

PARTIE 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

‘Des fragments épars de fossiles de baleines d’avant Adam, fragments de leurs os et squelettes, ont été trouvés au cours de ces trente dernières années, (...). Parmi les plus curieux des ces restes figurent (...) les os découverts en creusant les grands docks d’Anvers, au temps de Napoléon. Cuvier déclara que ces fragments avaient appartenu à quelque espèce de léviathan absolument inconnue.’ H. Melville, Moby Dick, 1851.

‘Nous Belges, ne formant (...) qu’une petite nation, ne négligeons pas l’exemple donné par ces petits pays; nous avons, sans nous en douter, notre Pompéi à nous, qui ne recèle, il est vrai, ni des vases, ni des colonnes, ni des temples, mais des débris, plus importants peut-être aux yeux de la science, des débris d’êtres organisés, qui, pendant des siècles échappant aux investigations de l’histoire, répandirent la vie sur ces mêmes contrées où s’élève actuellement notre riche métropole commerciale. A la même place où rugissent aujourd’hui les tigres, les lions et les ours, dans des cages bardées de fer, soufflaient jadis des légions entières de dauphins et de baleines, sillonnant librement la surface de la mer de leur élégante nageoire et prenant silencieusement leurs ébats sans crainte de trouver l’homme sur leur passage.’ P.-J. Van Beneden, 1861.

1.1. Bref historique des découvertes et de l'étude des cétacés fossiles d'Anvers

Anvers et ses alentours constituent l'une des régions les plus riches au monde en cétacés fossiles du Néogène (= période du Cénozoïque regroupant le Miocène et le Pliocène, de 23 à 1.75 Ma). La première citation indiquant l'existence de cétacés dans le sous-sol d'Anvers est le fait du baron von Hüpsch, dès 1774, un peu plus de cent ans après la plus vieille illustration d'un cétacé fossile (Scilla, 1670, pl. 12). Ensuite, plusieurs scientifiques ont signalé des restes de cétacés dans la région d'Anvers, par exemple Arnault (1819) et De la Jonkaiere (1823). La première véritable description de taxons fossiles provenant d'Anvers est à mettre à l'actif de Cuvier, qui, dans son ouvrage *Recherche sur les ossements fossiles* (1823), décrit deux espèces de baleines à bec (Ziphiidae) sur base de plusieurs rostrés découverts lors du creusement d'un grand bassin en 1812 (du Bus, 1867). Ce furent également des travaux de grande ampleur qui permirent la découverte d'une très grande quantité d'ossements de cétacés fossiles dans la deuxième moitié du dix-neuvième siècle; la construction de fortifications autour de la ville, principalement entre 1861 et 1863, et le creusement d'écluses, ont donné accès à de considérables surfaces extrêmement riches en ossements de mammifères marins (cétacés mais aussi pinnipèdes et siréniens) (Van Beneden, 1861). De nombreuses localités de cétacés fossiles comprennent donc les noms ou les numéros de forts (e.g., '*Fort n° 4, Vieux-Dieu*'; '*fort de Wilryck*') ou d'autres édifices militaires ou civils (e.g., '*Nouvelle enceinte, 3^e section, fossé du Ravelin, partie gauche de l'ancien fortin n° I, entre la batterie établie sur la chaussée de Turnhout, vers le saillant du Ravelin, groupe n° 3*', ou encore '*Canal d'Hérentals*'). Une carte topographique d'Anvers présentant les principales localités auxquelles les anciens auteurs se sont référés est présentée par Vanden Broeck (1878, pl. 4; Fig. 1).

Les principaux scientifiques ayant alors contribué à l'étude de ces faunes furent Pierre-Joseph Van Beneden (e.g., 1861a, 1865, 1869a, 1869b, 1877a, 1877b-1886) et Bernard du Bus de Gisignies. Concernant les odontocètes (cétacés à dents) révisés dans ce travail, les premières descriptions de du Bus (1867, 1868, 1872) sont brèves, et les spécimens non-figurés. Le nombre d'espèces décrites est abondant. Il faut attendre le début du vingtième siècle pour voir paraître les publications plus détaillées et bien illustrées du paléontologue autrichien Othenio Abel: l'étude des dauphins longirostres (1901, 1902), une révision systématique de tous les groupes d'odontocètes fossiles d'Anvers (1905), dans laquelle il réduit considérablement le nombre d'espèces créées par du Bus, et enfin une étude du squelette post-crânien des eurhinodelphinidés (1931).

A partir de 1909, des fouilles sont également entreprises lors de la construction d'un fort à Kessel, près de Lierre, à une vingtaine de kilomètres au sud-est d'Anvers (Fig. 2) (Rutot, 1909). Un certain nombre de spécimens de cétacés ont été découverts à cet endroit et

entreposés dans les collections de l'IRSNB, mais n'ont pas fait l'objet de publications, excepté un crâne du mysticète *Isocetus depauwi*, décrit par Abel (1938).

