a-b).

A la partie distale, chez *Archaeoganga* comme chez *Leptoganga*, la surface d'attachement du ligament articulaire antérieur est assez courte et sa base est située au niveau du condyle interne alors que chez les Ptéroclidés actuels elle est beaucoup plus allongée et sa base est située moins distalement, c'est à dire nettement au dessus du condyle interne. En outre, Gaillard (1908) indique que la proéminence ectépicondylienne est plus saillante chez *Archaeoganga* que chez les Ptéroclidés actuels ce qui est exact dans la plupart des cas, cependant le développement de cette proéminence peut être assez variable dans le genre *Pterocles*. Elle est également bien développée chez *Leptoganga*.

L'humérus de *Leptoganga* est beaucoup plus proche de celui des Ptéroclidés actuels. Sa diaphyse est plus robuste, en particulier dans la partie située au dessus de l'extrémité distale. Il existe une crête qui interrompt le sillon capital et relie la base de la crête médiane à la tête humérale, mais cette crête est moins marquée que chez les actuels (fig. 1). Il existe également un tubercule en dessous de la tête humérale. Enfin la tête humérale est très allongée dans le sens proximo-distal et l'attachement pectoral est très allongé, comme chez les Ptéroclidés actuels. En revanche, sur la face palmaire, la surface bicipitale est à peu près semblable à celle d'*Archaeoganga* et donc plus courte que celle des actuels.

Carpométacarpe

(Pl. 3, fig. p-q)

Connu uniquement chez *L. sepultus*, il est à peu près de même taille que celui de *P. orientalis*. Il en diffère par sa partie proximale beaucoup moins massive, son métacarpien majeur beaucoup plus mince, son métacarpien alulaire moins allongé dans le sens proximo-distal et moins redressé vers le haut, et son apophyse intermétacarpienne moins développée.

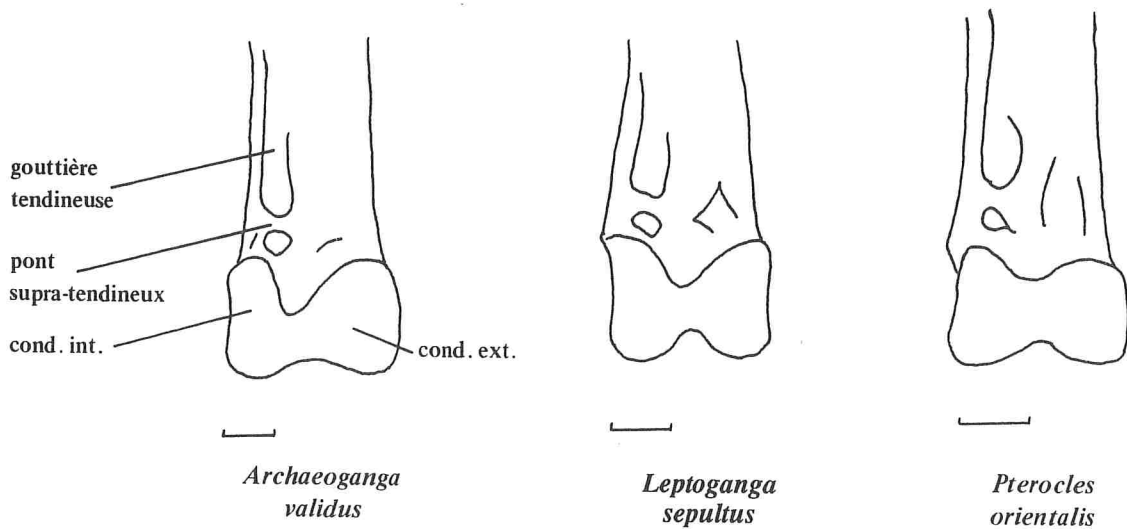


Fig. 2.— Schéma du tibiotarse, partie distale, face antérieure, montrant les différences entre les genres éteints *Archaeoganga* et *Leptoganga* et le genre actuel *Pterocles*. *Archaeoganga validus*, d'après la pièce n° P.Q. 1062, moulage du n° 38 du Muséum de Munich; *Leptoganga sepultus*, n° FSL 444223; *Pterocles orientalis*, Lyon 235-1. Echelle: 2 mm.

Fémur

(Pl. 2, fig. i-k)

Connu aussi uniquement chez *L. sepultus*, il présente bien le caractère principal des Ptéroclidés, qui est la forme du trochanter très saillante vers le haut. Par rapport à *P. orientalis*, la tête du fémur est un peu plus réduite.

Tibiotarse

(Fig. 2; pl. 2, fig. l-q)

Le tibiotarse d'*Archaeoganga* est connu seulement par un moulage de partie distale et par la figuration qu'a donnée Gaillard (1908) de l'original. Chez les Ptéroclidés actuels cet os est très caractéristique parce que son extrémité distale est comprimée latéralement et que, sur la face antérieure, les deux condyles sont soudés et la fosse intercondylienne antérieure a disparu; il subsiste juste à sa place un sillon vertical faiblement marqué. La gouttière tendineuse est étroite et peu profonde et son orifice distal est très petit. Chez *Pterocles* le pont supratendineux est presque horizontal et situé près des condyles. Chez *Syrrhaptés* il est proportionnellement plus étroit, plus oblique et la distance qui le sépare des condyles est plus élevée. Chez *Pterocles* le condyle interne est plus allongé en direction proximale que le condyle externe. Chez *Archaeoganga* les condyles sont encore incomplètement soudés et la fosse intercondylienne antérieure est encore visible. Les deux condyles ont la même longueur (fig. 2).

Chez *Leptoganga* la forme de l'extrémité distale se rapproche beaucoup de celle du genre actuel *Pterocles*. La fusion des deux condyles est plus avancée que chez *Archaeoganga*, mais pas aussi poussée que dans les formes actuelles. La ligne dessinée par le sommet des condyles a une forme de V évasée, et les deux condyles sont pratiquement de la même longueur (pl. 2, fig. l-q).

Os sésamoïde intertarsien

(Pl. 3, fig. m-o)

Le cartilage tibial, tel qu'il est décrit par Cracraft (1971) pour *Columba livia*, est entièrement ossifié chez les Ptéroclidés actuels. Il se présente comme un os de forme à peu près rectangulaire, incurvé, présentant deux gouttières sur sa face postérieure, et perforé dans le sens proximo-distal par trois canaux. On peut le désigner sous le nom d'os sésamoïde intertarsien (Baumel 1979). A sa partie distale il s'insère sur une facette articulaire située sur la surface proximale du tarsométatarse, entre les cotyles et l'hypotarse et ses canaux se situent dans le prolongement des gouttières délimitées par les crêtes de l'hypotarse.

Ce cartilage tibial ossifié existait déjà chez les Ptéroclidés fossiles car les tarsométatarses d'*Archaeoganga* et de *Leptoganga* présentent cette facette articulaire et un fragment de cet os a été trouvé dans le matériel de Paulhiac.

Tarsométatarse

(Fig. 3; pl. 3, fig. a-l)

Le tarsométatarse des Ptéroclidés actuels est court et massif, avec des trochlées disposées selon une ligne très peu arquée (pl. 3, fig. i-l). La surface articulaire proximale est de forme triangulaire, avec un côté antérieur, un côté interne et un côté externe. Les deux crêtes de l'hypotarse, peu saillantes vers l'arrière, sont toutes deux situées sur le côté externe de ce triangle.

Le tarsométatarse d'*Archaeoganga* diffère de celui des Ptéroclidés actuels parce que sa surface articulaire proximale, triangulaire, est plus allongée vers l'arrière. Les deux cotyles sont plus concaves, séparées par une crête plus saillante et la proéminence intercotylienne est plus saillante sur la face supérieure. La crête interne de l'hypotarse est plus épaisse et elle est située au sommet du triangle et non pas du côté externe. La surface articulaire pour l'os sésamoïde intertarsien est en forme de V, déprimée en son milieu et située en arrière de la cotyle interne et de la crête intercotylienne. Chez les Ptéroclidés actuels elle a une forme plus allongée transversalement, surtout chez *Pterocles*, elle est à peine déprimée en son milieu et elle est située en arrière des deux cotyles (fig. 3). Sur la face antérieure la gouttière métatarsienne antérieure se poursuit en direction distale jusqu'à mi-parcours de la diaphyse, tandis qu'elle est beaucoup moins marquée chez les Ptéroclidés actuels. Le tarsométatarse présente une torsion chez les formes actuelles, surtout dans le genre *Syrhaptés*, c'est à dire que la ligne formée par le bord antérieur des deux cotyles proximales forme un angle par rapport à la face antérieure de la diaphyse, la cotyle interne se situant plus en avant que l'externe. Cette

