



**HAL**  
open science

# Révision du genre *Democricetodon* (Mammalia, Rodentia, Cricetinae) et dynamique des faunes de rongeurs du Néogène d'Europe occidentale : évolution, paléobiodiversité et paléobiogéographie

Olivier Maridet

## ► To cite this version:

Olivier Maridet. Révision du genre *Democricetodon* (Mammalia, Rodentia, Cricetinae) et dynamique des faunes de rongeurs du Néogène d'Europe occidentale : évolution, paléobiodiversité et paléobiogéographie. Paléontologie. Université Claude Bernard - Lyon I, 2003. Français. NNT : . tel-00644200

**HAL Id: tel-00644200**

**<https://theses.hal.science/tel-00644200>**

Submitted on 23 Nov 2011

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° 68 2003

Année: 2003

THESE

Présentée

Devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD – LYON1

Pour l'obtention

Du DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 25 avril 2002)

présentée et soutenue publiquement le  
17 juin 2003

par

Olivier MARIDET

TITRE :

**Révision du genre *Democricetodon* (Mammalia, Rodentia, Cricetinae) et  
dynamique des faunes de rongeurs du Néogène d'Europe occidentale :  
évolution, paléobiodiversité et paléobiogéographie**

Directeur de thèse : Serge LEGENDRE

Co-encadrant : Pierre MEIN

JURY : Mr. Jean-Pierre AGUILAR (Rapporteur)  
Mr. Jordi AGUSTI (Rapporteur)  
Mr. Gilles ESCARGUEL  
Mr. Christophe LECUYER (Président du Jury)  
Mr. Sevket SEN

## Avant propos

L'étude réalisée dans le cadre de ce doctorat a donné lieu à des publications. Les résultats et observations issus de ces publications sont résumés et intégrés dans le manuscrit.

### Liste des publications :

COUËFFE, R., et O. MARIDET. 2003. Découverte de deux gisements à micromammifères du Burdigalien supérieur dans la Molasse Marine du bassin de Digne (Alpes de Haute-Provence, SE France) - Implications stratigraphiques et tectoniques. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 96 : 197-207.

GINSBURG, L., O. MARIDET, et P. MEIN. 2001. Un Ailurinae (Mammalia, Carnivora, Ailuridae) dans le Miocène moyen de Four (Isère, France). *Geodiversitas* 23(1) : 81-85.

LEGENDRE, S., S. MONTUIRE, et O. MARIDET. Soumis. Rodents and climate: a model for estimating past temperatures using sigmodontines as analogue for old world cricetines (Mammalia, Rodentia, Muridae s.l.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

MARIDET, O. 2002. Proposition of dating a Miocene Alpine tectonic event using mammal biochronology: example of the Four karst filling. *Geodinamica Acta* 15(3) : 179-184.

MARIDET, O., D. BERTHET, et P. MEIN. 2000. Un nouveau gisement karstic polyphasé Miocène moyen de Four (Isère) : étude des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) et description de *Democricetodon fourensis* nov. sp. *Géologie de la France* 2000(2) : 71-79.

MARIDET, O., P. MEIN, et S. LEGENDRE. Manuscrit. European regional paleobiogeography from the late Oligocene to the mid Pliocene based on rodents and lagomorphes. A soumettre à *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*

MONTUIRE, S., S. LEGENDRE, et O. MARIDET. Sous presse. Estimations of Late Miocene/Early Pliocene climate in Europe using rodents. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

---

## Remerciements

A mon sens, un doctorat n'est pas qu'une expérience scientifique, c'est également une aventure humaine, avec des collaborations, des rencontres, des amitiés et parfois des déceptions. Parmi toutes les personnes de mon entourage ou que j'ai rencontré durant ces trois années, il me tient à cœur de remercier celles qui ont contribué directement ou indirectement à la réalisation de ce travail.

Pour commencer, au sein même du laboratoire de Lyon, j'ai eu de nombreuses fois l'occasion de discuter avec Gilles Dromart, Gilles Escarguel, Catherine Girard, Marguerite Hugueney, Bernard Sigé, Jean-Pierre Suc et Philippe Thierry-Bastien. Outre l'aide et les conseils qu'ils m'ont apportés, j'ai aimé discuter avec eux pour leur ouverture d'esprit et leur simplicité.

C'est par ailleurs dans le cadre du laboratoire que j'ai réalisé l'étude morphométrique sur les contours de molaires, grâce à un financement de la région Rhône-Alpes sur le projet Emergence « Rythmes, modalités et contraintes de l'évolution morphologique » qui a permis l'installation d'une station d'étude. Sabrina Renaud et Sophie Passot m'ont appris à utiliser ce matériel et m'ont guidé dans cette étude.

Les amis qui font partie de mon entourage au sein du laboratoire ont également contribué à l'avancement de ma thèse. Au quotidien Romain Amiot, Célia Beaudouin, Loïc Costeur, Marie-Anne Heran, Antoine Louchart, Marie-Pierre Louis, Angélique Monguillon-Douillet, Mathieu Rousseau, Berengère Savary et Andréa Valli m'ont apporté leurs encouragements. Toutes les discussions (scientifiques ou pas) que j'ai eues avec eux sont toutes de bon souvenir de ces années de thèse, je remercie chacun d'eux pour leur amitié, avec un clin d'œil tout particulier à Hélène Jousse que je connais depuis longtemps maintenant et qui fini sa thèse en même temps que moi.

En dehors du laboratoire, une de mes premières collaborations fut avec Fabio Parenti, que j'ai rencontré grâce à Claude Guérin et Martine Faure. C'est avec lui que j'ai participé à une mission archéologique en Jordanie, et je lui dois les connaissances que j'ai en matière de fouille et de prospections archéologiques. J'ai également collaboré avec Renaud Couëffé avec qui j'ai eu plaisir à travailler sur le terrain, alors qu'il commençait lui aussi sa thèse. Enfin, je remercie également Daniel Chessel de m'avoir reçu et conseillé sur le traitement des données que j'ai acquises au cours de mon doctorat.

Par la suite, la comparaison du matériel fossile entre les différentes régions m'a aussi donné l'occasion de séjourner à l'étranger et de visiter les collections de Bâle et de Munich grâce à un financement de l'Institut Français de Biodiversité : IFB 2001 : « Dynamique évolutive de la diversité des faunes de rongeurs du Néogène au récent : structuration géographique, contrôle environnemental et régulation par les interactions biotique ». Kurt Heissig à Munich et Burkart Engesser à Bâle m'ont accueilli chaleureusement, ils sont restés très disponibles, ils ont ainsi rendu mes séjours à l'étranger très agréables. Je remercie également Ursula Göhlich pour son amitié et pour la visite du « Munich by Night ».

J'ai également visité les collections de Montpellier où Jean-Pierre Aguilar m'a non seulement accueilli avec toute la sympathie et la gentillesse qui le caractérise mais m'a également aidé tout au long de ma thèse. Je le remercie particulièrement pour sa confiance et son intérêt pour mon travail, qui m'ont beaucoup aidé.

Mon séjour à Utrecht à l'occasion d'un congrès fut plus court également mais très sympathique, je tiens à remercier Hans De Bruijn, Jan A. van Dam et Wilma Wessels pour la qualité de leur accueil.

Je tiens également à remercier Jordi Agustí, Gudrun Daxner-Höck, Francis Duranthon, Volker Fahlbusch, János Hír, Daniel Kálin, Thomas Mörs et Carmen Sésé qui ont eu la gentillesse de répondre à mes courriers et de m'envoyer leurs publications.

Pour le suivi de ma thèse, plusieurs personnes doivent être remerciées tout particulièrement. Jean-Pierre Suc, Sabrina Renaud et Sophie Montuire ont accepté de faire partie du comité de pilotage de ma thèse. J'ai apprécié à sa juste valeur l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail ainsi que le temps qu'il ont investi à juger l'avancée de ma thèse. Dans le cadre de l'école doctorale, Fabrice Cordey et Jean-Pierre Flandrois ont également montré un intérêt tout particulier au suivi et au bon déroulement de mon travail, ce dont je leur sais gré.

Pierre Mein, qui avait déjà supervisé mes mémoires de maîtrise et de DEA a également participé à l'encadrement direct de mon travail de thèse. Bien qu'aillant fait valoir ses droits à la retraite, Pierre Mein a continué à me conseiller et à m'encadrer durant le doctorat. Il m'a entre autre fourni tout le matériel fossile disponible sur la région de Lyon et m'a accordé sa confiance pour l'étudier. Enfin, Serge Legendre en tant que directeur de thèse a suivi mon travail avec patience depuis quatre ans, je tiens à lui exprimer toute ma gratitude pour m'avoir confié ce sujet de thèse et m'avoir guidé dans sa réalisation.

Pour finir, je rends hommage à ma famille et tout particulièrement à mes parents pour m'avoir soutenu et encouragé durant toutes ces années jusqu'à la fin de ce doctorat.

Je remercie également les rapporteurs et membres du jury pour leur participation et leur disponibilité.

---

## Sommaire

<b>Résumé</b> .....	<b>9</b>
<b>Introduction</b> .....	<b>11</b>
<b>Cadre géographique et climatique au cours du Néogène</b> .....	<b>13</b>
<b>Matériel et méthode</b> .....	<b>17</b>
Etude systématique et morphométrique du matériel.....	17
Données fauniques .....	23
Echelle chronologique.....	26
<b>Etude systématique</b> .....	<b>27</b>
Etat des connaissances sur les Cricetidae .....	27
Nomenclature .....	30
Etude morphométrique .....	33
Homogénéité du matériel fossile .....	95
Interprétation phylogénique.....	95
<b>Biochronologie</b> .....	<b>113</b>
Région de Lyon .....	113
Autres régions .....	143
<b>Etude Morphométrique du genre <i>Megacricetodon</i></b> .....	<b>145</b>
Bilan des connaissances .....	145
Résultats de la MANOVA.....	147
Evolution de taille .....	148
Evolution de forme.....	149
Découplage taille-forme .....	157
Vitesse évolutive .....	158
Conclusions .....	164
<b>Contrôle de la biodiversité et contexte paléogéographique</b> .....	<b>167</b>
Evolution spatiale.....	167
Evolution temporelle .....	183
Contrôle de la biodiversité.....	193
<b>Conclusions</b> .....	<b>197</b>
Evolution biologique et répartition géographique .....	197
Perspectives.....	199
<b>Bibliographie</b> .....	<b>201</b>
<b>Planches</b> .....	<b>213</b>
<b>Annexes</b> .....	<b>229</b>

## Table des matières

<b>Résumé .....</b>	<b>9</b>
<b>Introduction .....</b>	<b>11</b>
<b>Cadre géographique et climatique au cours du Néogène.....</b>	<b>13</b>
<b>Contextes tectonique et géographique.....</b>	<b>13</b>
<b>Contextes climatique et environnemental .....</b>	<b>14</b>
<b>Matériel et méthode.....</b>	<b>17</b>
<b>Etude systématique et morphométrique du matériel.....</b>	<b>17</b>
<i>Oryzomys</i> .....	17
<i>Democricetodon</i> .....	18
<i>Megacricetodon</i> .....	18
Mesures.....	18
Morphométrie sur le contour des dents.....	19
Numérisation du contour.....	19
Estimation de l'erreur.....	20
Standardisation de la taille .....	21
Analyse de variance multivariée (MANOVA).....	21
Analyse canonique discriminante.....	21
<b>Données fauniques.....</b>	<b>23</b>
Quantification des affinités fauniques régionales .....	23
<b>Echelle chronologique .....</b>	<b>26</b>
<b>Etude systématique .....</b>	<b>27</b>
<b>Etat des connaissances sur les Cricetidae.....</b>	<b>27</b>
<b>Nomenclature.....</b>	<b>30</b>
<b>Etude morphométrique.....</b>	<b>33</b>
<i>Oryzomys</i> .....	33
<i>Oryzomys flavescens</i> .....	33
<i>Democricetodon</i> .....	35
<i>Democricetodon affinis</i> .....	35
Population type.....	35
Autres populations.....	37
<i>Democricetodon freisingensis</i> .....	42
Population type.....	42
Autres populations.....	43
<i>Democricetodon brevis</i> .....	49
Population type.....	49
Autres populations.....	50
<i>Democricetodon gracilis</i> .....	59
Population type.....	59
Autres populations.....	60
<i>Democricetodon mutilus</i> .....	68
Population type.....	68
Autres populations.....	70
<i>Democricetodon gaillardi</i> .....	83
Population type.....	83