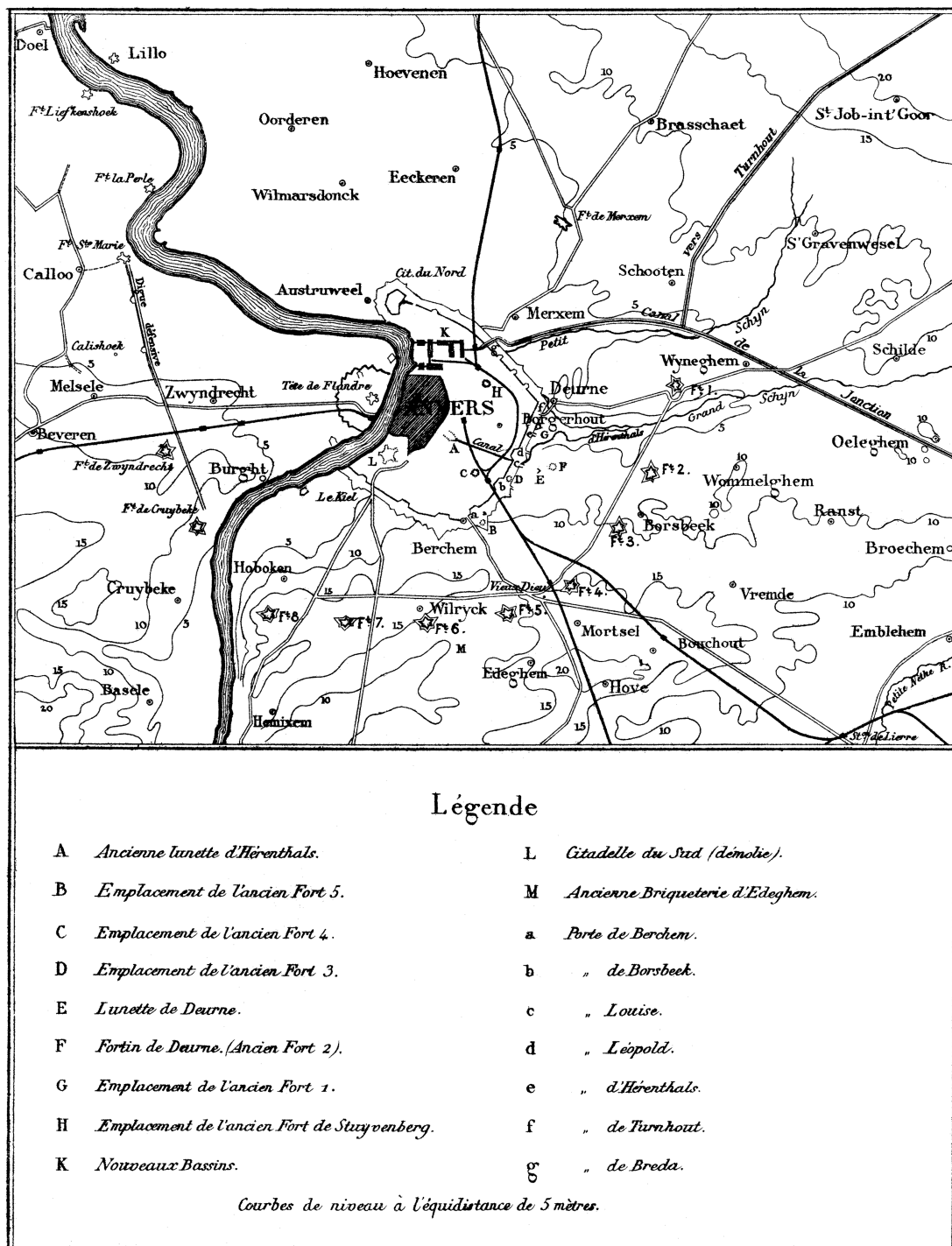


Fig. 1. Carte topographique d'Anvers et alentours dans la deuxième partie du dix-neuvième siècle, indiquant les principales fortifications de l'époque (modifié de Vanden Broeck, 1878).

Depuis cette époque, les principales découvertes ont été faites par des paléontologues amateurs, le plus souvent lors de grands travaux, comme le creusement du métro dans Anvers et la construction du ring autour de la ville dans les années 1970 et 1980.

Malgré le fait que la collection de cétacés fossiles, et d'odontocètes en particulier, de l'IRSNB constitue un ensemble très diversifié, et de valeur systématique importante, aucune révision générale n'a plus été effectuée depuis l'époque d'Abel, excepté quelques travaux sur certains taxons bien précis: les squalodontidés (Rothausen, 1968), le kentriodontidé *Pithanodelphis* et quelques spécimens d'eurhinodelphinidés (Muizon, 1988a, 1988c), et deux physétéridés (Kazár, 2002).

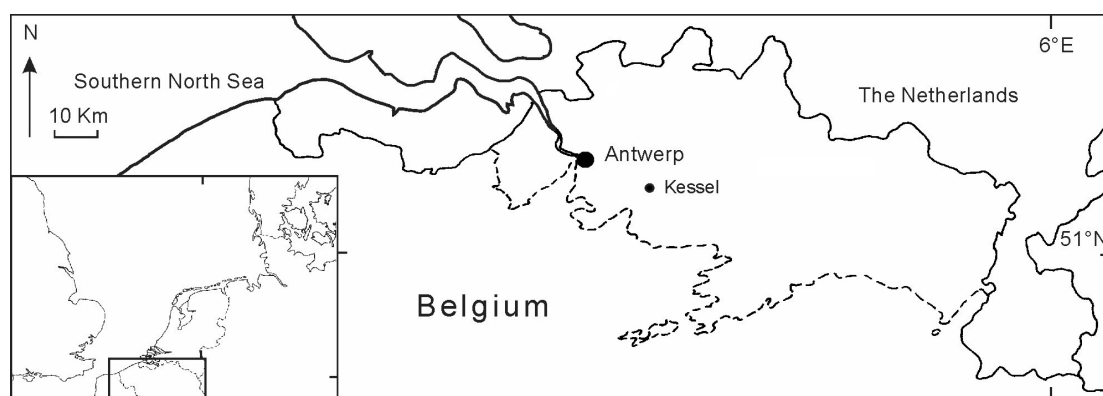


Fig. 2. Carte du nord de la Belgique indiquant les deux principales localités à odontocètes fossiles: Anvers et ses environs et Kessel. En encart: sud du Bassin de la Mer du Nord. Ligne en tireté: limite sud des dépôts néogènes en Belgique (modifié de Tavernier & de Heinzelin, 1963).