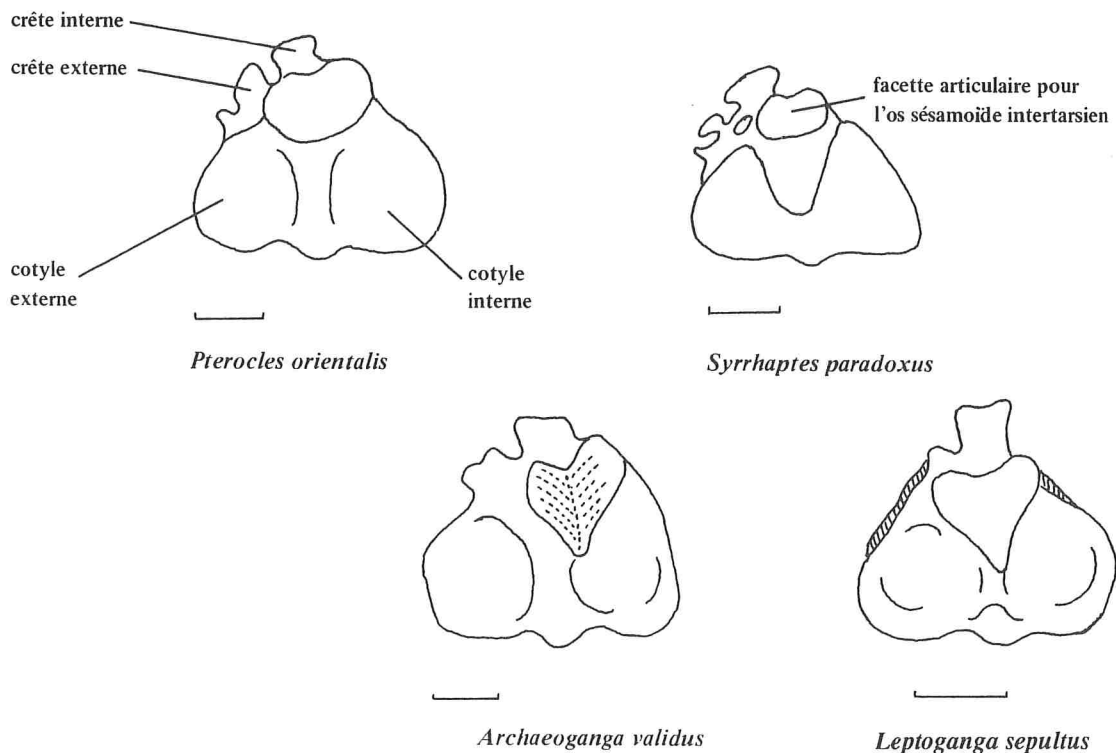


Fig. 3.— Schéma du tarsométatarse, face supérieure, montrant les différences entre les genres actuels *Pterocles* et *Syrrhaptus*, et les genres éteints *Archaeoganga* et *Leptoganga*. *Pterocles orientalis*, Lyon 235-2; *Syrrhaptus paradoxus*, Lyon 236-11; *Archaeoganga validus*, n° QU 15848; *Leptoganga sepultus*, n° PFY 11283. Echelle: 2 mm.

torsion est beaucoup moins marquée chez *Archaeoganga*.

A la partie distale, les trochlées sont disposées selon une ligne très peu arquée. Chez *Archaeoganga* la trochlée médiane est massive, elle est nettement plus large que les trochlées latérales, tandis que chez les Ptéroclidés actuels cette différence de taille est plus faible. Chez *Archaeoganga* la trochlée interne est aussi développée que l'externe, comme chez *Pterocles*, tandis que chez *Syrrhaptus* elle est très réduite. Cette trochlée interne est très légèrement plus courte que l'externe alors que chez *Pterocles* les deux trochlées ont la même longueur et que chez *Syrrhaptus* elle est nettement plus courte. Elle est enfin faiblement rejetée en arrière, comme chez *Syrrhaptus*, tandis que chez *Pterocles* elle est fortement déplacée vers l'arrière. La facette métatarsienne pour le doigt I est située très loin de l'extrémité distale et elle est à peine visible (pl. 3, fig. a-f).

Chez *Leptoganga* on connaît un exemplaire de tarsométatarse, holotype de l'espèce *L. sepultus* et dont actuellement la partie proximale est incomplète alors qu'elle était bien conservée à l'époque où elle fut décrite par Milne-Edwards, et une partie proximale provenant du Pech du Fraysse. Selon Milne-Edwards (1869) la principale différence, par rapport aux espèces actuelles de *Pterocles*, est que l'os est proportionnellement beaucoup plus étroit au milieu que chez *P. gutturalis*, *P*

bicinctus ou *P. orientalis*. Il se distingue de *P. alchata* parce que celui-ci a des extrémités articulaires beaucoup moins fortes. On peut ajouter qu'il se distingue également des formes actuelles parce que, comme chez *Archaeoganga*, la forme de l'articulation proximale est allongée vers l'arrière, la crête interne de l'hypotarse est située au sommet du triangle et sa base est épaisse, la proéminence et la crête intercotyliennes sont bien marquées. Il diffère d'*Archaeoganga* parce que la surface articulaire pour l'os sésamoïde intertarsien est située plus dans le plan sagittal de l'os. Elle n'est pas déprimée en son milieu, son bord antérieur se prolonge par une pointe qui se situe sur la crête intercotylienne et son bord postérieur est presque continu et à peine échancré. D'autre part la crête interne de l'hypotarse est plus saillante vers l'arrière que chez *Archaeoganga* (fig. 3 et pl. 3, fig. g-h). A la partie distale, comme chez *Archaeoganga*, la trochlée médiane est massive, la trochlée interne est aussi développée et très légèrement plus courte que l'externe. La facette métatarsienne pour le doigt I est également située très loin de l'extrémité distale et elle est très peu visible (Milne-Edwards 1869, pl. 141, fig. 5-6).

ARCHAEOGANGA MOURER-CHAUVIRÉ, 1992

Espèce-type: *A. pinguis* MOURER-CHAUVIRÉ, 1992.

Autres espèces comprises dans le genre: *Pterocles validus* MILNE-EDWARDS, 1892; *Pterocles larvatus* MILNE-EDWARDS, 1892.

Distribution: Eocène supérieur à probablement Oligocène moyen, Phosphorites du Quercy, France.

Diagnose émandée: Genre comportant des formes de taille moyenne à très grande. Coracoïde avec diaphyse relativement allongée et dont les deux bords, interne et externe, sont parallèles en dessous de la facette scapulaire et s'élargissent seulement à partir du milieu de l'os; procoracoïde étroit à la base. Humérus gracile et de forme sinueuse; le sillon capital se poursuit sur la face anconale et n'est pas interrompu par une crête; attachement pectoral très saillant mais peu allongé; surface bicipitale courte; surface d'attachement du ligament articulaire antérieur courte et située au même niveau que le condyle interne. Tarsométatarse avec, à la surface articulaire proximale, des cotyles très concaves, séparées par une crête intercotylienne bien marquée; surface articulaire pour le sésamoïde intertarsien très en relief, en forme de V, avec une gouttière en son milieu et située en arrière de la cotyle interne et de la crête intercotylienne; trochlée médiane très massive.

Étymologie: *Archaeo-*, primitif, antique, et *ganga*, mot d'origine catalane désignant en français les espèces du genre *Pterocles*, nom masculin.

Archaeoganga pinguis MOURER-CHAUVIRÉ, 1992

(Pl. 1, fig. a-b; pl. 3, fig. a-b)

Holotype: MNHN Paris, QU 16960, coracoïde d. presque complet.

Matériel (provenant uniquement des anciennes collections):

	<i>A. larvatus</i>	<i>A. validus</i>	<i>A. pinguis</i>	<i>L. sepultus</i>
CORACOIDE				
Longueur interne	26,30 ± 0,71 25,8-26,8 2	37,85 ± 0,49 37,5-38,2 2	46,60 ± 2,62 45,1-49,1 4	30,55 ± 1,77 29,3-31,8 2
Largeur proximale	7,70 ± 0,28 7,5-7,9 2	9,90 ± 0,40 9,5-10,3 3	11,63 ± 0,70 10,9-12,3 3	9 — 1
Diamètre proximal	3,95 ± 0,07 3,9-4,0 2	6,20 ± 0,14 6,1-6,3 2	7,05 ± 0,21 6,9-7,2 2	— — —
Longueur fac. sternale (Longueur conservée*)	9,4* 1	14,0* 1	17,4*-18,5* 2	11,8 1
Diamètre distal	2,75 ± 0,07 2,7-2,8 2	3,65 ± 0,35 3,4-3,9 2	4,88 ± 0,21 4,6-5,1 4	3,05 ± 0,35 2,8-3,3 2
Largeur minimale de la diaphyse	3,35 ± 0,21 3,2-3,5 2	4,44 ± 0,38 4,1-5,1 5	5,64 ± 0,34 5,3-6,1 5	3,70 ± 0,16 3,5-3,9 4
Distance du sommet à la base de la fac. scap.	9,85 ± 0,07 9,8-9,9 2	14,10 ± 0,85 13,5-14,7 2	17,25 ± 0,65 16,5-18,0 4	11,75 ± 1,20 10,9-12,6 2
TARSOMETATARSE				
Longueur totale	26,9 — 1	37,83 ± 1,29 36,0-39,0 4	46,7 — 1	28,1 — 1
Largeur proximale	5,5 — 1	7,45 ± 0,37 7,2-8,0 4	9,0 env. — 1	6,00 ± 0,28 5,8-6,2 2
Diamètre proximal	5,7 — 1	8,03 ± 0,38 7,6-8,3 3	— — —	6,0 env. — 1
Largeur distale	6,2 — 1	8,58 ± 0,21 8,3-8,8 4	10,1 — 1	6,7 — 1
Diamètre distal	3,7 — 1	5,33 ± 0,15 5,2-5,5 4	5,7 — 1	4,7 — 1
Largeur diaphyse au milieu	2,9 — 1	4,48 ± 0,17 4,2-4,7 6	5,4 — 1	3,90 ± 0,14 3,8-4,0 2
Diamètre diaphyse au milieu	2,5 — 1	3,53 ± 0,18 3,2-3,7 6	4,5 — 1	— — —

Tabl. 2.— *Archaeoganga larvatus*, *validus* et *pinguis* et *Leptoganga sepultus*, dimensions des coracoïdes et des tarsométatarses, en mm. Première ligne: moyenne et écart-type. Deuxième ligne: extrêmes. Troisième ligne: nombre d'individus.