Autres populations .....	83
<i>Democricetodon fourensis</i> .....	89
Population type .....	89
Autres populations .....	90
<b>Homogénéité du matériel fossile .....</b>	<b>95</b>
<b>Interprétation phylogénique .....</b>	<b>95</b>
<b>Biochronologie .....</b>	<b>113</b>
<b>Région de Lyon .....</b>	<b>113</b>
Vieux-Collonges .....	113
CD 24 .....	123
La Grive L3 .....	125
La Grive L5 .....	129
Four .....	131
La Grive L7 .....	134
La Grive M .....	139
<b>Autres régions .....</b>	<b>143</b>
<b>Etude morphométrique du genre <i>Megacricetodon</i> .....</b>	<b>145</b>
<b>Bilan des connaissances .....</b>	<b>145</b>
Age des localités .....	145
<b>Résultats de la MANOVA .....</b>	<b>147</b>
<b>Evolution de taille .....</b>	<b>148</b>
<b>Evolution de forme .....</b>	<b>149</b>
Les trois régions .....	150
Languedoc-Roussillon .....	152
Centre-Est .....	153
Baden-Württemberg et Bavière .....	154
Comparaison entre les régions .....	155
<b>Découplage taille-forme .....</b>	<b>157</b>
<b>Vitesse évolutive .....</b>	<b>158</b>
Vitesse de changement sur les axes canoniques .....	158
Vitesse de changement en valeur euclidienne .....	161
Espaces morphologiques communs .....	161
Languedoc-Roussillon .....	161
Centre-Est .....	163
Baden-Württemberg & Bavière .....	163
Espaces morphologiques régionaux .....	163
<b>Conclusions .....</b>	<b>164</b>
Contrôle évolutif et échelle régionale .....	164
<b>Contôle de la biodiversité et contexte paléogéographique .....</b>	<b>167</b>
<b>Evolution spatiale .....</b>	<b>167</b>
Contexte paléobiogéographique .....	167
Distribution des richesses spécifique et familiale .....	168
Diversité de Gliridae, Cricetidae et Muridae .....	178
<b>Evolution temporelle .....</b>	<b>183</b>
Estimation de la biodiversité .....	183
Richesse spécifique .....	184
Richesse familiale .....	184

---

Indice de diversité de Shannon.....	185
Renouvellements fauniques.....	186
Evolution des richesses spécifiques et familiales.....	189
<b>Contrôle de la Biodiversité .....</b>	<b>193</b>
Au niveau régional.....	193
Au niveau européen .....	193
Biodiversité, climat et géographie .....	195
Biodiversité et structure des communautés de rongeurs .....	195
Importance de l'échelle d'étude.....	196
<b>Conclusions .....</b>	<b>197</b>
Evolution biologique et répartition géographique.....	197
Perspectives.....	199
<b>Bibliographie.....</b>	<b>201</b>
<b>Planches .....</b>	<b>213</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>229</b>
Annexe 1 .....	231
Annexe 2 .....	232
Annexe 3 .....	243



## Résumé

De nombreux changements affectent les faunes de mammifères d'Europe au cours du Miocène (-25 à -5 Ma) en relation à un changement climatique majeur conduisant l'Europe vers un climat tempéré que nous connaissons aujourd'hui. A l'échelle du Néogène, le Miocène se caractérise donc comme une période de transition assurant la continuité entre des faunes anciennes, héritées du Paléogène et des faunes modernes qui préfigurent la structuration des communautés fauniques du Quaternaire. Parmi tous ces changements, une famille de rongeurs présente une évolution importante au cours du Miocène, qui apparaît comme symptomatique des bouleversements qui affectent l'ensemble des faunes : Les Cricetinae (Mammalia, Rodentia, Muridae). Au cours du Miocène moyen, les Cricetinae connaissent une diversification et une abondance inégalées en Europe et équivalentes à ce qui est observable chez les Cricetinae Sud-Américains actuels. Les deux genres de Cricetinae, *Democricetodon* & *Megacricetodon* illustrent particulièrement bien l'évolution rapide des Cricetinae d'Europe au cours du Miocène moyen. En utilisant comme modèle de variabilité les Cricetinae Sud-Américains actuels, il est possible d'estimer le domaine de variabilité des Cricetinae fossiles Européens et de l'appliquer à une étude systématique des *Democricetodon*. Quatre régions sont ainsi étudiées : le Sud de la France (Languedoc-Roussillon), le Sud-Ouest de la France (Bassin Aquitain), Le Centre-Est (Région de Lyon et Partie Ouest de la Suisse) et le Sud de l'Allemagne (Bavière). A travers la proposition d'une phylogénie pour le genre *Democricetodon*, le contexte régional et les changements de répartition des faunes entre régions apparaissent comme primordiaux pour comprendre les mécanismes qui régissent la dynamique des faunes au niveau spécifique. L'étude morphométrique réalisée dans trois régions (Bavière, Centre-Est de la France et Sud de la France) sur le contour des premières molaires de *Megacricetodon* permet également de confirmer l'importance du contexte régional particulier sur l'évolution spécifique.

L'importance d'une étude comparative entre différentes régions d'Europe apparaît alors nécessaire pour comprendre la dynamique des faunes de rongeurs à l'échelle de l'Europe. Une étude biogéographique à l'échelle des régions, incluant 641 localités fossiles européennes depuis la fin de l'Oligocène jusqu'à la moitié du Pliocène, permet de comprendre l'organisation des communautés au niveau de l'Europe. Il en résulte que durant le Miocène un cloisonnement des faunes se met en place à la faveur d'un gradient environnemental nord-sud. Cette différenciation des faunes à l'échelle du continent s'accompagne de variations importantes de la richesse spécifique et familiale qui s'expriment différemment selon les régions. En particulier, la période Miocène se caractérise par des changements importants au niveau régional alors que l'ensemble des communautés semble peu touché au niveau continental. Ainsi, les évolutions et échanges régionaux interviennent comme autant d'adaptations locales capables de réguler les changements à l'échelle européenne. Lors de perturbations climatiques fortes, la richesse des faunes est touchée à toutes échelles tant au niveau spécifique que familiale. A l'inverse, lors de perturbations climatiques faibles ou de changements environnementaux progressifs, les changements interviennent principalement entre régions au niveau spécifique, évitant des bouleversements plus importants des communautés à l'échelle continentale.

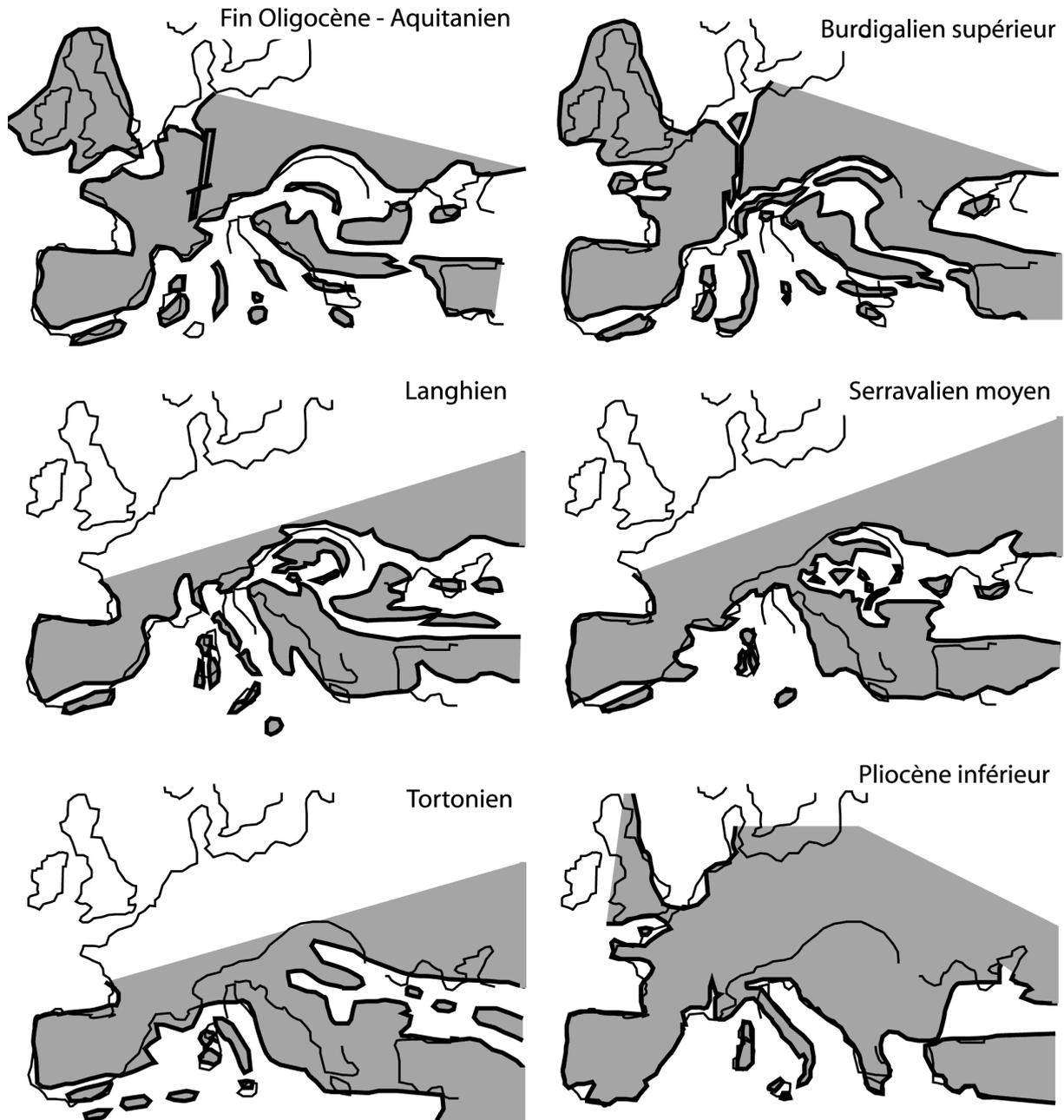


Fig. 1 – Reconstitutions paléogéographiques de l'Europe depuis la fin de l'Oligocène jusqu'à la moitié du Pliocène, d'après Rögl (1999), Jones (1999) et Solona (2000).

## Introduction

Durant ces 20 dernières années, les préoccupations concernant la conservation de la diversité du vivant face aux changements climatiques que pourrait engendrer l'activité humaine ont amené la communauté scientifique à s'interroger sur les facteurs qui contrôlent l'ensemble de la biosphère. Toutefois, les mécanismes qui lient l'existence de chaque espèce au contexte climatique dans lequel elle vit, et qui permettraient d'évaluer l'impact de futurs changements globaux sur le vivant, restent mal connus.

L'abord de cette problématique se conçoit selon deux dimensions : spatiales et temporelles. D'abord, les travaux de McArthur et Wilson, (1967) sur les domaines insulaires ont montré qu'une relation étroite existe entre la structure des communautés d'oiseaux et la géographie. Par ailleurs, de manière plus générale, cette relation entre la répartition spatiale et la diversité des espèces relève de processus généraux qui s'observent à différentes échelles spatiales pour les faunes ou flores (Rosenzweig 1995). Ensuite, outre les adaptations du vivant observables à une échelle de temps écologique, une vision globale de l'évolution de la vie (Benton, 1989, Sepkoski *et al.*, 1981) montre que l'intégration du temps à une échelle géologique est également nécessaire à la compréhension des mécanismes d'extinction et recolonisation après les crises biologiques par opposition à des périodes d'équilibre de la diversité (McKinney, 1998 ; Alroy 1998).

L'étude de la dynamique et de la régulation de la biodiversité à différents niveaux hiérarchiques (espèce, population, communauté), à différentes échelles géographiques (localité, région, continent) et à différentes résolutions temporelles est une des thématiques développée par le Groupement d'Intérêts Scientifiques « Institut Français de la Biodiversité (IFB).

Le domaine des études écologiques intégrant de larges échelles temporelle et spatiale est appelé « Macroécologie » (Brown, 1995). En effet, l'échelle spatiale ou temporelle à laquelle une étude est réalisée est dépendante du type de mécanisme écologique que l'on souhaite observer (Blackburn et Gaston, 2002). Dans le cas de l'étude qui suit, le choix d'une échelle spatiale large, régionale (Roy, 2001) ou continentale (Brown et Maurer, 1989), permet de comprendre le lien qui existe entre la structuration des communautés fauniques, la diversité et la répartition des espèces.

Ainsi, dans le domaine fossile deux axes de recherche, qui ont permis d'obtenir un financement de l'IFB pour cette étude, permettent d'aborder cette problématique, indépendamment de toute activité anthropique. D'une part la description de la structure des communautés à partir des systèmes écologiques anciens rend compte de conditions évolutives différentes de l'actuel. L'observation des adaptations de la biodiversité face aux changements qu'a connus la biosphère au cours des temps phanérozoïques (Behrensmeyer *et al.*, 1992) doit permettre de fixer et d'élaborer des scénarios d'évolution de la biodiversité face à des changements globaux du climat (Legendre, 1987 ; Pickford, 1987). D'autre part, par la différenciation des facteurs biotiques et abiotiques il est possible de mettre en évidence ceux qui affectent la biogéographie à différentes échelles spatiales (Blondel, 1995). Cette comparaison entre les contextes climatique et environnemental d'une part et la répartition spatiale des espèces d'une autre part, doit permettre une meilleure compréhension des mécanismes qui contrôlent la dynamique des faunes (biodiversité, adaptabilité évolutive, migrations).