1.2. APERÇU GÉOLOGIQUE DU NÉOGÈNE DE LA RÉGION D'ANVERS (FIGS 3, 4, 5)

Suite au soulèvement tectonique de l'Oligocène supérieur, les dépôts marins du Néogène de la Belgique sont limités au nord du pays. Ces dépôts consistent principalement en une succession de sables glauconitiques (glauconite = minéral argileux vert, riche en fer, précipité à partir de l'eau de mer), souvent riches en coquillages, déposés dans un environnement marin peu profond le long du bord sud du Bassin de la Mer du Nord (Vandenberghe *et al.* 1998).

Miocene																Pliocene				Epoch		
Early						Middle						Late				Early	Late					
23	22	21	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	Age in Ma

Fig. 3. Ligne du temps pour le Néogène (modifié de Berggren *et al.* 1995).

1.2.1. Formation de Berchem

Dans la région d'Anvers, les dépôts du Miocène inférieur à moyen sont subdivisés au niveau lithologique en trois membres dans la Formation de Berchem: les Sables d'Edeghem (Edeghem Sands), les Sables de Kiel (Kiel Sands) et les Sables d'Anvers (Antwerp Sands). Ils sont surmontés par les sables de Deurne (Deurne Sands), du Miocène supérieur (De Meuter & Laga, 1976; Louwyte *et al.* 1999). Une interprétation de stratigraphie séquentielle pour le

Miocène belge a été proposée par Vandenberghe *et al.* (1998). Elle indique que le dépôt des trois membres successifs de la Formation de Berchem s'est effectué en trois cycles (3^{ème} ordre) avec une diminution générale de la profondeur.

Lithostratigraphy	Series	Stages
Lillo Formation	Upper Pliocene	Piacenzian
Kattendijk Formation	Lower Pliocene	Zanclean
Diest Formation "Diest Sands" Deurne Sands Member	Upper Miocene	Messinian Tortonian
Berchem Formation Antwerp Sands Member	Middle Miocene	Serravalian Langhian
Kiel Sands Member Edegem Sands Member	Lower Miocene	Burdigalian Aquitanian

Fig. 4. Colonne stratigraphique du Néogène d'Anvers (modifié de Louwye *et al.* 1999).

Le membre des Sables d'Edegem, recouvrant l'Argile de Boom (Boom Clay Member, Oligocène inférieur), est constitué de sables glauconitiques gris-vert foncé, de sables argileux et de sables vert-jaunâtre, riches en mollusques (Hooyberghs, 1996). Ces sables ont été déposés de la fin de l'Aquitaniens jusqu'au début du Burdigalien (Louwye *et al.* 2000: dinoflagellés). Les seuls mammifères marins provenant vraisemblablement de ce membre sont le sirénien *Miosiren kocki* Dollo, 1889 et le physétéridé (cachalot) *Placoziphius duboisi* Van Beneden, 1877 (Misonne, 1958).

Les Sables de Kiel contiennent très peu de fossiles (décalcification) et ne sont différenciés des Sables d'Anvers et probablement des Sables d'Edegem que par des données radiométriques, avec un âge un peu plus ancien (Vandenberghe *et al.* 1998).

Les Sables d'Anvers sont des sables vert foncé très glauconitiques, contenant des galets de phosphates et plusieurs niveaux riches en mollusques. Les faciès sédimentaires indiquent des conditions de dépôt très peu profond et proche de la côte. Au niveau biostratigraphique, les Sables d'Anvers sont légèrement plus jeunes que les Sables d'Edegem (Vandenberghe *et al.* 1998), et ont été déposés du Burdigalien terminal / Langhien au Serravalien moyen (Louwye *et al.* 2000: dinoflagellés), ce qui correspond à la fin du Miocène inférieur et une partie du Miocène moyen. Des analyses radiométriques sur les glauconites à différents niveaux (n1- n3) dans les Sables d'Anvers donnent des âges apparents

de 25 Ma (n1) et 20 Ma (n2) par la méthode K-Ar et de 21.5 Ma (n2) et 18.5 Ma (n3) par la méthode Rb-Sr. Ces âges doivent être interprétés comme des âges approximatifs maximum de dépôt (Odin & Kreuzer, 1988). Un hiatus important a cependant été détecté dans les Sables d'Anvers sur base de zonations à *Bolboforma*; ce hiatus permet de supposer un âge Miocène supérieur pour la partie supérieure de l'unité (Spiegler, 2001). Malgré la rareté des données stratigraphiques précises accompagnant les spécimens de mammifères marins des collections de l'IRSNB, une proportion significative des odontocètes de la région d'Anvers provient vraisemblablement des Sables d'Anvers. Il est fort probable que la plupart des eurhinodelphinidés et les squalodontidés ont été découverts dans cette unité, essentiellement au Fort n° 4, *Vieux-Dieu*, à Mortsels. Cette affirmation doit cependant être nuancée pour les ziphiidés (baleines à bec), dont une partie au moins provient des Sables de Deurne et peut-être même du Pliocène inférieur. Pour les espèces détaillées dans ce travail, la position stratigraphique sera discutée au cas par cas.