Collections MNHN Paris: Holotype; QU 15776 et 15905, cor. d. presque complets; QU 16911, cor. g. presque complet; QU 15777, cor. g., partie inf.; QU 15849, tarsomét. g. presque complet.

Horizon et localité: âge et provenance précis non connus.

Diagnose: la plus grande espèce de ce genre.

Dimensions: tableau 2.

	Longueur totale	Largeur proximale	Diamètre proximal	Largeur distale	Diamètre distal	Largeur au milieu
HUMERUS						
<i>A. larvatus</i>	42,5	14	7,2	8,6	5,3	3,8
	1	1	1	1	1	1
<i>L. sepultus</i>	51,27 ± 1,55	16,90 ± 0,56	8,60 ± 0,28	10,46 ± 0,93	6,56 ± 0,40	5,35 ± 0,44
	49,5-52,4	16,5-17,3	8,4-8,8	9,7-11,5	6,2-7,2	5,0-5,9
	3	2	2	3	3	4
CARPOMETACARPE						
<i>L. sepultus</i>	33,20 ± 1,55	4,5	9,35 ± 0,21	3,10 ± 0,14	5,15 ± 0,07	2,45 ± 0,07
	32,1-34,3	4,5-4,5	9,2-9,5	3,0-3,2	5,1-5,2	2,4-2,5
	2	2	2	2	2	2
FEMUR						
<i>L. sepultus</i>	—	9,2	5,7	—	—	3,7
	—	1	1	—	—	1
TIBIOTARSE						
<i>A. validus</i>	—	—	—	6,6	7,3	4,6
(moulage)	—	—	—	1	1	1
<i>L. sepultus</i>	—	—	—	5,75 ± 0,36	6,19 ± 0,34	3,37 ± 0,15
	—	—	—	5,2-6,4	5,9-6,9	3,2-3,5
	—	—	—	7	7	3

Tabl. 3.— *Archaeoganga larvatus* et *validus* et *Leptoganga sepultus*, dimensions des humérus, carpométacarpes, fémurs et tibiotalarses, en mm. Pour les lignes, cf. tableau 2.

***Archaeoganga larvatus* (MILNE-EDWARDS, 1892)**

(Pl. 1, fig. e-f; pl. 2, fig. a-b; pl. 3, fig. e-f)

Holotype: MNHN Paris, QU 15854, coracoïde g. presque complet.

Matériel (provenant uniquement des anciennes collections):

Collections MNHN Paris: Holotype; QU 17034, cor. d. presque complet; QU 17087, tarsomét. g. presque complet.

Collections MHN Bâle: Q.D. 126, hum. d. complet, figuré in Gaillard 1908, p. 93, fig. 25, et pl. V, fig. 5-8.

Collections MGHN Lyon: PQ 1061, moulage du n° Q.D. 126, humérus du MHN de Bâle.

Horizon et localité: âge et provenance précis non connus.

Diagnose donnée par Milne-Edwards (1892) pour le coracoïde (p. 71): "Cette seconde espèce de Ganga est indiquée par un seul os coracoïdien dont les dimensions sont un peu moindres que celles du même os chez le *Pterocles setarius* (*P. alchata pyrenaicus* auct.), tandis que j'ai montré que le tarso-métatarsien du *Pterocles validus* était beaucoup plus grand et plus robuste que celui de ce dernier oiseau. Ce coracoïdien est, dans son ensemble, plus trapu que chez les gangas vivants; sa facette articulaire inférieure est plus comprimée d'avant en arrière, sa surface antérieure est arrondie, sa surface postérieure est excavée et au dessus de l'articulation se voient quelques pertuis pneumatiques. L'apophyse hyosternale, qui donne attache au muscle sterno-coracoïdien est brisée. La tête de l'os est portée sur un col court et massif comme chez tous les Gangas. La fossette où est reçu le condyle de l'omoplate est profonde et disposée obliquement et l'extrémité de l'os, destinée à s'unir à la fourchette, se contourne en dedans pour former une large voûte au dessus de la poulie du pectoral profond. La surface glénoïdale qui s'articule à l'humérus est moins saillante que chez la Ganga des sables..."

Diagnose complémentaire: La plus petite espèce de ce genre.

Dimensions: tableaux 2 et 3.

Archaeoganga validus (MILNE-EDWARDS, 1892)

(Pl. 1, fig. c-d; pl. 3, fig. c-d)

Holotype: MNHN Paris, QU 15853, tarsométatarsien g. presque complet.

Matériel (provenant uniquement des anciennes collections):

Collections MNHN Paris: Holotype; QU 15848, tarsomét. d. complet; QU 15852, tarsomét. g. presque complet; QU 15850, tarsomét. d., partie prox.; QU 15851, tarsomét. g., partie dist.; QU 15774, cor. g. complet; QU 15763 et 16921, cor. g. presque complets; QU 15870 et 16925, cor. d., partie sup.

Collections MHN Bâle: Q.H. 156, tarsomét. d. complet figuré in Gaillard 1908, fig. 23, p. 90, et pl. V, fig. 1-4; Q.H. 165, tarsomét. g., partie dist.

Collections Université Claude Bernard, Lyon: FSL 330850, cor. d., partie sup.

Collections MGHN Lyon: P. Q. 1062, moulage du n° Q.H. 156, tarsomét. complet du MHN Bâle, et moulage du n° 38 du Muséum de Munich, tibiotarse g., partie dist., figuré in Gaillard 1908, fig. 24, p. 91.

Horizon et localité: âge et provenance précis non connus.

Diagnose donnée par Milne-Edwards (1892) pour le tarsométatarsien (p. 70): "Ce Ganga, dont on n'a encore trouvé qu'un seul os du pied, est notablement plus grand et plus fort que toutes les espèces actuelles... L'extrémité supérieure est à peine plus élargie que la diaphyse; les facettes glénoïdales sont plus arrondies que chez les Gangas actuels, ce qui indique des condyles du tibia plus gros; elles sont situées à la même hauteur et la

tubérosité intercondylienne s'élève au devant d'elles et ne se prolonge entre elles que sous la forme d'un bourrelet peu saillant. Le talon est en partie incomplet; je ne puis donc indiquer les caractères qu'il présente, cependant on voit encore qu'il était peu élargi. L'empreinte d'insertion du muscle tibial antérieur est très petite et immédiatement surmontée d'une dépression étroite et profonde, dans laquelle s'ouvrent les parties (pertuis) supérieurs. La diaphyse est comparativement plus massive que chez le *Pterocles gutturalis*, le *P. alchata* et le *P. arenarius* (= *orientalis*); la gouttière métatarsienne antérieure est un peu plus profonde. En arrière la crête postéro-médiane est peu saillante et la surface d'insertion du muscle fléchisseur propre du pouce est moins profonde que chez le *Pterocles alchata*. La surface articulaire du doigt postérieur est comme d'ordinaire très élevée mais peu visible. L'articulation inférieure est robuste et les poulies digitales sont disposées suivant une ligne moins arquée que chez le *Pterocles gutturalis*. La poulie médiane dépasse les deux autres et la gorge se termine en haut par une sorte de petite fossette. La trochlée externe est plus courte mais presque aussi avancée; elle est comprimée latéralement et séparée de la précédente par une échancrure assez profonde. La trochlée interne, plus petite que la précédente, est située sur un plan postérieur; elle est rejetée en arrière et sa lèvre postéro-interne se continue en une très petite saillie tuberculiforme."

Diagnose complémentaire: Espèce de grande taille, nettement supérieure à celle des plus grandes formes actuelles, mais inférieure à celle d'*A. pinguis*.

Dimensions: tableaux 2 et 3.

Remarques sur l'âge des trois espèces d'*Archaeoganga*

Ces trois espèces sont connues uniquement par du matériel provenant des anciennes collections, il n'est donc pas possible de leur attribuer un âge précis. Cependant la présence dans les niveaux de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'un genre plus évolué permet de penser que les trois espèces du genre *Archaeoganga* ne doivent pas avoir un âge plus récent que l'Oligocène moyen et doivent plutôt correspondre à l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur.

LEPTOGANGA nov. gen.

Espèce-type: *Pterocles sepultus* MILNE-EDWARDS, 1869

Autres espèces comprises dans le genre: espèce-type seulement.

Distribution: Oligocène supérieur des Phosphorites du Quercy et Miocène inférieur de la Limagne et de l'Aquitaine, France.

Diagnose: Genre présentant des caractères morphologiques intermédiaires entre ceux d'*Archaeoganga* et ceux des Ptéroclidés actuels. Coracoïde avec diaphyse moins allongée que celle d'*Archaeoganga* mais plus allongée que celle des Ptéroclidés actuels. Procoracoïde étroit à la base. Humérus avec diaphyse robuste. Présence d'une crête reliant la crête médiane à la tête humérale et fermant le sillon capital. Tibiotarse avec condyles plus soudés que chez *Archaeoganga*, mais moins soudés que chez les

Ptéroclidés actuels. Tarsométatarse relativement étroit au milieu. Surface articulaire pour l'os sésamoïde intertarsien de forme triangulaire et située pratiquement dans le plan sagittal de l'os. Crête calcanéenne interne située au sommet de la face postérieure, épaisse et assez saillante vers l'arrière.