Le Néogène constitue une période idéale pour l'étude de la dynamique évolutive des faunes. D'une part il s'agit d'une période suffisamment ancienne pour présenter des conditions évolutives (climat, environnement, interactions biotiques) différentes de l'actuel. D'autre part, les faunes et la végétation

---

de cette période possèdent déjà des structures proches de l'actuel, autorisant l'utilisation de modèles actualistes pour comprendre et quantifier les interactions des faunes avec leur milieu.

En effet, dans l'histoire évolutive des mammifères, la période miocène, entre – 24 Ma et – 5 Ma, marque le passage entre des faunes de type paléogène qui perdurent jusqu'à la fin du Miocène inférieur, vers un type actuel. En effet, c'est à partir du Miocène moyen que l'on peut voir l'apparition de grands mammifères modernes tels que les Bovidae (Gentry *et al.*, 1999) chez les ruminants ou le renouvellement des faunes de carnivores (Ginsburg, 1999; Agustí et Antón, 2002) qui se poursuit jusqu'au début du Pliocène avec l'apparition des Felidae, Canidae et Ursidae vrais (Rook, 1992; Mazza et Rustioni, 1994; Lyras *et al.*, 2001). Chez les petits mammifères, l'ordre des rongeurs connaît également de grandes modifications. D'une part, certains groupes très abondants et diversifiés au cours du Paléogène sont disparus au cours du Miocène inférieur (Theridomyidae) ou voient le nombre de leurs taxons se réduire au cours du Miocène supérieur (Eomyidae, Gliridae). D'autre part, le groupe des Muridae voit sa diversité exploser durant le Miocène moyen et supérieur. Ce groupe est le plus diversifié parmi les rongeurs, puisqu'il représente près de la moitié des genres de rongeurs actuels, incluant en particulier les Murinae et les Cricetinae de l'Ancien Monde ainsi que les Sigmodontinae du Nouveau Monde (Wilson et Reeder, 1993). Ainsi, la dynamique des faunes de rongeurs et en particulier le groupe des Muroidea au cours du Miocène rend compte des bouleversements qui affectent l'ensemble des faunes durant cette période.

Le programme de la European Science Fondation « Environments and Ecosystem Dynamics of the Eurasian Neogene (EEDEN) » propose justement d'étudier ces bouleversements fauniques en relation avec les contextes tectonique, géographique et climatique. De telles études biogéographiques associées au contexte climatique ont déjà été réalisées pour le Néogène (Fortelius *et al.*, 1996a, 1996b ; Geraads, 1998) et permettent déjà de constater que la répartition et la diversité des communautés fauniques sont étroitement liées à l'évolution des contextes géographique, environnemental et climatique (van der Made, 1999).

L'étude qui suit se focalise sur l'analyse des faunes de rongeurs à différentes échelle spatiales (régionale et continentale) en Europe afin de mettre en relation la dynamique de la diversité au sein de l'ordre avec les changements climatiques et géographiques qui interviennent au cours Miocène. Après un bref rappel sur le cadre tectonique, géographique, environnemental et climatique suivra la présentation de la méthodologie employée pour cette étude. Ensuite, deux des genres de Cricetinae les plus abondants au cours du Miocène feront l'objet d'une étude particulière. Une étude morphologique et systématique de *Democricetodon* permettra de proposer une phylogénie liant l'évolution au sein du genre avec la distribution géographique de ses espèces. Cette étude systématique amènera également à discuter l'âge de certaines localités, dont les gisements miocènes moyens de la région de Lyon. Une étude morphométrique du genre *Megacricetodon* dans trois régions différentes permettra également de comparer les vitesses de changements de forme régionaux face au contexte climatique globale. Enfin, dans la dernière partie de ce travail, l'importance du contexte régional sera évaluée au niveau des communautés de rongeurs d'Europe occidentale. La dynamique des faunes (diversité, renouvellement faunique, répartition géographique) de chaque région et au niveau continental sera mise en regard des changements biotiques ou abiotiques qui interviennent au cours du Néogène afin de déterminer les facteurs qui la contrôlent. La conclusion de ce travail tentera de lier les adaptations des faunes propres à chaque région avec leur histoire évolutive à grande échelle.

## Cadre géographique et climatique au cours du Néogène

### Contextes tectonique et géographique

Parmi les événements propres à affecter les milieux de vie, ceux qui affectent la lithosphère peuvent être souvent corrélés aux changements importants qui affectent la faune et la flore au cours du Cénozoïque (Pickford, 1997). Le Néogène, et particulièrement le Miocène, est une période d'intense activité tectonique en Europe. Cette activité se perçoit principalement par des manifestations orogéniques alpines (la phase pyrénéenne étant principalement oligocène) qui modifient le paysage péri-téthysien depuis la fin de l'Oligocène jusqu'au début du Quaternaire. La phase helvète marque le passage Oligocène-Miocène par l'édification de la bordure externe des Alpes et la différenciation du sillon molassique péri-alpin (Villeger et Andrieux, 1987 ; Ford *et al.*, 1999). Les phases helvète, styrienne, attique et rhodanienne sont parmi les plus importantes qui rendent compte du mouvement des plaques entre l'Europe occidentale et l'Afrique (Elmi et Babin, 1996). Les phases styrienne et attique sont deux accélérations de l'activité tectonique intervenant sous la forme de plusieurs saccades tout au long du Miocène, dues au glissement du bloc Nord africain. Ces deux phases ont pour effet le plissement des molasses péri-alpines. A l'échelle régionale, ces plissements permettent de mettre en évidence des changements rapides (Maridet, 2002) dans l'orientation des contraintes tectoniques qui modèlent le paysage sub-alpin et jurassien (Bergerat, 1977; Bergerat, 1987; Philippe, 1994). L'ensemble de ces mouvements alpins a également pour effet un soulèvement et un rajeunissement des reliefs du Massif Central. Enfin, la phase rhodanienne se traduit par des mouvements verticaux qui mettent en place le système hydrographique de la vallée rhodanienne à la fin du Miocène et au Pliocène.

Outre ces modifications topographiques, le contour même du continent est affecté par ces mouvements tectoniques. Plusieurs reconstitutions paléogéographiques donnent une idée des liens continentaux ou des barrières se mettant en place au cours du Néogène (fig. 1) (Jones, 1999; Rögl, 1999; Solsona *et al.*, 2000). L'ensemble de ces travaux permet de proposer un scénario d'évolution de la géographie au cours du Miocène et du Pliocène.

Le contexte géographique hérité de la fin Oligocène se maintient au début du Miocène. Parmi les points importants, le « Rheingraben » constitue une barrière géographique coupant la partie occidentale de l'Europe du reste du continent, une incursion marine vient isoler les ensembles des Balkans et Anatolie, et les régions correspondant à l'Europe centrale sont immergées. A partir du Miocène inférieur (Burdigalien), des changements importants modifient le contour téthysien. La rotation de la plaque africaine provoque l'émergence d'une jonction entre les ensembles arabique, anatolique et les Balkans (« *Gomphotherium* landbridge »), coupant le domaine marin téthysien du domaine océanique Indo-Pacifique et isolant la Paratéthys. Les régions d'Europe centrale sont pour la plupart immergées, et un bras de mer occupe le sillon rhodanien pour rejoindre le « Rheingraben » également immergé. L'ensemble maintient ainsi la barrière géographique entre la pointe de l'Europe occidentale et le reste du continent. C'est seulement à partir du milieu du Miocène (Langhien) que cette barrière disparaît. A cette époque la rotation du bloc Corse-Sardaigne rapproche l'Italie du reste du continent sans que la jonction soit faite, on note également un élargissement et un nouvel isolement de l'ensemble Balkans et Anatolie liés à une transgression marine. La communication entre la Téthys et l'océan Indo-Pacifique est par ailleurs rétablie une dernière fois pour une courte durée. En effet, dès la fin du Miocène moyen (Serravalien), la communication entre les deux ensembles marins est définitivement coupée, la Paratéthys est de nouveau quasi isolée et la communication avec les terres

---

plus orientales est de nouveau possible. Cette configuration se maintient jusqu'au Miocène supérieur, au Tortonien. A la fin du Miocène (Messinien) l'ensemble des terres d'Afrique du Nord, d'Arabie, d'Anatolie, des Balkans et d'Europe occidentale sont en communication pendant une courte période à la faveur d'un assèchement de la Méditerranée lors de la crise messinienne. A partir du Pliocène, la géographie mise en place correspond à la géographie actuelle avec un rattachement définitif de la péninsule italienne au reste du continent et un rattachement également de l'extrême sud de la péninsule ibérique (région de Grenade). On note cependant le creusement des vallées telles que la vallée rhodanienne pouvant constituer une barrière géographique.

### **Contextes climatique et environnemental**

L'évolution du climat au cours du Cénozoïque sur l'ensemble de l'Eurasie peut être divisée en deux cycles principaux (Zachos *et al.*, 2001). Le premier cycle représente essentiellement le Paléogène avec un optimum climatique au début de l'Eocène (environ 50 Ma) et un déclin des températures associé à une aridification jusqu'à l'Oligocène moyen (environ 29 Ma, Behrensmeyer *et al.*, 1992). Le deuxième cycle commence ensuite avec une remontée des températures jusqu'au Miocène moyen (environ 15 Ma) puis un refroidissement progressif jusqu'au début du Pliocène (environ 5 Ma). Après une brève phase plus chaude vers 4 Ma, le début des glaciations dans l'hémisphère Nord entraîne une nouvelle baisse des températures qui se poursuit jusqu'à l'Holocène.

Sur le plan environnemental, la "Grande Coupure" de Stehlin (1910) marque le début de ces modifications qui vont affecter les faunes et la flore durant tout le Cénozoïque. Elle s'illustre d'abord à travers les modifications du milieu végétal. A la limite Eocène-Oligocène, l'ouverture du milieu (Legendre, 1986) ainsi que le déplacement latitudinal des types de végétations forestières (Wolfe, 1985) marquent la première forte détérioration de l'environnement végétal. Ce déplacement de la végétation se prolonge tout au cours du Cénozoïque associé à une modernisation progressive de la flore : changement de la proportion d'angiospermes dans l'enregistrement pollinique et diversification de la flore (Muller, 1981). Si d'autres crises biologiques se succèdent au cours du Paléogène et du Néogène, aucune n'atteint l'ampleur du bouleversement Eocène-Oligocène.

La deuxième révolution dans la structure de la végétation intervient au cours du Miocène moyen avec l'expansion des plantes de faible biomasse telles que les herbes. Entre autre, le développement des plantes herbacées s'associe à une nouvelle ouverture du milieu et par ailleurs à un développement de la couronne dentaire chez les mammifères herbivores (Pagani, 1999; Quade et Cerling, 1995). L'ensemble de ces variations de distribution de la végétation rend compte d'un phénomène plus général de déplacement latitudinal à l'échelle globale. Ce phénomène est visible à grande échelle à partir de l'augmentation du gradient de température (Wolfe, 1978; Wolfe, 1985) et cache, à une plus petite échelle, une organisation en mosaïque et une évolution plus complexe des environnements (Behrensmeyer *et al.*, 1992).

En Europe, l'évolution des climats et des environnements miocènes illustre la complexité de ces changements au cours du Cénozoïque. En effet, le début du Miocène se caractérise par un climat chaud et humide, presque équivalent aux climats éocènes, lié entre autre à l'influence de l'océan indien sur des eaux téthysiennes (Agustí et Antón, 2002). Néanmoins ces fortes températures sont soumises à des variations orbitales contrôlant des périodes de glaciation à haute latitude et donc des périodes de refroidissement à basse latitude (Zachos et al., 1997; Zachos *et al.*, 2001). Après une légère baisse à la fin du Miocène inférieur (Zheng, 1990), la température remonte et reste très élevée jusqu'à la moitié du Miocène moyen. Là, vers -14Ma, une baisse importante des températures est

observée à partir de l'enregistrement isotopique du  $\delta^{18}\text{O}$  dans le Miocène atlantique (Miller *et al.*, 1991a, 1991b) mais également dans le pacifique (Woodruff *et al.*, 1981 ; Woodruff et Savin, 1991). En effet, cet événement climatique correspond en fait à un bouleversement global : le « Mid Miocene event » (Flower et Kennett, 1994), du à la mise en place d'une couverture glaciaire permanente en antarctique (Shackleton et Kennett, 1975 ; Berger, 1982). Ce changement affecte la faune et la flore sur les continents asiatique et américain (Wolff, 1985 ; Webb et Opdyke, 1995), les faunes marines (Woodruff, 1985), ainsi que la chute du niveau marin (Haq *et al.*, 1987). Cet événement correspond également à une augmentation du carbone organique dans l'enregistrement sédimentaire marin : le « Monterey event » (Vincent et Berger, 1985).