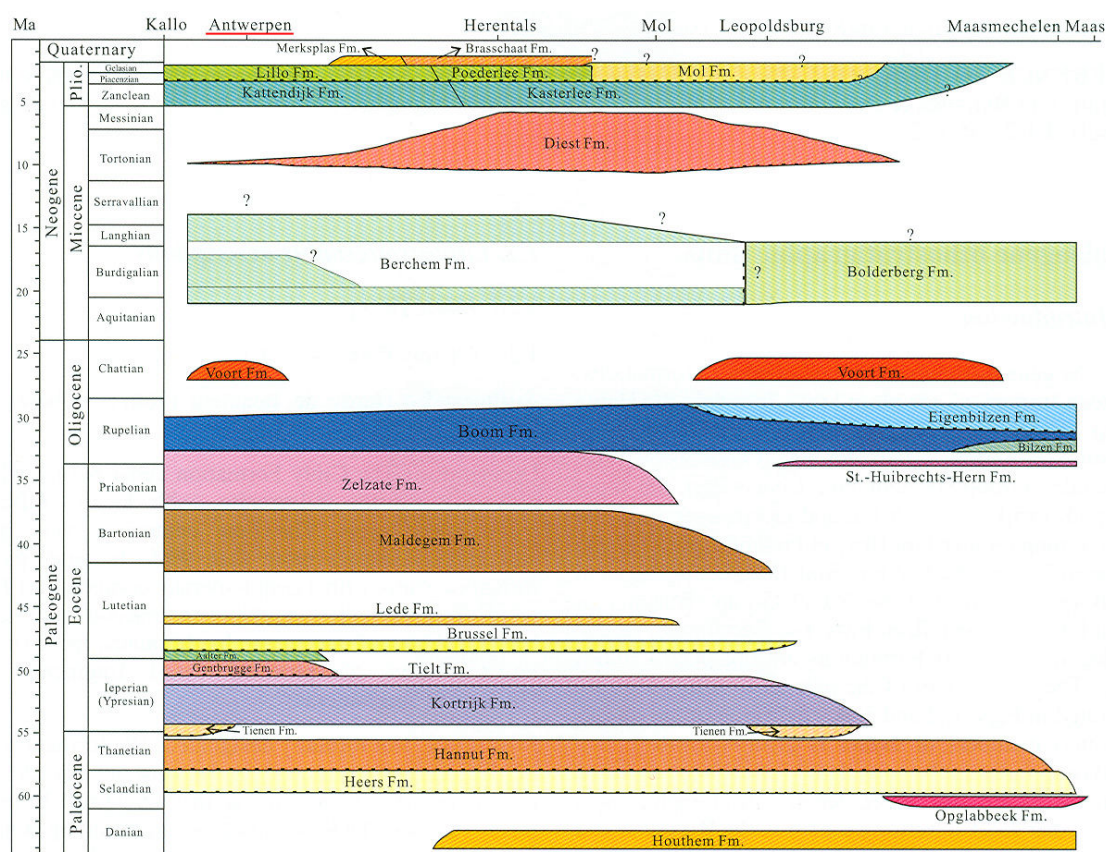


Fig. 5. Formations paléogènes et néogènes le long d'un transect de Kallo à la Meuse (Laga *et al.* 2004). Epaisseur de la Fm de Berchem = 100m, Fm de Diest = 70-185m, Fm de Kattendijk = 7.5-12.5m. Des hiatus importants sont présents dans la Fm de Berchem et entre celle-ci et la Fm de Diest.

1.2.2. Formation de Diest

Les Sables de Deurne, Formation de Diest, sont séparés de la Formation de Berchem, incluant les trois membres détaillés ci-dessus, par un important hiatus (Fig. 5). Une phase d'érosion a

précédé le dépôt de ces sables glauconifères à grains très fins à fins, riches en bivalves, bryozoaires, et terriers calcaires de vers, en milieu marin peu profond. Les études biostratigraphiques rapportent les Sables de Deurne au Miocène supérieur (Louwey, 2002).

1.2.3. Formation des Sables du Kattendijk

Les premiers dépôts du Pliocène à Anvers sont les Sables du Kattendijk, contenant un gravier de base à nodules de phosphates. Cette formation est composée de sables fins contenant des proportions variables de mollusques et de glauconite (Vandenberghe *et al.* 1998). Ils sont datés par biostratigraphie du Pliocène inférieur (Louwey *et al.* 1999, 2004).

1.2.4. Formation de Lillo

Les couches plus jeunes du Pliocène, la Formation de Lillo incluant les Sables de Luchtbal, les Sables de Oorderen, les Sables de Kruisschans et les Sables de Merksem, ne sont pas détaillées ici, puisqu'elles n'interviennent pas dans ce travail.

1.3. PRÉSENTATION DU SOUS-ORDRE ODONTOCETI

Les premiers cétacés apparaissent dans le registre fossile durant l'Eocène inférieur (~ 53 Ma). Ces formes archaïques, montrant déjà une série d'adaptations au milieu aquatique (e.g., l'allongement du museau, le déplacement postérieur des narines, la réduction progressive du membre postérieur, etc.) mais conservant des similitudes avec les mammifères terrestres, appartiennent au groupe non-monophylétique des archaeocètes.