Étymologie: *Lepto-*, mince, svelte, et *ganga*, mot d'origine catalane désignant en français les espèces du genre *Pterocles*, nom maculin.

Leptoganga sepultus (MILNE-EDWARDS, 1869)

(Pl. 1, fig. i-n et q-s; pl. 2, fig. c-q; pl. 3, fig. g-h et m-q)

Holotype: MNHN Paris, Av. 2844, tarsométatarse gauche presque complet provenant du Miocène de l'Allier et figuré *in* Milne-Edwards 1869, pl. 141, fig. 1-9.

Matériel:

Gisements du Paléogène:

Anciennes collections des Phosphorites du Quercy: MNHN Paris, QU 15723, Hum. g., partie dist.

Nouvelles collections des Phosphorites du Quercy:

- Gisement du Pech du Fraysse:

Collections MNHN Paris: PFR 11036, cor. g. presque complet; PFR 11064, scap. d. presque complète.

Collections USTL Montpellier: PFY 11283, tarsom. d., partie prox.

- Gisement du Pech Desse:

Collections USTL Montpellier: PDS 1256, tibiote. d., partie dist.

Gisements du Miocène inférieur:

- Gisement de Paulhiac:

Collections UCB: FSL 330803, cor. d. presque complet; FSL 330804, tibiote. d., partie dist.; FSL 330805, fragment de sesamoïde intertarsien; FSL 330806, scap. d., partie ant.; FSL 330807, cor. d., partie centrale, fragments de carpom. et de phal. ant.; FSL 330808, ensemble de fragments de scapula, de sternum, de furcula, d'un hum. d., partie dist., d'un carpom. d., partie dist., d'une phal. ant., d'un tibiote. d., partie dist. et 4 phal. post. L'ensemble de ces restes, trouvés au même endroit par F. Escuillié, correspond à un nombre minimal de 4 individus.

- Gisement de Saint-Gérard-le-Puy

Collections MNHN Paris: Holotype; SG 9326, hum. g. complet; SG 9327, hum. g., partie prox.; SG 9328, tibiote. d., partie dist. et diaph.; SG 9329, tibiote. d., partie dist.; SG 9330, carpom. d. complet; SG 9331, fém. d., partie prox.

Collections UCB: FSL 444221 et 444222, hum. d. presque complets; FSL 444223 et 444225, tibiote. g., parties dist.; FSL 444224, carpom. g. presque complet; FSL 444226, cor. d. presque complet.

Horizon et localités: Oligocène supérieur des Phosphorites du Quercy, niveau de référence MP 28 pour les gisements du Pech Desse et du Pech du Fraysse (Schmidt-Kittler 1987). Miocène inférieur, niveau de référence MN 1 pour le gisement de Paulhiac, Lot-et-Garonne, et MN 2a pour l'ensemble des gisements de Saint-Gérard-le-Puy, Allier, France (Mein 1990).

Diagnose donnée par Milne-Edwards (1869, p. 294-295) pour le tarsométatarse: "L'os du pied de notre espèce fossile présente exactement toutes les particularités anatomiques qui aujourd'hui caractérisent le genre Ganga; je me bornerai, par conséquent, à indiquer seulement les différences qui permettent de le distinguer du tarso-métatarsien des espèces actuelles. Cet os, comparativement à sa longueur, est plus grêle que celui de tous les Gangas que j'ai pu examiner; il est notablement plus court que chez le *Pterocles gutturalis*, Smith; la diaphyse est aussi beaucoup plus resserrée. La forme élargie du tarso-métatarsien du *Pterocles bicinctus*, Temm., le distingue nettement de notre fossile; il en est de même pour le *Pterocles arenarius* Pallas.

L'os du pied du *Pterocles exustus*, Temm. est à la fois plus court et plus gros, et par ses proportions générales, le Ganga de l'Allier paraît se rapprocher davantage du *Pterocles achata* (sic) de Linné (*Pterocles setarius* Temm.). Cependant, chez ce dernier, le tarso-métatarsien est plus petit, et les extrémités articulaires sont beaucoup moins fortes. Il est donc probable que l'espèce fossile était intermédiaire pour la taille entre le *Pterocles gutturalis* et le *Pterocles achata*, qui se rencontre quelquefois dans le midi de la France."

Dimensions: tableaux 2 et 3.

ESTIMATION DU POIDS DES TROIS ESPECES D'ARCHAEOGANGA ET DE LEPTOGANGA SEPULTUS

Les travaux de Prange *et al.* (1979) ont montré qu'il existe des relations allométriques chez les oiseaux entre la longueur des os des membres et le poids total du corps. Le poids du corps varie pratiquement en fonction du carré de la longueur de l'humérus et de l'ulna, et du cube de la longueur du fémur et du tibiotarse.

Chez *Archaeoganga* et *Leptoganga* on ne connaît pas la longueur de l'ulna, du fémur et du tibiotarse et on ne connaît la longueur de l'humérus que pour deux espèces. Mais, chez les Ptéroclidés actuels il existe un rapport constant entre la longueur du fémur et celle du coracoïde. Connaissant la longueur du coracoïde pour les quatre espèces, on peut estimer la longueur du fémur et on obtient les valeurs suivantes:

<i>A. larvatus</i>	40,24 mm
<i>A. validus</i>	57,91 mm
<i>A. pinguis</i>	71,30 mm
<i>L. sepultus</i>	46,74 mm

Si l'on replace ces valeurs dans l'équation de Prange *et al.* donnant le poids du corps en fonction de la longueur du fémur, y étant la longueur du fémur en mm et x le

poids du corps en kg: $y = 61,64 x^{0,359}$ on obtient les estimations de poids suivantes:

<i>A. larvatus</i>	305 g env.
<i>A. validus</i>	840 g env.
<i>A. pinguis</i>	1500 g env.
<i>L. sepultus</i>	465 g env.

Ces estimations semblent assez cohérentes car *A. larvatus* est de taille légèrement supérieure à celle de l'espèce actuelle *P. alchata* qui pèse en moyenne environ 300 g (MacLean & Fry 1986), et *L. sepultus* est de taille très proche de celle des mâles de l'espèce actuelle *P. orientalis* qui pèsent en moyenne 455 g (Cramp *et al.* 1985).

Parmi les formes actuelles, l'espèce la plus grande est *P. orientalis* avec un poids moyen de 455 g pour les mâles et 397 g pour les femelles et où le maximum est de 550 g (Cramp *et al.* 1985). On peut donc estimer qu'*A. validus* avait un poids deux fois supérieur et *A. pinguis* trois fois supérieur à celui des plus grands Ptéroclidés actuels.

SIGNIFICATION ECOLOGIQUE

Les Ptéroclidés actuels vivent dans des régions semidésertiques ou désertiques, y compris dans les régions les plus arides d'Afrique ou d'Asie. Leur habitat comporte principalement des plateaux rocaillieux ou avec une végétation de buissons clairsemés. Quelques espèces vivent dans des savanes sèches. Le genre *Syrrhaptus* vit dans les steppes arénacées salées ou les hautes montagnes d'Asie centrale (Hüe & Etchécopar 1957; MacLean 1985).

Ils se nourrissent principalement de graines. Ils effectuent des vols journaliers, jusqu'à une distance de 80 km, parfois deux fois par jour, pour aller boire à un point d'eau. Presque toutes les espèces sont grégaires quand elles vont boire et se rassemblent en vols qui peuvent atteindre des milliers d'oiseaux. Les plumes du ventre ont une structure spéciale qui leur permet de retenir l'eau. Généralement le mâle transporte ainsi de l'eau, parfois sur une distance de 30 km, pour donner à boire à ses petits tant que ceux-ci ne sont pas capables de voler.

Le gisement de Paulhiac correspond à des sédiments déposés par un cours d'eau qui s'est progressivement asséché ou dont le lit s'est déplacé. Il a été comparé à une oasis située au milieu d'une étendue semi-désertique semblable à une hamada (Bonis 1973). C'est probablement alors qu'ils étaient en train de se désaltérer que les gangas de Paulhiac ont été surpris par un prédateur. En effet tous les restes d'oiseaux qui ont été trouvés groupés sur une faible distance correspondent uniquement à des gangas et leur nombre minimal est de 4 individus. D'après la composition de la faune de mammifères, l'environnement de Paulhiac correspond à des buissons ou des prairies (Hugueney *et al.* 1983).

Les gisements de Saint-Gérard-le-Puy renferment une immense quantité d'oiseaux, comportant 59 espèces, certaines représentées par plusieurs centaines d'individus (Cheneval 1989). Ce sont en très grande majorité des formes aquatiques. Les

sédiments correspondent à un milieu lacustre et comportent des constructions calcaires dues à des algues et à l'accumulation de fourreaux de larves de Trichoptères (Bucher *et al.* 1985). Les oiseaux aquatiques comportent principalement des flamants adaptés à la plongée (Phoenicoptéridés, Palaelodidae), des Dendrocygnes (Anseriformes), des ibis, des marabouts, des plongeurs, des cormorans, des pélicans etc... La présence d'un vrai flamant (*Phoenicopterus croizeti*) permet de penser que l'eau était saumâtre, au moins par moments, ce qui évoque un environnement désertique. Les formes terrestres sont très rares, elles sont représentées surtout par des perdrix (Phasianidae) qui suggèrent la présence de prairies. Il n'est pas étonnant de trouver dans cet environnement des gangas qui ont dû également venir boire à ces points d'eau. La composition de la faune de mammifères indique elle aussi un milieu de prairies (Hugueney *et al.* 1983).