Si aucun événement climatique d'ampleur équivalente n'est visible à partir des faunes (baisse de diversité, augmentation des renouvellements fauniques) ou de la végétation au cours du Miocène moyen en Europe, on note par contre qu'une baisse importante des températures est observée lors du Vallesien (vers -12Ma début du Miocène supérieur) à partir des faunes (Mein, 1984 ; Agustí, 1989 ; Moyà-Solà et Agustí, 1989 ; Agustí *et al.*, 1999 ; Morales *et al.*, 1999 ; Legendre *et al.*, soumis) et de la végétation (Bessedik *et al.*, 1984; Ivanov *et al.*, 2002; Méon *et al.*, 1979; Suc *et al.*, 1999). D'après le calage récent des biozones (Agustí *et al.*, 2001) cet événement européen d'ampleur équivalente au « Mid Miocene event » (chute de température d'environ 7°C dans le domaine continental d'après Wolf, 1985 et Legendre *et al.*, soumis) interviendrait environ 2 Ma après la baisse de températures enregistrées par les isotopes dans le Miocène atlantique (Miller *et al.*, 1991a).

Les variations de précipitations et d'humidité ont également été étudiées, elles permettent de constater une déconnexion avec l'évolution des températures. Les conditions générales de précipitations sont déjà élevées à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur (Daams et van der Meulen, 1984), on observe néanmoins une légère augmentation des précipitations à la fin de l'Aquitainien (Zheng, 1990). A la fin du Miocène moyen, les précipitations semblent présenter une baisse généralisée, associée à une ouverture du milieu. Cette variation du climat est observée à partir des faunes de mammifères (Daams et van der Meulen, 1984; Mein, 1984), et également de l'enregistrement pollinique (Bessedik *et al.*, 1984). Enfin au Miocène supérieur, l'enregistrement fossile de la végétation indique une ré-augmentation de l'humidité (Bessedik *et al.*, 1984).

Le contexte climatique ainsi établi change peu jusqu'à la moitié du Pliocène, on note toutefois dans le sud de l'Europe un maximum de température au début du Pliocène vers -4Ma (Aguilar *et al.*, 1999c). Enfin, à partir de la moitié du Pliocène se mettent en place les cycles glaciaire/interglaciaire qui vont régir les climats du Quaternaire (Siegert, 2001).



## Matériel & méthode

### Etude systématique et morphométrique du matériel

Afin de suivre l'évolution de la famille des Cricetinae au cours du Miocène moyen, les genres *Democricetodon* et *Megacricetodon* ont fait l'objet respectivement d'une étude morphologique et d'une étude morphométrique. La figure 2 présente la localisation des principaux gisements étudiés dans ce travail.

Une population actuelle d'*Oryzomys* (Sigmodontinae sud-américain) a été utilisée comme modèle de variabilité morphologique en raison de sa similitude morphologique avec les *Democricetodon* et *Megacricetodon* du Miocène moyen d'Europe. Cette similitude se caractérise sur les dents supérieures et inférieures par un plan cricétin organisé en deux alignements de cuspidés distinctes du côté labial et lingual. Dans les populations fossiles comme chez *Oryzomys* des crêtes peuvent être présentes entre les cuspidés.

#### *Oryzomys*

L'espèce *Oryzomys flavescens* Waterhouse 1837, très proche morphologiquement des *Democricetodon* et des *Megacricetodon*, a été utilisée pour tester la variabilité intra-spécifique. La population étudiée se compose de 36 crânes complets provenant du Vénézuéla et conservés dans les collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. Les premières molaires ont été utilisées pour une étude morphologique et biométrique. Cette population de Sigmodontinae actuels a été étudiée selon la même méthode que le reste du matériel fossile afin de pouvoir être directement comparée. Deux crânes présentaient des dents trop usées pour être décrites ; ainsi 60 dents ont été observées pour 64 mesurées.



Fig. 2 – Localisation des principaux gisements utilisés pour l'étude des genres *Democricetodon* et *Megacricetodon*

---

### *Democricetodon*

Afin d'obtenir la meilleure estimation de la variabilité intra-spécifique, des effectifs très importants de dents ont été étudiés lorsqu'ils étaient disponibles. Dans la plupart des cas, l'ensemble des dents a été observé et décrit, sauf pour *D. aff. freisingensis* de CD 24 où le nombre de dents observées a été limité à 400 pour les premières molaires. Pour cette étude systématique, cinq régions ont été sélectionnées selon un transect Nord-Est/Sud-Ouest: le Languedoc-Roussillon, le Bassin aquitain, le Centre-Est, la Suisse et la Bavière. Le matériel de la région Languedoc-Roussillon provient des collections de paléontologie de l'Université Montpellier 2, le matériel de la région de Lyon provient des collections de paléontologie de l'Université Claude Bernard Lyon 1, le matériel du Bassin aquitain et de la Suisse provient des collections du Muséum d'Histoire naturelle de Bâle, et le matériel de Bavière provient de l'institut bavarois de Munich pour la paléontologie et la géologie.

### *Megacricetodon*

Une étude morphométrique a été réalisée sur le contour des premières molaires supérieures de *Megacricetodon*. Ce travail a été exclusivement réalisé avec les premières molaires supérieures, présentant le plus de caractéristiques morphologiques facilement identifiables. La significativité plus grande des premières molaires supérieures en terme de changement de forme avait déjà été signalée sur un groupe proche des Cricetinae : les Muridae (Renaud *et al.*, 1996). Cette analyse nécessite en outre de suivre l'évolution du contour des dents au long d'une lignée dans une région donnée. L'évolution du genre *Democricetodon* n'étant pas bien connue, le genre *Megacricetodon* a été choisi pour l'étude morphométrique (Aguilar, 1980; Aguilar *et al.*, 1999). Quatre régions ont été sélectionnées, contenant chacune une lignée clairement établie de *Megacricetodon* :

- le Languedoc-Roussillon avec la lignée *M. collongensis* (Mein 1958)-*M. gersii* Aguilar 1982-*M. lemartinelli* Aguilar 1995-*M. furnasi* Aguilar 1995-*M. roussillonensis* Aguilar *et al.* 1986
- le Baden-Württemberg, la Bavière et la Suisse avec la lignée *M. bavaricus* Fahlbusch 1964-*germanicus* Aguilar 1980
- le Centre-Est de la France avec l'espèce *M. gregarius* (Schaub 1925).

Dans le cas de la lignée sur la région de Lyon, *M. gregarius* est présent dans les gisements de La grive L7 et M mais pas dans les gisements plus récents de La Grive L3 et L5. Par contre une population de *M. aff. ibericus* (Schaub 1944) a été identifiée dans ces deux derniers gisements (Mein et Ginsburg, sous presse). Cette population est considérée ici comme appartenant à la lignée *M. gregarius* (cf. chapitres Biochronologie).

### *Mesures*

Les données biométriques du matériel étudié proviennent soit de mesures publiées dans des études précédentes, soit de nouvelles mesures effectuées avec un microscope de mesure à plateau Nikon MM-40, autorisant une précision au centième de millimètre. Dans le cas de dents mesurées au cours de cette étude, le nombre de dents mesurées a été limité à 30 lorsqu'un nombre nettement plus important de dents étaient disponibles. Seules les premières molaires de *D. affinis* de La Grive M ainsi que les dents de *Oryzomys flavescens* ont été mesurées intégralement afin d'obtenir une image précise de la variabilité dans le matériel fossile ou actuel. Parfois le nombre de dents observées diffère des effectifs mesurés, du fait que le matériel disponible dans les collections avait été emprunté ou complété.

Les mesures effectuées comprennent la longueur et la largeur pour chaque dent ou rangée de dents. Les dimensions sont données en millimètres, pour chaque échantillon de dents étudié. A partir de l'ensemble des mesures, l'effectif, les valeurs maximales, minimales et moyennes ainsi que l'écart-

type sont donnés pour chaque échantillon de dents. Le coefficient de variation de Simpson est également calculé pour évaluer l'homogénéité du jeu de données.

Le codage des tableaux de mesures est le suivant :

*Pour les dents* – Les molaires supérieures sont indiquées en majuscule (M) et les inférieures en minuscules (m). Le chiffre qui suit indique le rang de la dent en partant de l'avant de la rangée dentaire. Pour l'ensemble de la rangée dentaire Mx désigne un maxillaire et Md une mandibule

*Pour les mesures* - Lmin : longueur minimale ; Lmax : longueur maximale ; Lmoy : longueur moyenne ; lmin : largeur minimale ; lmax : largeur maximale ; lmoy : largeur moyenne ; N : effectif mesuré ; n : effectif observé ; ET : écart type ; CV : coefficient de variation de Simpson

Avec :

$$CV = \frac{(\text{écart-type})}{\text{moyenne}} \times 100$$

#### Morphométrie sur le contour des dents

La méthode utilisée dans cette étude morphométrique correspond au protocole défini par Renaud (1997).

#### *Numérisation du contour*

Le principe de l'analyse du contour est de décomposer la forme complexe de la dent en une addition de formes simples. Chaque contour peut être reconstitué par le déplacement d'un point autour d'un axe, à une distance variable de cet axe et à une vitesse angulaire fixe. Ainsi, un contour peut se résumer au mouvement ondulatoire d'un point dont l'élongation est une fonction périodique du temps. Dans le cas où cette fonction n'est pas une fonction simple, le théorème de Fourier indique comment décomposer le signal complexe en une somme de signaux harmoniques simples. L'analyse de Fourier permet donc de reconstituer le contour de la dent par une succession de fonctions sinusoïdales simples :

$$X = A_0 + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \cdot \cos\left(\frac{2\pi}{T} n_t + \varphi_n\right) \quad \text{avec} \quad \frac{2\pi}{T} = \Omega \quad \text{et} \quad A_n > 0$$

avec :  $X$  : la vibration du signal complexe  
 $T$  : la période du signal complexe  
 $n$  : le rang de l'harmonique  
 $A$  : l'amplitude  
 $\varphi$  : la phase à l'origine de la vibration sinusoïdale  
 $\Omega$  : vitesse angulaire

Une fonction périodique  $f(x)$ , où  $x$  est un angle exprimé en radian, peut s'exprimer sous la forme d'une série  $S_n$  appelée série de Fourier ou série trigonométrique :

$$S_n(x) = \alpha_0 + \sum_{n=1}^{\infty} (a_n \cos nx + b_n \sin nx)$$

soit :

$$a_n = A_n \cos \varphi_n$$

$$b_n = -A_n \sin \varphi_n$$

$$A_n = a_n^2 + b_n^2$$

avec :  $S_n$  : la série de Fourier

$x$  : l'angle

$n$  : le rang de l'harmonique

$A_n$  : l'amplitude au rang  $n$

$\varphi_n$  : la phase à l'origine de la vibration sinusoïdale au rang  $n$

$a_n$  et  $b_n$  sont des constantes de Fourier indépendantes de  $x$

$\alpha_0$  : constante de l'harmonique zéro

Pour chacune des dents prise en compte, le contour a été reproduit à l'aide de 64 points référencés sur un axe à deux dimensions. A partir de ces coordonnées, les paramètres des différentes harmoniques sont calculés de la façon suivante (Renaud *et al.*, 1996, 1999):

$$r(s) = 2\alpha_0 + \sum_{n=1}^k \left( a_n \cos \left( \frac{s}{P 2\pi n} \right) + b_n \sin \left( \frac{s}{P 2\pi n} \right) \right)$$

avec :  $r(s)$  : rayon paramétré par la longueur du contour

$s$  : coordonnée sur l'abscisse de l'harmonique

$k$  : le nombre de points pris sur le contour (ici 64)

$P$  : le périmètre

#### *Estimation de l'erreur*

La prise du contour de la dent ne pouvant pas se faire de manière automatique, chacun des contours a été pris manuellement. Ainsi il est nécessaire d'estimer l'erreur sur la numérisation de la forme afin de déterminer le nombre d'harmoniques à utiliser. Une dent a donc été sélectionnée au hasard et son contour a été numérisé manuellement dix fois dans des conditions différentes d'éclairage et de positionnement. La figure 3 présente le coefficient de variation de Simpson (écart-type divisé par la moyenne) pour l'amplitude (somme du carré des coefficients harmoniques) des dix valeurs de chacune des harmoniques. Si on accepte une erreur sur la prise de données correspondant à 10% de la valeur moyenne, le coefficient de Simpson indique que l'erreur est systématiquement dépassée à partir du neuvième rang d'harmonique. Malgré un coefficient légèrement supérieur à 0,1 pour le cinquième rang d'harmonique, les huit premières harmoniques permettent de reconstituer le contour sans que l'erreur sur la prise de données ne constitue un biais. Chacune des harmoniques décrit alors une partie du contour de la dent et la somme de ces harmoniques permet d'en reconstituer le contour (fig. 4). La huitième harmonique donne effectivement une reconstitution fidèle de la forme originale.

### Standardisation de la taille

L'ensemble des données recueillies correspond aux coordonnées du contour des molaires. Ainsi en plus du contour, la taille des dents est incluse dans ces données. Il est donc nécessaire de standardiser ces données par la taille. Cette standardisation revient à traiter des formes dont la surface est la même pour toutes les dents. L'harmonique zéro correspond au diamètre d'un cercle le plus proche possible du contour initial. L'harmonique zéro est donc un bon estimateur de la taille. En réalisant une normalisation des données par la moyenne de l'harmonique zéro il est possible de comparer la forme indépendamment de la taille, qui alors peut être traitée séparément.