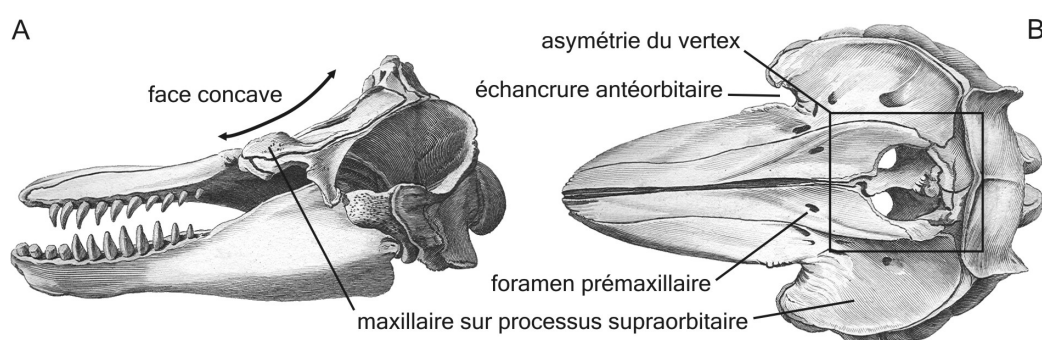


Fig. 6. Crâne du delphinidé actuel *Orcinus orca* (mod. de Cuvier, 1823), montrant les principales synapomorphies du sous-ordre Odontoceti. A. Vue latérale. B. Vue dorsale.

Ce groupe est remplacé dès l'Oligocène par les premiers mysticètes (sous-ordre des baleines à fanons) et les premiers odontocètes (sous-ordre des cétacés à dents). Alors que les mysticètes perdent progressivement leurs dents et développent un système de filtrage de l'eau leur permettant de capturer simultanément un nombre important de proies de petite taille,

l'ensemble des odontocètes actuels possèdent une série de structures liées à la production de sons à haute fréquence et à la réception de leur l'écho (processus d'écholocalisation). Le sous-ordre Odontoceti est défini par une série de synapomorphies, dont: (1) une face concave (correspondant chez les odontocètes actuels à la présence d'un melon), (2) un vertex asymétrique, (3) le maxillaire couvrant le processus supraorbitaire, (4) la présence d'un foramen prémaxillaire et (5) d'une échancrure antéorbitaire (e.g., Messenger & McGuire, 1998) (Fig. 6). Les groupes les plus archaïques de l'Oligocène, conservant une dentition hétérodonte primitive, sont connus par un nombre peu élevé de spécimens et leur étude ne s'est développée que récemment (e.g., Fordyce, 1994, 2002).

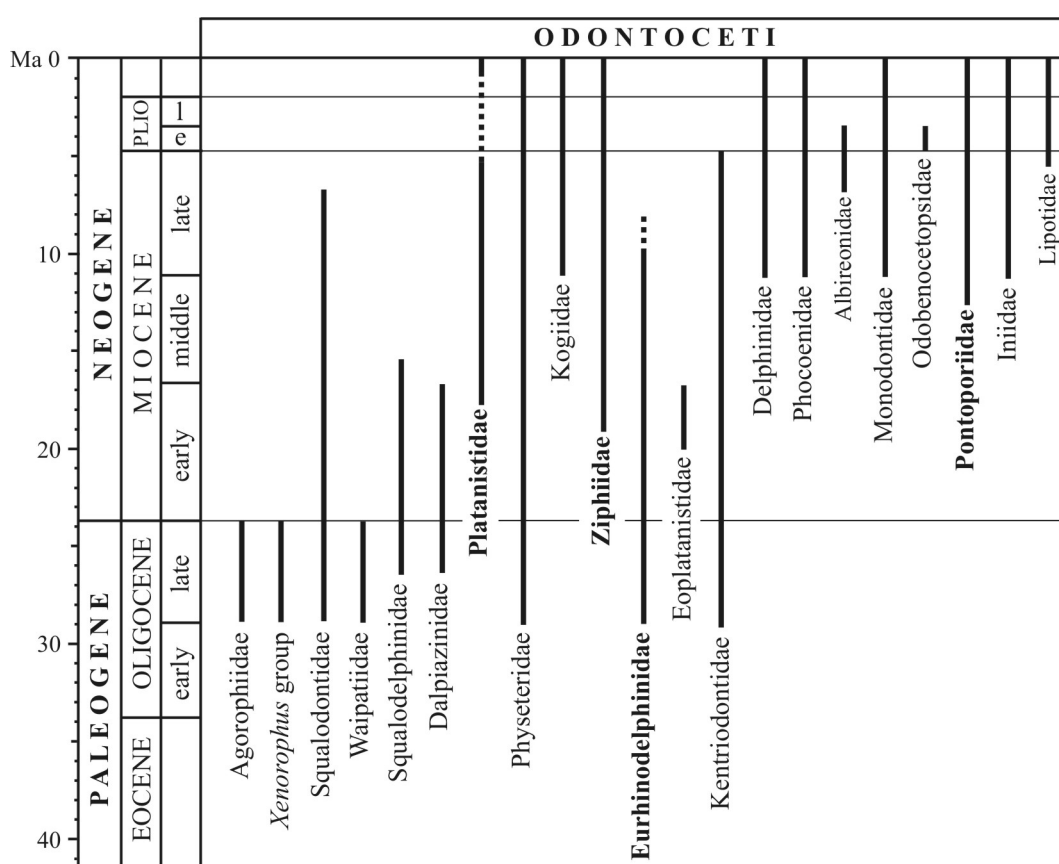


Fig. 7. Extension stratigraphique des familles d'odontocètes fossiles et actuelles (mod. de Fordyce & Muizon, 2001). En gras, les familles traitées dans ce travail.