Pour les gisements du Pech Desse et du Pech du Fraysse, les travaux de Legendre (1987) sur les structures des faunes de mammifères ont montré que ces faunes correspondaient à un climat plus chaud que durant l'Oligocène inférieur et moyen, mais toujours dans des milieux arides et ouverts. Les travaux de Vianey-Liaud (1991) montrent que, parmi les Rongeurs, les formes dominantes au Pech Desse sont des formes d'environnement aride et ouvert, tandis qu'au Pech du Fraysse ils indiquent un milieu toujours ouvert mais moins aride. Les faunes d'oiseaux trouvées dans ces deux gisements indiquent aussi une prédominance de formes de régions découvertes; elles comportent des Idiornithidae qui sont de petits échassiers voisins des Cariamides actuels d'Amérique du Sud, un Serpentaire, plusieurs espèces de perdrix (Mourer-Chauviré 1980, 1983, 1992b; Mourer-Chauviré & Cheneval 1983) et des Archaeotrogonidae dont on sait maintenant que ce sont des Caprimulgiformes (Olson, comm. pers.) et donc qu'ils ne sont pas forcément liés aux forêts comme le sont les Trogoniformes.

REMARQUES SUR L'EVOLUTION DES PTEROCLIDES

Les Ptéroclidés sont très proches au point de vue ostéologique des Columbides et sont généralement considérés comme appartenant soit aux Columbiformes, soit à un ordre à part, les Ptérocliformes. Cependant, par d'autres caractères anatomiques ainsi que par des caractères concernant le comportement et le développement, ils se rapprochent aussi beaucoup des Charadriiformes. Leur position systématique a donné lieu à de nombreuses controverses.

Fjeldså (1976) a effectué une étude approfondie des caractères du squelette, de l'anatomie interne, du plumage, des oeufs, du comportement etc... et il a montré que les caractères dérivés partagés en commun par les Ptéroclidés et les Columbides sont trop nombreux pour pouvoir être apparus par convergence. L'analyse cladistique des caractères anatomiques conduit aux conclusions suivantes: les Columbidae sont le groupe-frère des Pteroclididae, l'ensemble Columbidae-Pteroclididae est le groupe-frère des Glareolidae, et l'ensemble Columbidae-Pteroclididae-Glareolidae est le groupe-frère des autres Charadriiformes (fig. 4).

Selon Fjeldså (1976) l'histoire du groupe peut être résumée de la façon suivante: A

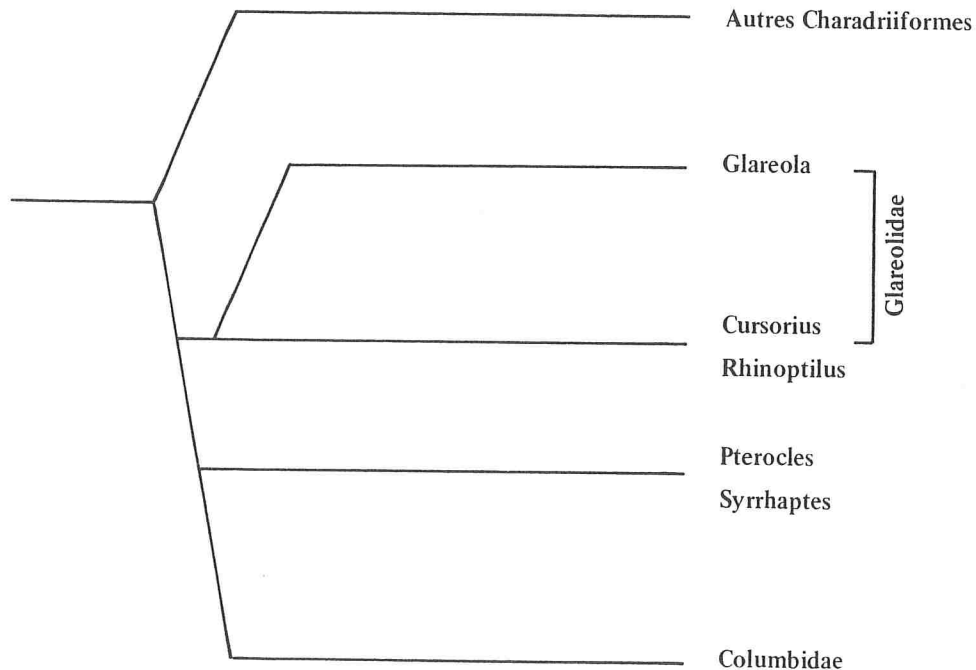


Fig. 4.— Phylogénie possible des Columbidés, des Pteroclidés et des Charadriiformes, basée sur l'analyse cladistique des plésiomorphies et des apomorphies, d'après Fjeldså (1976).

partir de petits pluviers non spécialisés, du Crétacé supérieur, sont apparues des formes à longues pattes, spécialisées dans la capture au sol d'insectes ou de petits reptiles. Ce sont les glaréoles et les courvites, de la famille des Glaréolidés.

A partir de ces courvites, une lignée s'est spécialisée dans une alimentation de graines et de bourgeons et a donné naissance aux gangas. Les pigeons ont évolué eux-mêmes à partir de la lignée qui a donné naissance aux gangas, par une adaptation à un nouveau mode d'alimentation, de graines et de fruits cueillis sur les buissons ou les arbres et non plus sur le sol.

Fjeldså a pu mettre en évidence de nombreux morphoclines montrant une variation continue des caractères anatomiques à partir des courvites pour aboutir aux gangas et aux pigeons. Cependant, par certains caractères, les gangas sont plus spécialisés que les pigeons. Ceci montre que "la lignée des pigeons a divergé à un stade ancien de la spéciation phylétique de la lignée des gangas, peut être à une époque aussi ancienne que l'Eocène" (Fjeldså 1976, p. 234).

Cependant, les récentes recherches sur l'hybridation de l'ADN, effectuées par Sibley & Ahlquist (1990) ont donné un résultat différent en ce qui concerne les Columbidés. Selon Sibley et Ahlquist, ceux-ci se sont séparés au moment d'une première divergence, d'un clade qui a donné naissance à toute une série d'ordres de la classification traditionnelle. Une deuxième divergence a séparé l'ordre des Gruiformes de l'ordre des Ciconiiformes *sensu* Sibley & Ahlquist. Celui-ci comprend les

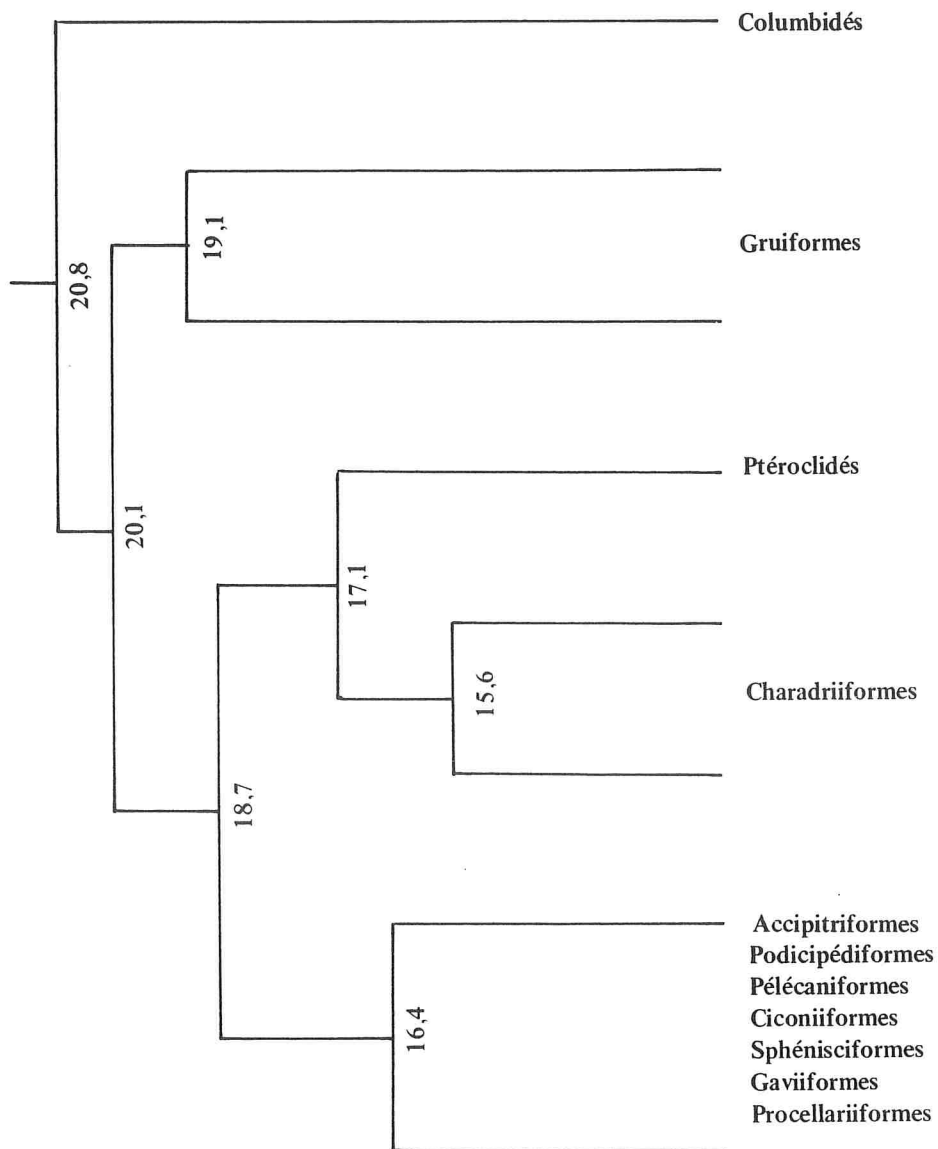


Fig. 5.— Schéma montrant la position des Columbids et des Pteroclidés dans la classification de Sibley & Ahlquist (1990) par rapport aux ordres de la classification traditionnelle. Les nombres indiqués sont les valeurs moyennes des delta T50H, ils indiquent la distance génétique qui sépare les groupes considérés.