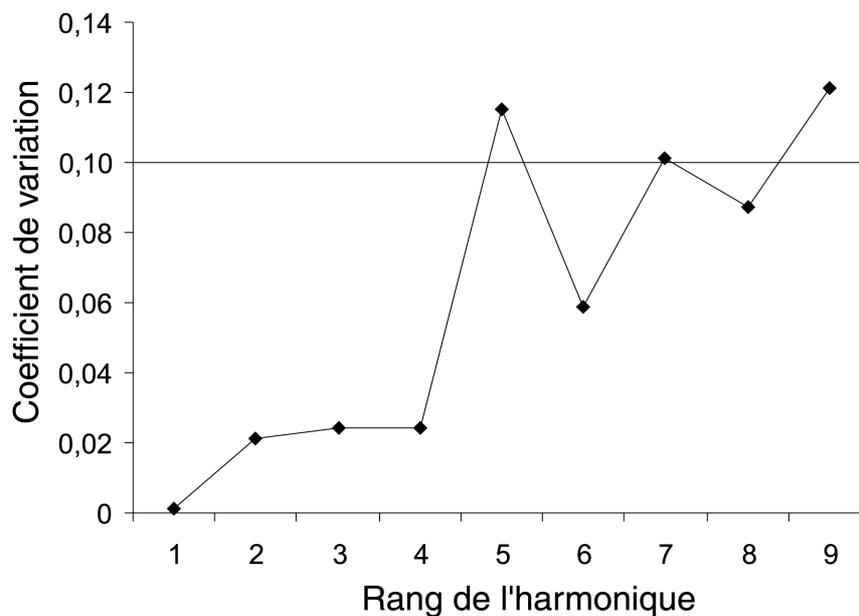


Fig. 3 – Représentation du coefficient de variation de Simpson (écart-type divisé par la moyenne) pour l'amplitude (somme du carré des coefficients harmoniques) en fonction des neuf premiers rangs de l'harmonique. L'erreur de 10% est définitivement dépassée à partir de la neuvième harmonique.

### Analyse de variance multivariée (MANOVA)

Le nombre de variables traité pour chaque contour est très important. Les 8 harmoniques obtenues à l'issue de la décomposition du signal initial correspondent chacune à une équation contenant 4 paramètres (amplitude, période et deux constantes de phase), soit 32 variables par dent. L'ensemble des données standardisées nécessite un traitement d'analyse statistique multivariée. Dans un premier temps il est nécessaire de vérifier que les populations étudiées ont effectivement une forme différente les unes des autres. L'analyse de variance sur les coefficients standardisés permet de vérifier cette hypothèse en testant la significativité des différences inter-groupes. Le test de Wilks' Lambda rend compte de cette différence associée à un risque d'erreur standard. Puisque les gisements traités pour chaque région appartiennent à une même lignée, un résultat significatif pour une région indique soit une vraie évolution de forme au cours du temps ou une différence morphologique pouvant être due à une erreur d'interprétation en terme de lignée.

### Analyse canonique discriminante

Cette autre analyse multivariée, associée à l'analyse de variance sur les coefficients standardisés permet de synthétiser le grand nombre de données traitées par un nombre de données plus réduites.

---

Ainsi  $N-1$  valeurs correspondant chacune à un axe canonique sont obtenues ( $N$  étant le nombre de groupes). Chacun de ces axes est associé à un pourcentage d'explication de la variance du jeu de données. Les coordonnées de chacun des individus sur ces axes fournissent une information synthétique sur la forme du contour. Les premiers axes expliquant le mieux la variation des valeurs, ils permettent une représentation synthétique de la forme des individus. La moyenne des coordonnées des individus d'un même groupe sur les axes canoniques permet de donner une position moyenne de la forme au sein d'un groupe fossile et donc de comparer l'évolution du contour des dents d'un groupe à l'autre. L'analyse canonique discriminante a été réalisée sur le logiciel « Statistica ».

Il est à noter que pour cette analyse discriminante, les différentes catégories (ici les gisements) sont pris en compte dans le traitement. Ainsi, l'espace morphologique obtenu est un espace déformé afin de mieux différencier les différentes catégories initialement entrées.

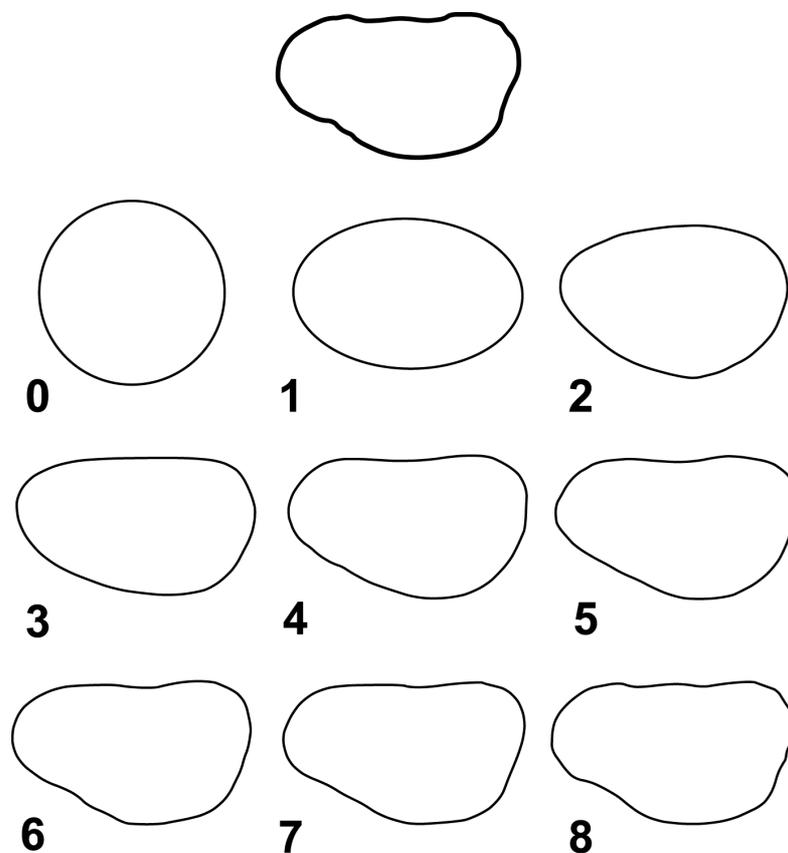


Fig. 4 – Reconstitution du contour à partir de la somme des huit premières harmoniques. À partir de la huitième harmonique, la reconstitution du contour est fidèle à l'original.

## Données fauniques

Afin d'étudier l'évolution de la diversité et de la composition des communautés de rongeurs, une large compilation bibliographique a été effectuée sur les gisements d'Europe Occidentale, à partir de l'Oligocène supérieur (MP28) jusqu'à la moitié du Pliocène (MN15). A partir des listes fauniques des différents gisements, des listes synthétiques régionales ont été établies pour chaque biozone. Les taxons nommés « cf. » ou « aff. » ont été regroupés sous le même nom d'espèce, et les taxons indéterminés ont été supprimés (sauf les genres représentés par un seul taxon non déterminé) et une homogénéisation systématique du jeu de données a été effectuée. Pour ce faire les compilations et révisions systématiques les plus récentes ont été utilisées lorsqu'elles étaient disponibles (Daams et De Bruijn, 1995; Freudenthal *et al.*, 1992; Mein et Freudenthal, 1971; Rössner et Heissig, 1999). Cette compilation bibliographique arrêtée début 2002 regroupe au total 641 localités. La liste de ces localités ainsi que les références bibliographiques utilisées sont les annexes 2 et 3.

La classification utilisée est celle de Wilson et Reeder (1993) et McKenna et Bell (1997). Toutefois, certaines sous familles du groupe des Muridae sont traitées comme familles à part entière dans la plupart des travaux sur le Néogène d'Europe (Rössner et Heissig, 1999). Ces sous-familles : les Arvicolinae, les Gerbilinae, les Murinae, les Placanthomyinae, les Spalacinae et les Cricetinae sont traités comme les équivalents de familles en raison de leur forte diversité et des exigences écologiques très différentes. Les Cricetinae, les Cricetodontinae et les Trilophominae sont généralement différenciés dans l'enregistrement fossile d'Europe (Rössner et Heissig, 1999), ils sont regroupés dans cette étude sous le terme Cricetinae (*sensu* Wilson et Reeder 1993).

Les tableaux 1 et 2 donnent la liste des familles et sous familles traitées comme équivalentes dans l'étude qui suit. Ce deux tableaux donnent aussi les genres contenus dans chacune des familles et sous familles ainsi que leur répartition temporelle.

### Qualification des affinités fauniques régionales

Afin de comparer les faunes issues des différentes régions à partir de la compilation des 641 localités, les listes fauniques régionales ont été établies. Elles correspondent à la liste des espèces issues de tous les gisements d'une même région. Ces listes ont ensuite été codées en matrice d'occurrences présence-absence des espèces dans les régions pour chaque biozone.

Le traitement utilisé pour calculer les affinités fauniques est celui de Raup et Crick (1979) intégrant les modifications de Harper (1981). Lors de la comparaison entre deux régions, le nombre de taxons en commun est comparé avec le nombre de taxons communs entre deux listes tirées aléatoirement dans l'ensemble des taxons de la matrice. Cette opération a été répétée 1000 fois pour chaque couple de région. Au final, il est possible de dire si le nombre de taxons communs observé est significativement différent du hasard en comparant la valeur observée avec la distribution des nombres de taxon communs issus des tirages aléatoires. Au final la similarité est d'autant plus vraie qu'elle est indépendante du hasard, l'indice obtenu est compris entre 0 (aucune affinité) et 1 (pleine affinité) et associé à un test de significativité. Ce test indique lorsque le nombre de taxons observés n'est pas contenu dans les 95% de la distribution des valeurs obtenues, soit différente des tirages aléatoires à 5% de risque d'erreur.

*Tab. 1 et 2 (pages suivantes) – Liste des familles et sous-familles, issue des 641 localités, et traitées comme équivalentes dans l'étude d'évolution de la biodiversité et des communautés fauniques. Les genres contenus dans chacune de ces familles et sous-familles sont indiqués avec leur extension biochronologique (noir pour une présence observée, blanc pour une présence supposée).*

	MP 28	MP 29	MP 30	MN 1	MN 2a	MN 2b	MN 3	MN 4	MN 5	MN 6	MN 7/8	MN 9	MN 10	MN 11	MN 12	MN 13	MN 14	MN 15
<b>Theridomyidae</b>																		
<i>Columbomys</i>	■																	
<i>Archaeomys</i>	■	■	■															
<i>Issiodoromys</i>	■	■	■															
<b>Rhizospalacidae</b>																		
<i>Rhizospalax</i>		■	■															
<b>Anomalomyidae</b>																		
<i>Anomalomys</i>								■	■	■	■	■	■	■				
<i>Prospalax</i>												■	■	■	■		■	■
<i>Anomalospalax</i>																	■	■
<b>Dipodidae</b>																		
<i>Plesiosminthus</i>	■	■	■		■													
<i>Eozapus</i>													■	■	■	■	■	■
<i>Sminthozapus</i>																	■	■
<b>Sciuridae</b>																		
<i>Palaeosciurus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Heteroxerus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Blackia</i>																		
<i>Sciurus</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Ratufa</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Freudenthalia</i>																		
<i>Miopetaurista</i>																		
<i>Spermophilinus</i>																		
<i>Aliveria</i>																		
<i>Forsythia</i>																		
<i>Hylopetes</i>																		
<i>Atlantoxerus</i>																		
<i>Tamias</i>																		
<i>Albanensia</i>																		
<i>Pliopetaurista</i>																		
<i>Csakvaromys</i>																		
<b>Eomyidae</b>																		
<i>Eomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Eomyodon</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudothridomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Rhodanomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Apeomys</i>																		
<i>Rittereria</i>																		
<i>Ligerimys</i>																		
<i>Megapeomys</i>																		
<i>Pentabuneomys</i>																		
<i>Eomyops</i>																		
<i>Keramidomys</i>																		
<i>Leptodontomys</i>																		
<i>Estramomys</i>																		
<b>Gliridae</b>																		
<i>Oligodyromys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Gliravus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Bransatoglis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Glirudinus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Microdyromys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Peridyromys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Armantomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudodryomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Suevoglis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Plesiodyromys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Heteromyoxus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Prodryomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Vasseuromys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Glis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Nievella</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Miodyromys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Myoglis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Altomiramys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Praeamantomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Seorsemuscardinus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Paraglrulus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Glirulus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Muscardinus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Myomimus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Eliomys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Ramys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Tempestia</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Graphiurops</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Anthracoglis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Dryomimus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Plioselevinia</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<b>Hystriidae</b>																		
<i>Hystrix</i>																		