Plusieurs familles, incluant un nombre significatif d'espèces longirostres, traversent la limite Oligocène-Miocène et se diversifient durant le Miocène inférieur à moyen (*Eurhinodelphinidae*, *Kentriodontidae*, *Squalodelphinidae* et *Squalodontidae*) (Fig. 7). Ces familles sont ensuite progressivement remplacées par des membres des familles modernes, avant la limite Miocène-Pliocène. Ces dernières envahissent alors la plupart des environnements marins et même fluviaux, à toutes les latitudes. Environ 72 espèces

actuelles d'odontocètes se répartissent dans 10 familles: Ziphiidae (baleines à bec, 6 genres, 20 espèces), Physeteridae (cachalots, 1 genre mono-spécifique *Physeter*), Kogiidae (cachalots nains, 2 espèces dans le genre *Kogia*), les dauphins de rivières Platanistidae (Inde et Pakistan, 2 espèces dans le genre *Platanista*), Pontoporiidae (côte est d'Amérique du Sud, 1 genre mono-spécifique *Pontoporia*), Iniidae (Amazone, 1 genre mono-spécifique *Inia*) et Lipotidae (Yang-Tsé, 1 genre mono-spécifique *Lipotes*, au bord de l'extinction), Delphinidae (vrais dauphins, 17 genres, 36 espèces, incluant entre autres le dauphin commun *Delphinus delphis* et l'orque *Orcinus orca*), Phocoenidae (marsouins, 3 genres, 6 espèces) et Monodontidae (narval et bélouga, 2 genres mono-spécifiques) (Berta & Sumich, 1999; Fordyce & Muizon, 2001).

1.4. JUSTIFICATION DU CHOIX DES FAMILLES ÉTUDIÉES

Etant donné la quantité énorme de spécimens de mammifères marins du Néogène d'Anvers préservés à l'IRSNB, il s'est rapidement avéré indispensable de réduire le nombre de taxons à réviser. Malgré la découverte récente de plusieurs spécimens de mysticètes (baleines à fanons) (e.g., Bosselaers *et al.* 2004), et bien que ce sous-ordre représente le plus grand volume de matériel, la collection est basée sur un nombre très important de pièces post-crâniennes – essentiellement des vertèbres – et le matériel crânien est assez fragmentaire. Quelques espèces sont en cours de révision (M. Bisconti, 2003, comm. pers.; M. Elstrup Steeman, 2004, comm. pers.). De même, la rareté des pièces crâniennes et le caractère isolé de la plupart des spécimens de pinnipèdes (phoques, otaries et morses), bien que beaucoup moins encombrants, ne permettent probablement pas une étude systématique aussi productive que celle des odontocètes. De plus, une partie des pinnipèdes ont déjà été révisés (Ray, 1976; Deméré, 1994). Les siréniens sont eux peu nombreux et bien connus (Sickenberg, 1934).

Au fur et à mesure de l'inventaire des spécimens d'odontocètes, deux familles se sont rapidement isolées par le nombre élevé de spécimens en général, de pièces crâniennes en particulier, et par leur niveau de préservation. Les eurhinodelphinidés (dauphins longirostres) et les ziphiidés (baleines à bec) sont en effet mieux préservés, quantitativement et qualitativement, que les physeteridés (cachalots), les squalodontidés ou les kentriodontidés. En ne prenant en compte que les pièces crâniennes (crânes ou fragments), Abel (1901, 1902, 1905) identifie pour les eurhinodelphinidés 40 spécimens répartis dans trois espèces du genre *Eurhinodelphis* du Bus, 1867, *E. cocheteuxi* du Bus, 1867, *E. longirostris* du Bus, 1872, et *E. cristatus* (du Bus, 1872), et pour les ziphiidés 86 spécimens dans cinq espèces et cinq genres: *Palaeoziphius scaldensis* du Bus, 1872, *Cetorhynchus atavus* Abel, 1905, *Mioziphius belgicus* Abel, 1905, *Choneziphius planirostris* (Cuvier, 1823), et *Mesoplodon longirostris* (Cuvier, 1823).

Comme souligné plus haut, les dernières révisions systématiques globales des représentants belges de ces deux familles, visiblement bien diversifiées dans le Néogène d'Anvers, datent du début du vingtième siècle. Or, depuis les travaux de Abel, de nombreuses descriptions d'odontocètes d'autres gisements se sont référés à ses conclusions systématiques (e.g., pour les eurhinodelphinidés Kellogg, 1925; Myrick, 1979; Pilleri, 1985; Muizon, 1988a; pour les ziphiidés Muizon, 1984, 1991; Bianucci *et al.* 1992).

1.5. OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

1.5.1. Présentation des problématiques

a. Eurhinodelphinidae

Les eurhinodelphinidés sont une famille éteinte d'odontocètes modérément diversifiée, connue de l'Oligocène supérieur au Miocène, et dont la répartition paléo-géographique est assez vaste; des eurhinodelphinidés sont décrits en Europe de l'ouest (Belgique, France, Italie), sur les côtes est et ouest des Etats-Unis, en Patagonie, en Australie, et peut-être même en Géorgie et en Azerbaïdjan. La principale caractéristique morphologique de ces odontocètes de taille petite à moyenne est l'allongement important de la partie prémaxillaire édentée du rostre, au-delà de l'extrémité antérieure de la mandibule (Fig. 8).