Pteroclidés, les Charadriiformes et un groupe qui va des Accipitriformes aux Procellariiformes (fig. 5). Il est divisé en deux sous-ordres, les Charadrii et les Ciconii. La plus ancienne divergence qui s'est produite dans le sous-ordre Charadrii est celle qui sépare l'infra-ordre Pteroclidés de l'infra-ordre Charadriides. Le groupe-frère des Pteroclidés est donc celui des Charadriides qui comprend tous les Charadriiformes de la classification traditionnelle, plus les Pedionomidae (Sibley & Ahlquist 1990, fig. 356, p. 841). Les auteurs concluent que "les gangas sont le groupe-frère des limicoles (Charadriides) et que les ressemblances avec les pigeons sont dues à des convergences

ou à la rétention de caractères primitifs" (Sibley & Ahlquist 1990, p. 470). Cette conclusion concernant les Columbides ne paraît pas acceptable si on la confronte avec tous les résultats précédemment acquis par les études de l'anatomie, du comportement et du développement.

L'étude des Ptéroclidés fossiles apporte les éléments suivants:

1) Dans le genre *Archaeoganga*, les coracoïdes et les tarsométatarses sont tout à fait caractéristiques des Ptéroclidés, et différents des éléments correspondants des Glaréolidés. Si on les compare avec ceux des genres *Cursorius* et *Rhinoptilus*, qui selon Fjeldså (1976) sont les plus proches des Ptéroclidés, les coracoïdes de *Cursorius* et de *Rhinoptilus* sont très différents par leur facette sternale très arquée, leur acrocoracoïde saillant vers l'avant, et leur procoracoïde très large à la base. En outre le coracoïde de *Rhinoptilus* présente une fenêtre coracoïdienne (absente chez les Ptéroclidés).

Les tarsométatarses sont extrêmement différents, ils sont très allongés, la forme de leur articulation proximale est différente, leur trochlée interne est beaucoup plus courte que les deux autres et fortement rejetée en arrière. En revanche, l'humérus d'*Archaeoganga* est se rapproche un tout petit peu de celui de *Cursorius* et de *Rhinoptilus*, par sa diaphyse grêle et sinueuse, par le faible développement de la tête humérale, et par l'absence d'une crête fermant le sillon capital. L'humérus d'*Archaeoganga* diffère cependant de celui de ces deux genres par les principaux caractères suivants: forme générale plus courte et extrémités proportionnellement plus larges; tubérosité interne moins saillante du côté proximal; crête deltoïde beaucoup plus développée; processus supracondylaris dorsalis beaucoup moins développé; absence d'un canal partiellement couvert pour le nerf coracobrachialis cranialis, sur la face palmaire, du côté externe de la surface bicapitale. Ce canal existe chez *Cursorius* et Olson & Steadman (1980) ont montré qu'il était présent chez tous les Charadriiformes; il était absent cependant sur l'exemplaire de *Rhinoptilus* que j'ai examiné. Il est absent chez les Ptéroclidés et les Columbides.

En conclusion, les coracoïdes et les tarsométatarses d'*Archaeoganga* sont tout à fait caractéristiques des Ptéroclidés, tandis que l'humérus présente quelques caractères qui rappellent un peu ceux d'une forme ancestrale présumée et qui était sans doute voisine des Glaréolidés actuels. Il est également possible que l'humérus attribué à *Archaeoganga* n'appartienne pas en réalité à la même forme que les coracoïdes et les tarsométatarses, mais compte tenu du matériel actuellement disponible, il n'est pas possible de le savoir.

2) Dans le genre *Leptoganga*, l'humérus ainsi que tous les autres éléments connus, est caractéristique des Ptéroclidés et ne présente plus aucune ressemblance avec les Glaréolidés.

L'étude du matériel fossile permet donc de dire qu'à l'Eocène supérieur les Ptéroclidés sont complètement individualisés par rapport aux Glaréolidés et aux formes voisines. D'autre part, en raison des grandes différences qui existent dans la forme de l'humérus, il est possible que le genre *Leptoganga* ne descende pas directement du

genre *Archaeoganga*, mais corresponde à une nouvelle vague d'immigration qui se serait produite à l'Oligocène moyen. Cette vague d'immigration se manifeste dans d'autres groupes, par exemple chez les Galliformes avec l'apparition de la famille actuelle des Phasianidés qui supprime presque entièrement d'autres familles, plus primitives, de Galliformes qui étaient présentes dans les niveaux plus anciens (Mourer-Chauviré, 1992b).

Il serait intéressant de voir si les formes anciennes de Columbides offrent des caractères qui les rapprochent des formes anciennes de Pteroclidés ou des Glaréolidés. Malheureusement les Columbides ne sont connus à l'état fossile, pour le moment, qu'à partir du Miocène inférieur, dans l'Aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy, où ils sont représentés par une forme d'aspect moderne. Selon Olson (1988), ils font partie des groupes qui ont dû évoluer dans l'Hémisphère Sud et sont apparus dans l'Hémisphère Nord seulement à une date récente. Fjeldså (1976) pense également que leur évolution a dû se dérouler dans les tropiques de l'Ancien Monde, probablement en Afrique. En raison du petit nombre de gisements connus pour le moment au Paléogène sur le continent africain leurs formes ancestrales restent encore à découvrir.

3) Si l'on compare les deux genres actuels *Pterocles* et *Syrrhaptés* à un type ancestral proche des Columbides ou des Glaréolidés, on constate que *Syrrhaptés* possède des caractères plus spécialisés que *Pterocles*. Ces caractères sont, par exemple, le plus grand raccourcissement du coracoïde, du carpométacarpe et du tarsométatarse, à la partie distale de l'humérus, le fait que les condyles interne et externe sont beaucoup plus saillants du côté palmaire et l'entépidcondyle plus saillant du côté anconal, la plus grande compression latérale de la partie distale du tibiotarse, la forme triangulaire très accentuée de la surface articulaire proximale du tarsométatarse, le fait que les crêtes de l'hypotarse sont complètement rejetées sur la face externe, la torsion de la diaphyse du tarsométatarse et enfin la très grande réduction de la trochlée interne.

Le genre *Leptoganga*, tout en étant assez proche du genre actuel *Pterocles*, présente des caractères moins spécialisés que chez ce dernier. Le coracoïde et le carpométacarpe sont moins raccourcis, sur l'humérus la crête fermant le sillon capital et le tubercule situé sous la tête humérale sont moins marqués, la partie proximale du carpométacarpe est moins massive, à la partie distale du tibiotarse les deux condyles ne sont pas complètement fusionnés et enfin, à la partie proximale du tarsométatarse les condyles sont plus concaves et la crête intercotylienne plus marquée.

Il est donc possible que le genre *Leptoganga* soit l'ancêtre direct du genre *Pterocles* et que celui-ci ait ensuite donné naissance au genre *Syrrhaptés*, par fragmentation de son aire de distribution. Ceci est confirmé par le fait que le genre *Syrrhaptés* n'est connu à l'état fossile, pour le moment, qu'à partir du Pliocène moyen (Kurochkin 1985).

REMERCIEMENTS

Je remercie mes collègues de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, à Montpellier, et de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, de m'avoir confié l'étude du matériel qu'ils ont recueilli dans le Quercy, ainsi que François Escuillié qui m'a transmis les oiseaux qu'il avait récoltés à Paulhiac et qui en a fait don aux collections lyonnaises. Je remercie également Storrs L. Olson pour ses remarques et

pour le prêt de matériel de comparaison. Les photos ont été tirées par N. Podevigne et R. Vilain et les légendes des dessins composées par A. Armand.

Liste du matériel de comparaison examiné

Ce matériel provient des collections suivantes:

Lyon: Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon 1.

Leiden: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie.

Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Anatomie comparée et Institut de Paléontologie Humaine.

Gainesville: Collection Pierce Brodkorb, University of Florida.

Washington: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.

Ptéroclidés: *Syrrhaptus paradoxus* (Lyon), *Pterocles alchata* (Lyon, Leiden), *P. exustus* (Lyon), *P. orientalis* (Lyon, Leiden), *P. burchelli* (Gainesville), *P. personatus* (Paris), *P. bicinctus* (Gainesville), *P. quadricinctus* (Paris, Leiden).

Glaréolidés: *Glareola pratincola* (Lyon, Paris), *Cursorius cursor* (Lyon), *Rhinoptilus cinctus* (Washington).