■ Présence observée  
□ Présence supposée

	MP 28	MP 29	MP 30	MN 1	MN 2a	MN 2b	MN 3	MN 4	MN 5	MN 6	MN 7/8	MN 9	MN 10	MN 11	MN 12	MN 13	MN 14	MN 15
<b>Cricetinae</b>																		
<i>Allocricetodon</i>	■																	
<i>Heterocricetodon</i>	■																	
<i>Adelomyarion</i>	■	■	■															
<i>Eucricetodon</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudocricetodon</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Melissiodon</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Mirabella</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudofahlbuschia</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Eumyarion</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Fahlbuschia</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Megacricetodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Democricetodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Lartetomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Cricetodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Hispanomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Deperetomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Collimys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Cricetulodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Microtocricetus</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Rotundomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Byzantina</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Neocricetodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Epimeriones</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Apocricetus</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Kowalskia</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Ruscinomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Myocricetodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Celadensia</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Blancomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Trilophomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Bjorkurtenia</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Mesocricetus</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Microtodon</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudocricetus</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Baranomys</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Allocricetus</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Cricetulus</i>								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<b>Murinae</b>																		
<i>Progonomys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Huerzelerimys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Apodemus</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Occitanomys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Parapodemus</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Karnimata</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Centralomys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Stephanomys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Castromys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Micromys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Paraethomys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<i>Pelomys</i>												■	■	■	■	■	■	■
<b>Arvicolinae</b>																		
<i>Myomimus</i>																		
<i>Polonomys</i>																		
<i>Mimomys</i>																		
<i>Dolomys</i>																		
<i>Germanomys</i>																		
<i>Kislangia</i>																		
<i>Propliomys</i>																		
<i>Stachomys</i>																		
<b>Platacanthomyinae</b>																		
<i>Neocometes</i>																		
<i>Pliospalax</i>																		
<b>Spalacinae</b>																		
<i>Heramys</i>																		
<b>Gerbillinae</b>																		
<i>Pseudomeriones</i>																		
<i>Calomyscus</i>																		
<i>Debruijnimys</i>																		
<b>Castoridae</b>																		
<i>Steneofiber</i>																		
<i>Trogontherium</i>																		
<i>Anchitheriomys</i>																		
<i>Chalicomys</i>																		
<i>Eucastor</i>																		
<i>Dipoides</i>																		
<i>Castor</i>																		
<i>Boreofiber</i>																		
<i>Romanocastor</i>																		
<i>Zamolxifiber</i>																		
<b>Aplodontidae</b>																		
<i>Parallomys</i>																		
<i>Ameniscomys</i>																		
<i>Paracitellus</i>																		
<i>Plesispermophilus</i>																		

## Echelle chronologique

L'ensemble du travail de compilation des listes fauniques nécessite l'utilisation d'un repérage biochronologique qui permet des corrélations à grande échelle en Europe. Parmi les différentes échelles existantes (Mein, 1999), ce sont les échelles biochronologiques continentales du Paléogène et du Néogène qui ont été choisies (Biochrom'97, 1997; Mein, 1975; Mein, 1989). Pour le Paléogène, seuls les trois derniers niveaux repères ont été utilisés afin de couvrir la fin de l'Oligocène (MP28-MP30). Pour le Néogène, les biozones utilisées vont de MN1 à MN 15, les propositions faites lors du « Working group » de Reinsburg en 1990 sont prises en compte dans ce travail (De Bruijn *et al.*, 1992). Elles correspondent à une subdivision de la biozone MN2 en MN2a et MN2b (pour les gisements repère de Montaigu et Laugnac) et un regroupement des biozones MN7 et MN8 en MN7/8. L'âge de ces biozones est issu des derniers calages magnéto-stratigraphiques (Agustí *et al.*, 2001). Le tableau 3 résume les corrélations biostratigraphiques et biochronologiques pour la fin du Paléogène et le Néogène.

Ma	Zones MN	Etages continentaux	Etages marins	Epoques	
2	MN 17	VILLAFRANCHIEN	GELASIEN	PLIOCENE	NEOGENE
	MN 16		PIACENZIEN		
5	MN 15	RUSCINIEN	ZANCLEEN	MIOCENE sup.	
	MN 14				
10	MN 13	TUROLIEN	MESSINIEN	MIOCENE moy.	
	MN 12		TORTONIEN		
	MN 11				
15	MN 10	VALLESIEN	SERRAVALLIEN	MIOCENE inf.	
	MN 9				
20	MN 7/8	ASTARACIEN	LANGHIEN	OLIGOCENE sup.	
	MN 6				BURDIGALIEN
	MN 5				
25	MN 4	ORLEANIEN	AQUITANIEN		
	MN 3				
	MN 2b				
27	MN 2a	AGENIEN	CHATTIEN		
	MN 1				
	MP 30	ARVERNIEN			
	MP 29				
	MP 28				

Tab. 3 - Tableau de corrélation biostratigraphique et biochronologique. L'âge des zones MN correspond au calage de Agustí *et al.* (2001).

Dans le cas de l'étude des *Megacricetodon* et *Democricetodon*, la précision du travail au niveau régional permet d'utiliser le calage relatif des localités les unes par rapport aux autres. En particulier, l'âge des localités utilisé pour l'étude morphométrique de *Megacricetodon* est issu de publications (Aguilar, 1987 ; Boon, 1991 ; Aguilar, 1995 ; Heissig, 1997 ; Aguilar *et al.*, 1999a ; Aguilar *et al.*, 1999b ; Mein et Ginsburg, 2002 ; Sen, 1997).

## Etude systématique

### Etat des connaissances sur les Cricetinae

Les Cricetinae trouvent vraisemblablement leur origine en Asie à la fin de l'Eocène avec le genre *Simimys* (Wilson 1935). A partir de l'Oligocène, la diversité des Cricetinae augmente partout en Asie, jusqu'en Turquie (de Bruijn et Ünay, 1996; Lindsay, 1994). En Europe occidentale, cette famille n'arrive qu'après la Grande Coupure de Stehlin (1910) au début de l'Oligocène, mais n'atteindra pas le même niveau de diversité qu'en Asie. C'est au Miocène en Asie que les Cricetinae atteignent leur maximum de diversification et qu'apparaissent les premiers Cricetinae présentant une morphologie non-primitive (connexion antérieure du protoconide et du métaconide *in* Lindsay [1994] dont les *Democricetodontinae* et les *Megacricetodontinae* [*sensu* Lindsay, 1994].

L'étude qui suit s'intéresse exclusivement au Cricetinae d'Europe occidentale. D'abord les Cricetinae paléogènes persistent en Europe jusqu'au début du Néogène, ensuite au cours du Néogène, la diversité des Cricetinae varie fortement en Europe occidentale. Le Miocène inférieur, le Miocène supérieur et le Pléistocène se caractérisent par une diversité assez faible du groupe.

Au Miocène inférieur deux principaux genres sont connus : *Pseudocricetodon* et *Eucricetodon*. Ces deux genres ont fait l'objet de plusieurs études donnant une assez bonne image de leur évolution à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène (Comte, 1985; Engesser, 1985; Freudenthal *et al.*, 1994; Freudenthal *et al.*, 1992; Huguency, 1999; Vianey-Liaud, 1971; Vianey-Liaud, 1972; Vianey-Liaud, 1974).

A partir du Miocène supérieur, les Cricetinae commencent à disparaître. Les Cricetinae du Miocène supérieur et du Pléistocène sont plus diversifiés qu'au Miocène inférieur mais également bien connus grâce à des travaux de synthèse (Daxner-Höck *et al.*, 1966; Freudenthal *et al.*, 1991; Freudenthal *et al.*, 1998; van de Weerd *et al.*, 1977). Le nombre d'espèces de Cricetinae baisse ensuite durant tout le Quaternaire jusqu'à aujourd'hui où une seule espèce persiste dans le nord de l'Europe occidentale : *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758), le grand hamster d'Europe.

C'est durant le Miocène moyen que les Cricetinae ont été le plus étudiés. En effet, c'est au début de cette période, après la disparition des Cricetinae oligocènes qu'arrivent de nouveaux Cricetinae d'Asie (de Bruijn et Ünay, 1996), présentant cette connexion antérieure des protoconides et métaconides. Ces nouvelles formes de Cricetinae ont fait l'objet de plusieurs synthèses (Fahlbusch, 1964; Kálin, 1999; Mein et Freudenthal, 1971b; Rummel, 1999; Schaub, 1925) afin de cerner l'ensemble de la systématique du groupe et de mieux comprendre son évolution au cours du Miocène moyen. Cependant l'étude détaillée des genres qui composent la famille confirme que de nombreux problèmes d'ordre systématique et phylogénique restent à résoudre. Parmi ces Cricetinae miocènes, les genres *Democricetodon* et les *Megacricetodon* sont les plus diversifiés et abondants, ainsi leur évolution au cours du Miocène moyen en Europe apparaît déterminante pour comprendre les processus qui contrôlent les dynamiques des faunes de rongeurs.

Parmi les plus petits de ces Cricetinae, le genre *Megacricetodon* est un des plus abondant. Il est souvent utilisé pour des interprétations biochronologiques en raison de la quantité de matériel trouvé et de son évolution rapide, particulièrement lorsque le reste de la faune est peu ou mal préservé (Couëffé et Maridet, sous presse). Du fait de son abondance, le genre est généralement bien connu dans différentes régions d'Europe où il a fait l'objet d'études précises : en Espagne (Agustí, 1980; Alvarez Sierra et García-Moreno, 1986; Daams et Freudenthal, 1988; García-Moreno, 1987), dans le Sud de la

---

France (Baudelot, 1964; Aguilar, 1980, 1995; Bulot, 1980; Aguilar *et al.*, 1999a), ou dans le Nord de l'Europe (Fahlbusch, 1964; Tobien, 1977; Boon, 1991; Bolliger, 1994). Ainsi des lignées ont pu être établies au sein du genre : *M. collongensis* (Mein 1958) - *M. gersii* Aguilar 1982 - *M. roussillonensis* Aguilar *et al.* 1986 (Aguilar, 1980, 1995; Aguilar *et al.*, 1999a) ; *M. aff. bavaricus* Fahlbusch 1964 - *M. fahlbuschi* Aguilar *et al.* 1999 - *M. wuae* Aguilar *et al.* 1999 (Aguilar *et al.*, 1999a); *M. lalai* Aguilar *et al.* 1999 - *M. bavaricus* Fahlbusch 1964 – *M. germanicus* Aguilar 1980 (Heissig, 1989; Heissig, 1997; Aguilar *et al.*, 1999a) et *M. gregarius* (Schaub 1925) ( Mein, 1984; Aguilar *et al.*, 1999a).

Parmi les plus grands Cricetinae du Miocène moyen, une histoire évolutive fut proposée par Mein & Freudenthal (1971) toutefois des travaux ultérieurs soulignent la difficulté d'aborder la systématique et la distribution du groupe en raison de son fort changement morphologique au cours du temps (de Bruijn *et al.*, 1993; Rummel, 1999). Les genres *Eumaryion* et *Lartetomys* ont fait l'objet de peu d'études spécialisées (Bulot, 1978; Mein et Freudenthal, 1981; de Bruijn et Saraç, 1991; Garapich et Kálin, 1999); en effet ces deux genres sont rares dans l'enregistrement fossile et leur distribution en Europe occidentale reste mal connue (Kálin, 1999). Enfin les genres *Fahlbuschia*, *Pseudofahlbuschia* et *Renzimys* sont des Cricetinae de grande taille dont la morphologie est très proche de *Democricetodon*. Le genre *Fahlbuschia* en particulier a fait l'objet de discussions tant sur le plan de ses affinités phylogéniques qu'environnementales. Les caractères diagnostiques du genre *Fahlbuschia* étant proches des caractères observables chez *Democricetodon*, Aguilar (1981) suggère une remise en question de la validité du genre. Par ailleurs, la discussion sur l'attribution de certains taxons à l'un des deux genres reste parfois irrésolue (Freudenthal et Daams, 1988). Le problème est d'autant plus important que l'exclusion mutuelle des deux genres dans différentes localités, amène souvent à une interprétation différente du milieu de vie de *Fahlbuschia* et de *Democricetodon* (van de Weerd et Daams, 1978; Mein, 1984; Daams *et al.*, 1988; Maridet *et al.*, 2000). Le genre *Democricetodon* est généralement considéré comme caractéristique de milieux humides et boisés alors que le genre *Fahlbuschia* serait plutôt indicateur de milieux secs. Cependant cette interprétation reste purement spéculative puisque aucun argument morphologique ne permet de soupçonner une fonctionnalité différente de la dentition chez l'un de ces deux genres, leur exclusion mutuelle pouvant trouver son explication dans un phénomène de compétition inter-générique.

Une étude récente des Cricetinae du bassin de Calatayud-Teruel (van der Meulen *et al.*, sous presse) a permis d'établir une lignée partant de *Democricetodon franconicus* jusqu'à *Fahlbuschia darocensis*, démontrant ainsi la relation phylogénique directe entre les deux genres. Ainsi, le genre *Fahlbuschia* est mis en synonymie avec *Democricetodon*. Si l'interprétation environnementale des espèces de *Democricetodon* au cours du Miocène moyen reste à discuter, cette étude récente permet également de souligner les lacunes existantes concernant l'histoire évolutive des *Democricetodon*.