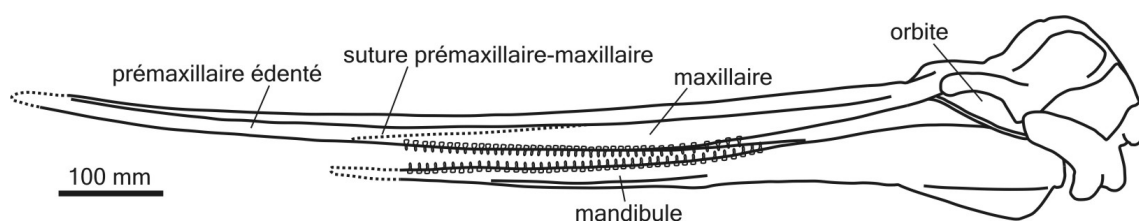


Fig. 8. Reconstruction schématique du crâne et de la mandibule d'un eurhinodelphinidé, *Xiphiacetus bossi* (Kellogg, 1925), du Miocène de la côte est des Etats-Unis, en vue latérale gauche.

Au-delà d'une indispensable révision systématique, plusieurs problématiques se présentent à propos des eurhinodelphinidés. Les relations phylogénétiques de cette famille avec les autres groupes éteints et actuels d'odontocètes sont floues, en partie à cause du manque de caractères dérivés la définissant. Les eurhinodelphinidés ont été considérés dans les études les plus récentes comme groupe-frère des squalodontidés + squalodelphinidés (Barnes, 1990), groupe-frère des eoplatanistidés dans une super-famille elle-même groupe-frère des Delphinida (Muizon, 1991; Fordyce, 1994). Cette dernière analyse est la seule à avoir été entreprise à l'aide d'un critère d'optimalité (la parcimonie), mais Fordyce (1994) a suggéré que la question de ce lien avec les Delphinida nécessite une étude plus approfondie. Dans une étude morphologique générale des cétacés, Geisler & Sanders (2003) positionnent le seul *Eurhinodelphis* au sein des platanistidés, dans la super-famille Platanistoidea.

Les relations phylogénétiques entre les différents genres placés dans la famille sont également mal connues, et les propositions de Muizon (1991) à ce sujet méritent une discussion à la lumière de données systématiques actualisées.

La morphologie spécialisée du crâne des eurhinodelphinidés a donné lieu à quelques interprétations fonctionnelles et écologiques, la plus développée étant celle de Myrick (1979) à partir des eurhinodelphinidés de la côte est des Etats-Unis. Les liens éventuels entre leur mode de vie, leur extinction avant la fin du Miocène, et les événements physiques marquant cette période seront discutés.

b. Ziphiidae (baleines à bec)

Les ziphiidés sont une famille d'odontocètes de taille moyenne à grande apparaissant dans le registre fossile durant le Miocène. Les 21 espèces actuelles connues à ce jour (plusieurs espèces ont été décrites récemment) se répartissent dans six genres. Pour certaines de ces espèces, aucune observation fiable hors échouages n'existe et elles ne sont décrites qu'à partir de quelques spécimens; l'écologie de la plupart des taxons est relativement mal connue. Cette discrétion des ziphiidés est probablement partiellement due au fait que certaines des espèces sont effectivement très rares (Mead, 1989), mais le mode de vie de ces animaux joue un rôle prépondérant; la plupart des ziphiidés actuels pour lesquels des données écologiques existent se nourrissent en profondeur, principalement de calmars mais également de poissons, à une distance considérable des côtes (par exemple sur le fond du talus continental), et se tiennent généralement à l'écart des bateaux (e.g., Mead, 1989; McLeod *et al.* 2003).

La principale spécialisation anatomique des ziphiidés est une diminution importante de la taille et du nombre de dents. La plupart des espèces actuelles ne possèdent plus qu'une ou deux paires de dents mandibulaires, qui ne sont habituellement fonctionnelles que chez les mâles adultes, pour lesquels elles peuvent atteindre une taille considérable. Cette réduction dentaire est vraisemblablement liée à un mode de nutrition par aspiration ('suction-feeding', Heyning & Mead, 1996). La présence de quelques grandes dents chez les mâles adultes constitue très certainement un caractère sexuel secondaire; elles sont vraisemblablement utilisées comme armes lors de combats intraspécifiques (e.g., Heyning, 1984; McLeod, 2002).

Une partie des espèces fossiles sont décrites à partir de rostres, de fragments de rostres, ou de mandibules. Les espèces pour lesquelles au moins une partie du crâne cérébral a été décrite et figurée sont *Ninoziphius platyrostris* Muizon, 1983, du Pliocène inférieur du Pérou, *Messapicetus longirostris* Bianucci *et al.* 1992, du Miocène supérieur d'Italie, *Tusciziphius crispus* Bianucci, 1997 du Pliocène inférieur d'Italie, et les espèces d'Anvers *Choneziphius planirostris* (Cuvier, 1823) et *Ziphirostrum belgicus* (Abel, 1905). Les deux dernières sont les seules pour lesquelles plusieurs crânes sont décrits.