BIBLIOGRAPHIE

- BALLMANN, P. & ADROVER, R., 1970. — Yacimiento paleontológico de la cueva de Son Bauzá (Mallorca). *Acta geol. hisp.*, Barcelona, ano V, 2: 58-63, 3 fig.
- BAUMEL, J.-J., 1979. — Arthrologia. In: J.-J. BAUMEL (Ed.), *Nomina Anatomica Avium*. An annotated anatomical dictionary of birds. Academic Press, London & New York: 123-173, 11 fig.
- BONIS, L. de., 1973. — Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Périssodactyles. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, n. S., Sér. C., Sci. Terre, 28: 1-192, 50 fig., 14 pl.
- BRODKORB, P., 1971. — Catalogue of fossil birds: part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bull. Florida State Mus.*, Gainesville, 15 (4): 163-266.
- BUCHER, H., GINSBURG, L. & CHENEVAL, J., 1985. — Nouvelles données et interprétations sur la formation des gisements de vertébrés aquitaniens de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France). *Geobios*, Lyon, 18 (6): 823-832, 6 fig.
- CASSOLI, P.-F., 1972. — Lo Pteroclidido (*Aves*, *Pteroclididae*) fossile nei livelli del Paleolitico superiore e medio nel Pleistocene dell'Italia meridionale. *Quaternaria*, Roma, 16: 222-245, 7 fig., 2 tabl.
- CHENEVAL, J., 1989. — Fossil bird study and paeoecological and paleoenvironmental consequences: Example from Saint-Gérard-le-Puy deposits (Lower Miocene, Allier, France). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, Amsterdam, 73: 295-309, 9 fig.
- CRACRAFT, J., 1971. — The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia*. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, New York, 114, art. 3: 171-268, 33 fig., 4 tabl.
- CRAMP, S. (Ed.), 1985. — The Birds of the Western Palearctic, vol. IV. Oxford Univ. Press, Oxford &

- New York, 960 p., 98 pl., nomb. fig.
- FJELDSÅ, J., 1976. — The systematic affinities of sandgrouses, Pteroclididae. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, 139: 179-243, 18 fig.
- GAILLARD, C., 1908. — Les Oiseaux des Phosphorites du Quercy. *Ann. Univ. Lyon*, n. S., 23: 1-178, 37 fig., 8 pl.
- HUE, F. & ETCHECOPAR, R.-D., 1957. — Les Pteroclidés. *L'Oiseau et Rev. fr. Ornithol.*, Paris, 27: 35-58, 11 fig., 1 dépliant.
- HUGUENEY, M., JONET, P. & MATHIS, C., 1983. — La position biostratigraphique du gisement de Gannat (Allier) au sein de l'Oligocène supérieur: données nouvelles obtenues par la découverte de petits mammifères. In: E. BUFFETAUT, J.-M. MAZIN & E. SALMON (Eds.), Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard: 301-309, 3 fig.
- KUROCHKIN, E.N., 1982. — Novie ptitzi iz crednievo pliotzena Mongolii. *Ornithologia*, Moscou, 17: 150-154, 3 fig.
- KUROCHKIN, E.N., 1985. — Ptitzi tzentralnoi Asii v Pliotzenie. Naouka, Moscou, 120 p., 10 tabl., 49 fig. 16 pl.
- LEGENDRE, S., 1987. — Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène: Structures et milieux. *Münchner geowiss. Abh.*, A, 10: 301-312, 7 fig.
- MacLEAN, G.L., 1985. — Article "Sandgrouse". In: B. CAMPBELL & E. LACK (Eds.), A Dictionary of Birds. Buteo Books, Calton & Vermillion: 520-521.
- MacLEAN, G.L. & FRY, C.H., 1986. — Order Pteroclitiformes. In: E.K. URBAN, E.H. FRY & S. KEITH (Eds.), The Birds of Africa, vol. II. Academic Press, London, Orlando: 422-441.
- MEIN, P., 1990. — Updating of MN zones. In: E.H. LINDSAY *et al.* (Eds.) European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press, New York: 73-90, 2 tabl.
- MILNE-EDWARDS, A., 1867-71. — Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Victor Masson et Fils, Paris, 1: 1-474., 2: 1-627, 200 pl.
- MILNE-EDWARDS, A., 1892. — Sur les oiseaux fossiles des dépôts éocènes de phosphate de chaux du Sud de la France. *C. R. second Congr. ornith. intern.*, Budapest: 60-80.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1980. — The Archaeotrogonidae from the Eocene and Oligocene deposits of "Phosphorites du Quercy", France. *Contrib. Science, nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, 330: 17-31, 10 fig., 4 tabl.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1983. — Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). 1. Sous ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). Systématique et Biostratigraphie. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 13 (4): 83-143, 5 fig., 5 pl.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1992a. — Un ganga primitif (Aves, Columbiformes, Pteroclididae) de très grande taille dans le Paléogène des Phosphorites du Quercy (France). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 314, Sér. 2: 229-235, 1 tabl., 1 pl.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1992b. — The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France): Systematics and Biostratigraphy. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Science Series*, 36: 67-95, 14 fig.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. & CHENEVAL, J., 1983. — Les Sagittariidae fossiles (Aves, Accipitriformes) de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et du Miocène inférieur de Saint-Gérand-le-Puy. *Geobios*, Lyon, 16 (4): 443-459, 1 fig., 2 tabl., 1 pl.
- OLSON, S.L., 1988. — Aspects of Global Avifaunal Dynamics during the Cenozoic. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.*, University of Ottawa Press, 2: 2023-2029.
- OLSON, S.L. & STEADMAN, D.W., 1980. — The relationships of the Pedionomidae (Aves:

- Charadriiformes). *Smiths. Contrib. Zool.*, Washington, 337: 1-25, 13 fig.
- PRANGE, H.D., ANDERSON, J.F. & RAHN, H., 1979. — Scaling of skeletal mass to body mass in Birds and Mammals. *Amer. Natur.*, Chicago, 113 (1): 103-122, 4 fig.
- SCHMIDT-KITTLER, N., 1987. — European reference levels and correlation tables. *Münchner geowiss. Abh.*, A, 10: 13-19.
- SIBLEY, C.G. & AHLQUIST, J.E., 1990. — Phylogeny and Classification of Birds. A study in Molecular Evolution. Yale Univ. Press, New Haven & London: 1-976, 385 fig.
- VIANEY-LIAUD, M., 1991. — Les Rongeurs de l'Eocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, Amsterdam, 85: 15-28, 7 fig., 5 tabl.

PLANCHES

PLANCHE 1

- a-b: *Archaeoganga pinguis*, Phosphorites du Quercy, coracoïde droit, holotype, n° QU 16960.
a - face antérieure, x 1,5.
b - face postérieure, x 1,5.
- c-d: *Archaeoganga validus*, Phosphorites du Quercy, coracoïde gauche, n° QU 15774.
c - face antérieure, x 1,5.
d - face postérieure, x 1,5.
- e-f: *Archaeoganga larvatus*, Phosphorites du Quercy, coracoïde gauche, holotype, n° QU 15854.
e - face antérieure, x 1,5.
f - face postérieure, x 1,5.
- g-h: *Archaeoganga larvatus*, Phosphorites du Quercy, coracoïde droit, n° QU 17034.
g - face antérieure, x 1,5.
h - face postérieure, x 1,5.
- i-k: *Leptoganga sepultus*, Saint-Gérard-le-Puy, coracoïde droit, n° FSL 444226.
i: face antérieure, x 1,5.
k: face postérieure, x 1,5.
- l-m: *Leptoganga sepultus*, Pech du Fraysse, coracoïde gauche incomplet, n° PFR 11036.
l - face antérieure, x 1,5.
m - face postérieure, x 1,5.
- n: *Leptoganga sepultus*, Paulhiac, coracoïde droit pris dans un bloc de sédiment, n° FSL 330803, face postérieure, x 1,5.
- o-p: *Pterocles orientalis* actuel, coracoïde droit, Lyon 235-2.
o - face antérieure, x 1,5.
p - face postérieure, x 1,5.
- q: *Leptoganga sepultus*, Paulhiac, détail de scapula gauche, n° FSL 330806, face supérieure, x 6,3.
- r-s: *Leptoganga sepultus*, Pech du Fraysse, scapula gauche, n° PFR 11064..
r - face supérieure, x 1,5.
s - face inférieure, x 1,5.