Tous comme *Megacricetodon*, le genre *Democricetodon* se caractérise par une forte diversité spécifique et un éventail de tailles allant de petites tailles (proche de *Megacricetodon*) à de grandes tailles (proche de *Eumaryion*) au sien de la famille (Kálin, 1999). Comme le soulignent Mein et Freudenthal (1971b) concernant *D. gaillardi*, la forte variabilité morphologique du genre rend difficile l'établissement de caractères diagnostiques englobant l'intégralité des espèces attribuées au genre. Plusieurs interprétations phylogéniques ont déjà été proposées pour le genre *Democricetodon* (Fahlbusch, 1964; Freudenthal, 1967; Aguilar, 1981; Heissig, 1995; Maridet *et al.*, 2000; van der Meulen *et al.*, sous presse). Cependant, la description de nouvelles espèces (Aguilar *et al.*, 1999a; Maridet *et al.*, 2000) et les discussions portant sur la détermination de taxons déjà connus

(Freudenthal et Fahlbusch, 1969; Heissig, 1995) amènent à penser qu'un travail de synthèse sur les taxons les plus courants est nécessaire afin de proposer une histoire évolutive du genre.

Par ailleurs l'intérêt du genre *Democricetodon* dans les interprétations phylogéniques est également discuté. Les *Democricetodon* de grande taille sont généralement considérés comme marqueurs biochronologiques de la fin du Miocène moyen. Ainsi Heissig (1995) propose une étude des espèces *D. affinis*, *D. mutilus*, *D. gaillardi* & *D. freisingensis*. Il en résulte que *D. gaillardi* de Steinheim présenterait des affinités avec *D. affinis* de La Grive alors que le *D. gaillardi* de Sansan serait un ancêtre de *D. freisingensis* de Giggenhausen. Cependant, la difficulté à déterminer les formes les plus évoluées de *Democricetodon* n'est pas nouvelle puisque Mein et Freudenthal (1971b) remarquent déjà que l'espèce *D. gaillardi* présente des caractères morphologiques à la limite de la définition du genre *Democricetodon*. Dans ce contexte, la description des nouvelles espèces telles que *D. fourensis* (Maridet *et al.*, 2000) ou *D. sudrei* et *D. hanniae* (Aguilar *et al.*, 1999a), dès le milieu du Miocène moyen, remet en cause l'interprétation évolutive biométrique et morphologique au sein du genre. En effet, les *Democricetodon* de grande taille ne sont pas uniquement présents à la fin du Miocène moyen et le début du Miocène supérieur, et par ailleurs la polarisation des caractères au cours de l'évolution peut être remise en cause. D'autres problèmes restent également à résoudre, d'une part la possibilité d'une relation phylogénique directe entre *D. mutilus* et *D. affinis*, qui présente une morphologie proche avec cependant des caractères plus « évolués » pour *D. affinis* (Fahlbusch, 1964; Heissig, 1995). Et également la clarification de la systématique pour les *Democricetodon* de petite taille dont certains présentent une morphologie complexe comme *D. brevis* et d'autre une morphologie simple comme *D. crassus* et *D. gracilis*. Ces deux taxons firent d'ailleurs l'objet d'une discussion quant à la dénomination de l'espèce *Cricetodon minus* de Sansan (*sensu* Schaub 1925) comprenant deux genres (*Megacricetodon* et *Democricetodon sensu* Fahlbusch 1964). C'est finalement *D. crassus* qui fut choisi (Freudenthal et Fahlbusch, 1969), cependant la forte similarité morphologique entre les deux espèces reste à étudier.

L'ensemble des études réalisées reflète donc la difficulté à identifier et séparer les espèces de *Democricetodon*. De fait, plus que la variabilité morphologique de la famille, c'est le recouvrement morphologique fort d'une espèce à l'autre qui pose problème quant à la détermination des taxons. Des études ont été réalisées pour utiliser la variabilité de taille d'espèce actuelle comme modèle pour estimer le domaine normal de variabilité de taille des fossiles (Freudenthal et Cuenca-Bescos, 1984; Gingerich, 1974). Cependant, ces études ne prennent généralement pas en compte la variabilité morphologique, alors que les diagnoses reposent principalement sur des descriptions de la topologie des dents. Pourtant la prise en compte de la variation morphologique, par un simple comptage des caractères morphologiques présents est possible comme le montre des études réalisées sur des Cricetinae Pliocènes et Pléistocènes d'Europe de Hongrie (Hír, 1993, 1994). Ainsi l'utilisation d'une population de Cricetinae actuels d'Amérique du Sud, présentant une morphologie proche des *Democricetodon* et des *Megacricetodon* peut permettre d'établir un modèle biométrique et morphologique permettant de définir le domaine normal de variabilité des espèces fossiles.

Partant de cette référence actuelle, et conformément aux usages en vigueur pour les abréviations (David, 1984), un taxon fossile nommé « *genre aff. espèce* » correspondra à une population de dents qui est rattachée à l'espèce avec une incertitude due à des différences morphologiques par rapport au type. Un taxon nommé « *genre cf. espèce* » correspondra à une population de dents dont la conservation (qualité du matériel ou effectif) n'est pas suffisante pour s'assurer de l'exactitude de la

---

détermination. Les lignées proposées dans l'étude qui suit sont entendues au sens d'une succession dans le temps de populations fossiles présentant une évolution morphologique continue et orientée.

## Nomenclature

L'ensemble des molaires de Cricetinae présente une morphologie similaire, composée d'un plan cricétin, c'est à dire deux rangées de cuspidés et des crêtes reliant ces cuspidés. La nomenclature utilisée est présentée dans la figure 5. Elle est reprise, modifiée, et parfois simplifiée, à partir des nomenclatures proposées par Freudenthal *et al.* (1994), Freudenthal & Daams (1988) et Kälin (1999). L'étude des genre *Democricetodon* et *Megacricetodon* a également permis d'observer un certain nombre de caractères morphologiques habituellement non décrits. Ces derniers correspondent soit à une description plus détaillée de la topologie de la dent, soit à des caractères observables sur le contour des molaires. De tels caractères n'étant généralement pas décrits, la figure 6 présente quelques états morphologiques observés sur les premières molaires, correspondant à des morphotypes décrits dans l'étude systématique qui suit. L'antérocone et l'antéroconide apportent à eux seuls un grand nombre d'informations morphologiques. D'abord la forme est la plupart du temps indépendante de la division, sauf dans le cas d'une division forte sur l'antéroconide qui se traduit généralement par une forme carrée. Ensuite, les quatre états de divisions observés (1 à 4 sur la figure 6) présentent le plus souvent une distribution continue dans le gisement étudié. Cela signifie que lors d'un déplacement de ce caractère morphologique au cours du temps, l'état 2 est un intermédiaire entre les états 1 et 3, et que l'état 3 est un intermédiaire entre les états 2 et 4, et ce indépendamment du sens évolutif du caractère.

Précision : dans les descriptions qui suivent, sur les dents inférieures et supérieures, le terme de crête "vestigiale" est utilisé pour désigner une crête très peu développée qui se résume à une excroissance de forme sub-triangulaire sur la crête qui relie le protocône et l'hypocône (Pl. 1 fig. 4). Ce terme est utilisé, dans ce cas, dans un but descriptif et ne contient aucun a priori sur l'évolution de ce caractère morphologique au cours du temps. L'observation de ce caractère morphologique étant fortement dépendant de l'usure de la dent, une estimation de la longueur pour une population de dents est difficile. Par contre, des états morphologiques indépendants de l'usure peuvent être facilement observés. Dans l'étude qui suit trois états de développement des crêtes sont comptabilisés. L'état "absent" : aucune crête ou éperon n'est observable. L'état "vestigial" : la crête présente un développement léger correspondant à un début de crête en forme de triangle. L'état "atteignant le bord de la dent" : la crête présente une longueur maximale et touche le cingulum qui borde la dent. L'état de mésolophe(ide) "intermédiaire" correspondant à une crête bien développée de longueur variable mais n'atteignant pas le bord de la dent. Il est également comptabilisé puisqu'il correspond au reste des mésolophes n'appartenant pas aux trois états pré-cités. Considérant que la taille des crêtes se distribue autour d'une valeur médiane, l'effectif des crêtes correspondant à chaque état donne une indication sur la longueur du caractère pour un échantillon donné.

Concernant la description des connexions aux cuspidés, quatre termes peuvent être utilisés. Proverse désigne une connexion faite vers la partie mésiale de la dent par rapport à la cuspide considérée (paracône Pl. 4 fig. 35). A l'inverse, rétroverse désigne une connexion positionnée distalement par rapport à la cuspide (métacône Pl. 3 fig. 23). Transverse désigne une connexion intermédiaire entre les deux précédentes, dans l'axe de la cuspide (paracône Pl. 4 fig. 9). Enfin, sauf indication complémentaire, une connexion double désigne la coexistence d'une connexion proverse et d'une rétroverse (paracône Pl. 3 fig. 3).

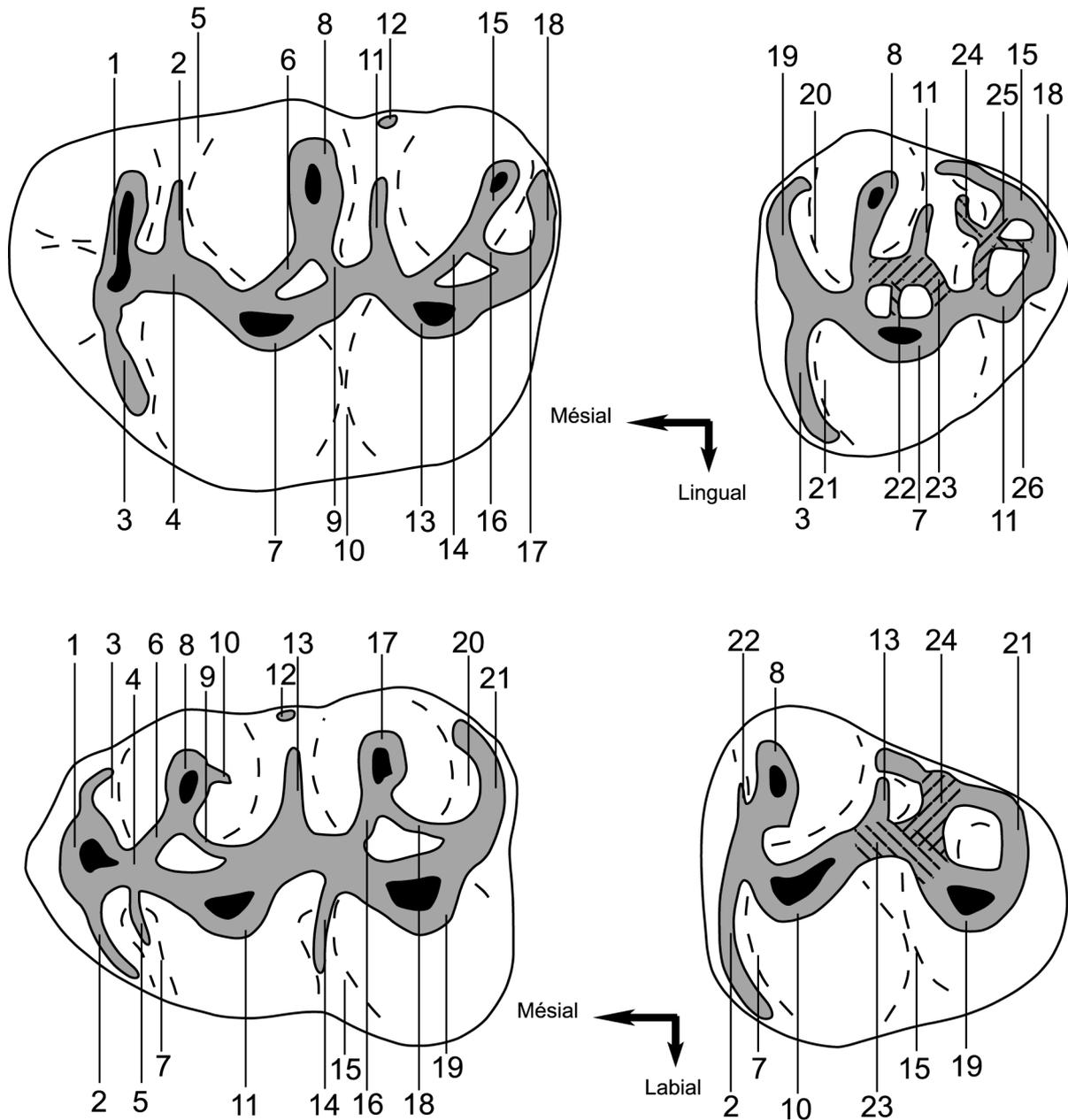


Fig. 5 – Nomenclature de la morphologie dentaire, modifiée à partir de Freudenthal et al., 1994, Freudenthal et Daams, 1988 et Kälin, 1999.