Les relations phylogénétiques entre les genres actuels ont été envisagées par Moore (1968), Messenger & McGuire (1998) et Geisler & Sanders (2003) au niveau morphologique. Quelques genres fossiles ont été inclus dans les analyses de Muizon (1991) et Bianucci *et al.* (1994). Les analyses moléculaires récentes, ayant comme principal objet l'identification spécifique de spécimens de *Mesoplodon*, n'ont, elles, donné que peu de résultats significatifs quant aux relations entre genres (e.g., Dalebout *et al.* 2002). L'ajout de taxons fossiles dans l'analyse phylogénétique de la famille permettra d'affiner la définition des sous-familles et de discuter la polarité de certains caractères.

Le rostre de la plupart des taxons du Néogène d'Anvers est caractérisé par une pachyostéosclérose prononcée (os très dense et épaissi), produisant une augmentation du poids de l'avant du crâne, sous des formes variables d'un taxon à l'autre. Cette caractéristique sera confrontée aux principales hypothèses tentant d'expliquer la fonction du rostre très dense de quelques espèces actuelles de ziphiidés (Heyning, 1984; Zioupos *et al.* 1997; Buffrénil *et al.* 2000; McLeod, 2002). Les conclusions au niveau de l'anatomie fonctionnelle des taxons fossiles seront intégrées dans l'histoire évolutive de la famille.

1.5.2. Méthodes

a. Systématique

Ce travail se divise donc naturellement en deux parties principales, d'un côté l'étude des eurhinodelphinidés, de l'autre, celle des ziphiidés. La révision systématique de chacune des familles tient compte de l'ensemble des spécimens incluant au moins des fragments de crâne des collections de l'IRSNB, y compris un certain nombre de pièces n'ayant jamais été figurées. Des spécimens provenant de collections privées et de fouilles récentes permettent un apport d'informations au niveau anatomique et stratigraphique. La description détaillée des crânes et leur comparaison avec d'autres taxons permettent l'élaboration d'une diagnose différentielle (= définition des taxons les uns par rapport aux autres).

Pour les eurhinodelphinidés, les trois espèces identifiées par Abel (1901, 1902), *Eurhinodelphis cocheteuxi*, *E. cristatus* et *E. longirostris* (= *Schizodelphis longirostris sensu* Muizon, 1988a) sont révisées en détail. La prise en compte des collections importantes de la côte est des Etats-Unis (USNM, Washington DC) et du nord-est de l'Italie (MGPD, Padoue) permettent l'élargissement de la révision à la plupart des espèces les mieux connues d'eurhinodelphinidés.

Le genre *Cyrtodelphis* a été créé par Abel (1899) pour une série de dauphins à long rostre du Miocène européen. Certains membres du genre ont été rapportés par Muizon (1988a) à la famille des eurhinodelphinidés, en particulier l'espèce *Cyrtodelphis sulcatus* pour laquelle le nom de genre *Schizodelphis* est rétabli par priorité sur *Cyrtodelphis*, et d'autres à la famille des Eoplatanistidae. Dans ce cadre, les quelques pièces du Miocène d'Anvers

attribuées par Abel (1905) au genre *Cyrtodelphis* – un rostre sub-complet, une face partielle, des fragments de rostre et de mandibule, et un tympanique – font l’objet d’une révision systématique.

Concernant les ziphiidés, les espèces *Choneziphius planirostris* et *Mioziphius belgicus*, connues par de nombreuses pièces crâniennes, sont investiguées plus en profondeur, alors que *Palaeoziphius scaldensis* et *Cetorhynchus atavus*, dont la définition est seulement basée sur des fragments de mandibule, et *Mesoplodon longirostris* ne sont que brièvement commentés. Les conclusions d’Abel (1905) sont principalement confrontées aux études préliminaires de du Bus (1868, 1872), qui proposait alors un nombre bien plus important d’espèces.

En annexe, les affinités systématiques de *Protophocaena minima* Abel, 1905, un petit odontocète précédemment attribué à la famille des phocoenidés (marsouins), sont discutées en tenant compte de la découverte récente de plusieurs nouveaux spécimens dans le Miocène de Belgique et des Pays-Bas.

b. Phylogénie

Les relations phylogénétiques entre les genres de chaque famille sont ensuite investiguées, en incluant les taxons les mieux connus. Pour les deux familles, une analyse cladistique utilisant le critère de parcimonie implémenté dans le logiciel Paup* (version 4.0 beta 10) est effectuée. De plus, une analyse cladistique plus générale, visant à résoudre les relations phylogénétiques des eurhinodelphinidés avec les autres familles d’odontocètes actuels et fossiles, est entreprise. Les résultats sont confrontés aux rares analyses phylogénétiques incluant les eurhinodelphinidés (e.g., Muizon, 1991; Fordyce, 1994). Les relations entre familles actuelles qui ressortent de l’analyse sont comparées avec les cladogrammes obtenus récemment par diverses techniques d’analyse morphologique (e.g. Heyning, 1989; Messenger & McGuire, 1998) et moléculaire (séquences de gènes mitochondriaux, de gènes nucléaires, SINE, e.g. Cassens *et al.* 2000; Hamilton *et al.* 2001; Nikaido *et al.* 2001).

Enfin, nous avons tenté une analyse de la matrice de caractères morphologiques au moyen du maximum de vraisemblance, un critère d’optimalité qui permet de tenir compte de la longueur des branches au sein de l’arbre phylogénétique.

c. Paléoécologie

Les conclusions anatomiques, systématiques et phylogénétiques permettront de commenter la paléo-écologie et l’histoire évolutive des eurhinodelphinidés et des ziphiidés.