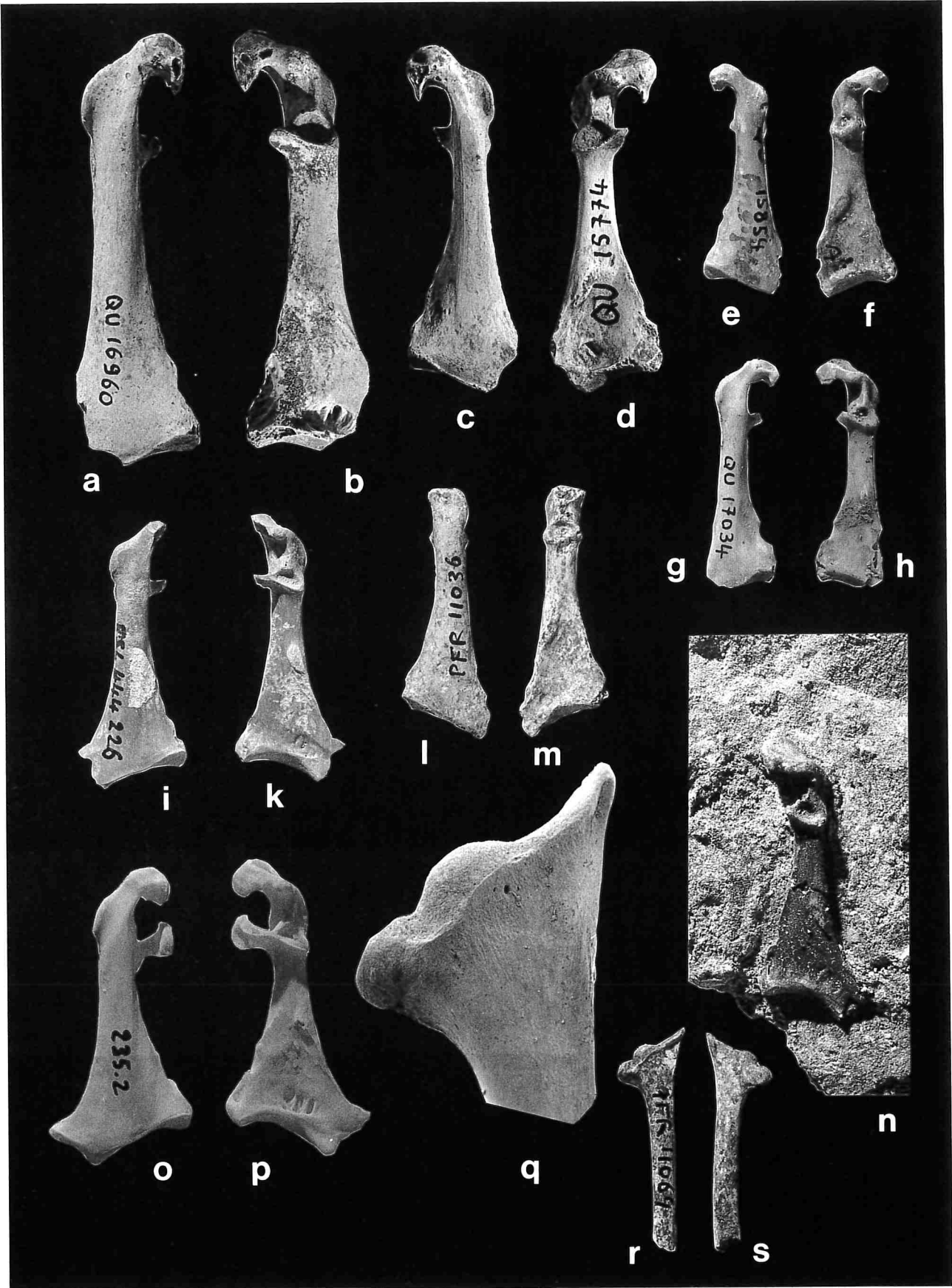


PLANCHE 2

- a-b: *Archaeoganga larvatus*, Phosphorite du Quercy, humérus droit, n° Q.D. 126.
a - face anconale, x 1,5.
b - face palmaire, x 1,5.
- c-f: *Leptoganga sepultus*, Saint-Gérard-le-Puy, humérus gauche, n° SG 9326.
c - face palmaire, x 1,5.
d - face anconale, x 1,5.
e - face interne, x 1,5.
f - face externe, x 1,5.
- h: *Leptoganga sepultus*, Saint-Gérard-le-Puy, humérus droit, n° FSL 444222, face anconale, montrant le plus fort développement de la crête qui ferme le sillon capital, x 1,5.
- i-k: *Leptoganga sepultus*, Saint-Gérard-le-Puy, fémur droit, partie proximale, n° SG 9331.
i - face antérieure, x 1,5.
k - face postérieure, x 1,5.
- l-m: *Leptoganga sepultus*, Saint-Gérard-le-Puy, tibiotarse gauche, partie distale et diaphyse, n° FSL 444223.
l - face antérieure, x 1,5.
m - face postérieure, x 1,5.
- n-o: *Leptoganga sepultus*, Pech Desse, tibiotarse droit, partie distale, n° PDS 1256.
n - face antérieure, x 7.
o - face inférieure, x 7.
- p-q: *Leptoganga sepultus*, Paulhiac, tibiotarse droit, partie distale, n° FSL 330804.
p - face antérieure, x 6,5.
q - face inférieure, x 6,5.

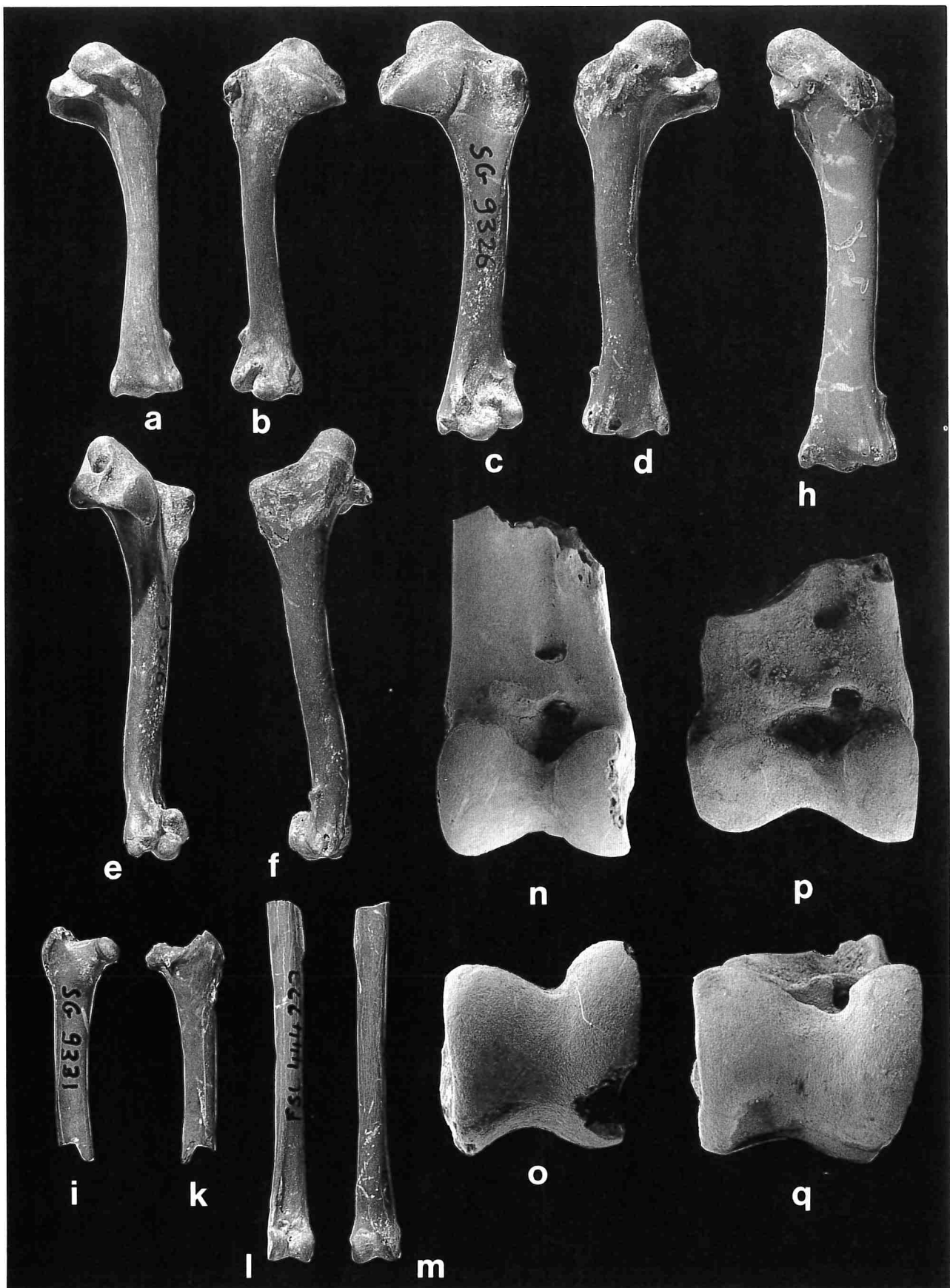


PLANCHE 3

- a-b: *Archaeoganga pinguis*, Phosphorites du Quercy, tarsométatarse gauche, n° QU 15849.
a - face antérieure, x 1,5.
b - face postérieure, x 1,5.
- c-d: *Archaeoganga validus*, Phosphorites du Quercy, tarsométatarse gauche, holotype, n° QU 15853.
c - face antérieure, x 1,5.
d - face postérieure, x 1,5.
- e-f: *Archaeoganga larvatus*, Phosphorites du Quercy, tarsométatarse gauche, n° QU 17087.
e - face antérieure, x 1,5.
f - face postérieure, x 1,5.
- g-h: *Leptoganga sepultus*, Pech du Fraysse, tarsométatarse droit, partie proximale, n° PFY 11283.
g - face supérieure, x 8.
h - face supérieure et antérieure, x 8.
- i-l: *Pterocles orientalis* actuel, tarsométatarse gauche, n° Lyon 235-2.
i - face antérieure, x 1,5.
l - face postérieure, x 1,5.
- m-o: *Leptoganga sepultus*, Paulhiac, os sésamoïde intertarsien droit, n° FSL 330805.
m - face supérieure et postérieure, x 8.
n - face supérieure, x 11.
o - face interne, x 13.
- p-q: *Leptoganga sepultus*, Saint-Gérard-le-Puy, carpométacarpe droit, n° SG 9330.
p - face externe, x 1,5.
q - face interne, x 1,5.

Les photos au microscope électronique à balayage ont été prises au Centre de Microscopie électronique appliquée à la Biologie et à la Géologie de l'Université Claude Bernard, Lyon I.