*Molaires supérieures :*

1 : antérocône – 2 : éperon sur antérolophule – 3 : antérolophe lingual – 4 : antérolophule – 5 : antérosinus labial – 6 : connexion antérieure du paracône, paralophule antérieur – 7 : protocône – 8 : paracône – 9 : connexion postérieure du paracône, paralophule postérieur – 10 : sinus – 11 : mésolophe – 12 : mésostyle – 13 : hypocône – 14 : connexion antérieure du métacône, métalophule antérieur – 15 : métacône – 16 : connexion postérieure du métacône, métalophule postérieur – 17 : postérosinus – 18 : postérolophe – 19 : antérolophe labial – 20 : Antérosinus labial – 21 : protosinus – 22 : néo-entolophe – 23 : axiolophe – 24 : néo-mésolophe – 25 : métalophule – 26 : néo-métalophule.

*Molaires inférieures :*

1 : antérolophide – 2 : antérolophide labial – 3 : antérosinuside lingual – 4 : antérolophulide – 5 : éperon labial de l'antérolophulide – 6 : connexion antérieure du métaconide, métalophulide antérieur – 7 : protosinuside – 8 : métaconide – 9 : connexion postérieure du métaconide, métalophulide postérieur – 10 : éperon du métaconide – 11 : protoconide – 12 : mésostylide – 13 : mésolophide – 14 : ectomesolophid – 15 : sinuside – 16 : connexion antérieure de l'entoconide, entolophulide antérieur – 17 : entoconide – 18 : connexion postérieure de l'entoconide, entolophulide postérieur – 19 : hypoconide – 20 : postérosinuside lingual – 21 : postérolophide – 22 : antérolophide lingual – 23 : ectolophide – 24 : entoconide.

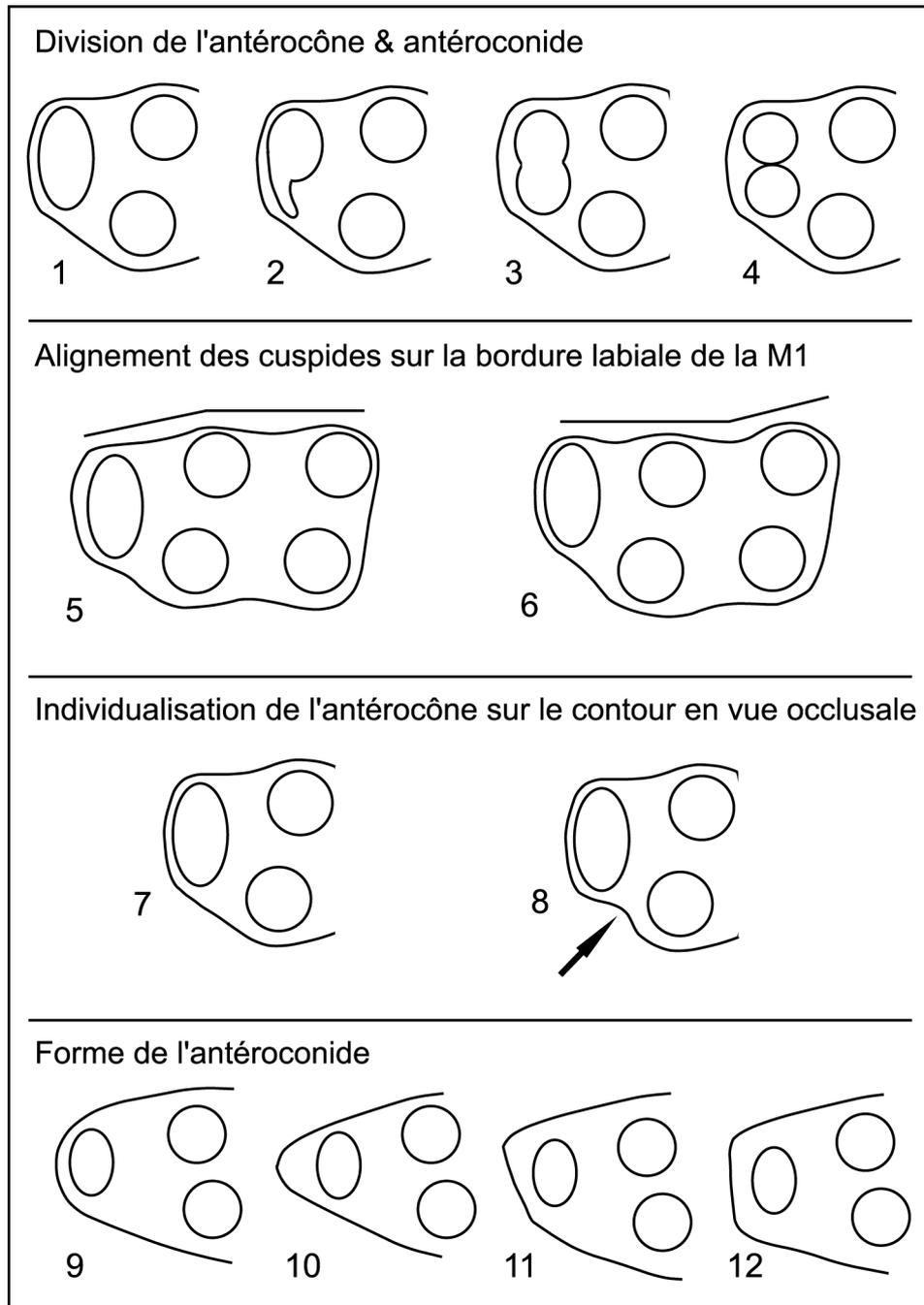


Fig. 6 – Morphotypes observés sur les premières molaires des genres *Democricetodon* et *Megacricetodon*.  
 1 : antérocone(conide) simple (Pl. 1 fig. 6 ; Pl. 2 fig. 25,29 ; Pl. 5 fig. 12,23)– 2 : antérocone(conide) déporté, labialement pour les molaires supérieures (Pl. 3 fig. 1), lingualement pour les molaires inférieures (Pl. 5 fig. 4,33) – 3 : début de division avec individualisation de deux cuspides (Pl. 1 fig. 20 ; Pl. 6 fig. 30 ; Pl. 7 fig. 11)– 4 : division nette de l'antérocone(conide) (Pl. 1 fig. 1,5 ; Pl. 2 fig. 1,2,4 ; Pl. 6 fig. 1,5,15,22) – 5 : bordure labiale présentant un angle interne (Pl. 1 fig. 20 ; Pl. 2 fig. 1,27 ; Pl. 3 fig. 6,34,40 ; Pl. 4 fig. 13-15,35 ; Pl. 5 fig. 2) – 6 : bordure labiale présentant un angle externe (Pl. 1 fig. 3,33 ; Pl. 4 fig. 1 ; Pl. 6 fig. 26,27 ; Pl. 7 fig. 21) – 7 : antérocone non individualisé du protocône en vue occlusale (Pl. 1 fig. 33 ; Pl. 2 fig. 2,12,35,36 ; Pl. 5 fig. 1,21)– 8 : antérocone individualisé du protocône en vue occlusale (Pl. 1 fig. 1,20,21 ; Pl. 3 fig. 1,18,19,30,40 ; Pl. 4 fig. 13,16,35 ; Pl. 5 fig. 2,19,30,32) – 9 : antéroconide arrondi (Pl. 1 fig. 24) – 10 : antéroconide sub-triangulaire (Pl. 3 fig. 12) – 11 : antéroconide sub-carré (Pl. 4 fig. 36) – 12 : antéroconide carré (Pl. 4 fig. 38).

## Etude morphologique

Les Cricetinae (Sigmodontinae) actuels d'Amérique présentent une morphologie très similaire à celle des Cricetinae fossiles européens. La détermination des espèces fossiles reposant souvent sur la présence ou l'absence de caractères diagnostiques, une population de Sigmodontinae actuels (Venezuela) peut servir de modèle afin d'estimer le domaine de variation morphologique et biométrique normale d'une population de Cricetinae fossiles. Un ensemble de 32 crânes et 32 mandibules associées de *Oryzomys flavescens* Waterhouse 1837 conservés au muséum de Bâle est décrit dans ce travail. L'étude de ce matériel a été réalisée suivant la même méthode que le matériel fossile. Dans le cas de *Oryzomys flavescens*, les dents présentent une usure importante et ne permettent pas une observation complète de la morphologie, ainsi seules des premières molaires comprenant généralement les caractères diagnostiques principaux ont été décrites.

### *Oryzomys* Baird 1857

#### *Oryzomys (Oryzomys) flavescens* Waterhouse 1837

NMB 3084-3113 ; NMB 4942-4943 (annexe 1)

Pl. 7 fig. 30-45

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	60	64	1,37	1,98	1,67	0,102	6,080	64	0,85	1,16	1,05	0,064	6,078
M2	60	64	0,96	1,26	1,15	0,067	5,548	64	0,87	1,14	1,03	0,058	5,659
M3	60	64	0,72	0,94	0,84	0,053	6,360	63	0,76	1,02	0,88	0,052	5,898
m1	60	63	1,26	1,75	1,53	0,093	6,065	63	0,83	1,06	0,96	0,054	6,688
m2	60	64	0,96	1,28	1,17	0,065	5,569	64	0,84	1,05	0,97	0,054	5,566
m3	60	64	0,90	1,25	1,08	0,062	5,773	64	0,74	0,94	0,84	0,046	5,462
Mx	60	64	3,03	4,04	3,53	0,184	5,212	64	0,87	1,16	1,05	0,064	6,105
Md	60	63	3,13	4,23	3,68	0,198	5,383	64	0,84	1,06	0,97	0,055	5,624

Tab. 4 – Mesures des dents de *Oryzomys flavescens*. n : effectif observé ; N : effectif mesuré ; Lmin : longueur minimale ; Lmax : Longueur maximale ; Lmoy : Longueur moyenne ; lmin : largeur minimale ; lmax : largeur maximale ; lmoy : largeur moyenne ; ET : écart-type donné pour les longueurs et les largeurs ; CV : coefficient de variation de Simpson ; M1 première molaire supérieure ; M2 deuxième molaire supérieure ; M3 troisième molaire supérieure ; m1 première molaire inférieure ; m2 deuxième molaire inférieure ; m3 troisième molaire inférieure ; Mx ensemble des trois molaires supérieures du maxillaire ; Md ensemble des trois molaires inférieures de la mandibule.

M1 sup. : Le plan cricétin est composé de cuspides très massives, séparés par des sinus étroits. Sur le contour en vue occlusale, chaque cuspide ressort nettement. La largeur de la dent est presque la même de la partie proximale à la partie distale. L'antérocône est long et particulièrement large. Il peut être simple (18/60 ; Pl. 7 fig. 31), présenter une tendance à la division (26/60 ; Pl. 7 fig. 30) ou être complètement divisé avec deux antérocuspides sans connexion l'un à l'autre (16/60), soit une majorité des dents présentant une division (42/60 ; Pl. 7 fig. 32,33,36). Dans les cas où une division, complète ou non, est observable on note que certaines dents montrent un sur-développement de la cuspide labiale par rapport à la cuspide linguale (18/42). En plus de cette variabilité importante de l'antérocône, quelques dents possèdent une crête positionnée sur la bordure labiale de l'antérocône (3/60). Ces trois cas correspondent à chaque fois à une dissymétrie entre la molaire gauche et droite du même crâne, ce qui signifie que sur un même crâne, une seule des deux molaires possède ce caractère. Quelques dents possèdent également une crête sur la bordure antérieure de l'antérocône. L'antérolophe labial présente une variabilité notable, il peut être absent (12/60), présent et long (34/60) ou présenter un renflement correspondant à la formation d'un style bordier (14/60). Bien que l'antérolophe soit difficilement observable, on observe nettement l'éperon sur l'antérolophe qui atteint généralement le bord labial (54/60), est rarement absent (2/60) et n'est jamais vestigial. Cette crête est généralement très rapprochée de l'antérocône. Le mésolophe est long, il atteint le plus souvent le bord labial (40/60), peut être vestigial (16/60) mais jamais absent. Un éperon relie presque toujours le mésolophe et le paracône, seules quelques rares dents ne possèdent pas cette crête (6/60). Du côté lingual, le cingulum qui ferme le sinus est généralement peu développé (40/60),

---

mais il peut être fortement développé (18/60) ou former un style bordier (2/60). Une dent possède une crête, qui coupe le protosinuside, reliant le protocône à l'antérocone (1/60 ; Pl. 7 fig. 45). Dans la partie distale, l'usure ne permet pas d'observer le postérolobe et le postérosinus.

m1 inf. : La dent est de forme carrée ou sub-carrée, avec une largeur constante de la partie proximale à la partie distale, l'antérocone étant particulièrement large. Comme sur les dents supérieures, les cuspides sont d'aspect massives, et les sinusides étroits. En vue occlusale, les cuspides ressortent nettement sur le contour de la dent. L'antérocone peut être simple (14/60 ; Pl. 7 fig. 40,41), en partie divisé (30/60 ; Pl. 7 fig. 38,39,44) ou complètement divisé (16/60 ; Pl. 7 fig. 36,42,43). L'antérolaphe labial est toujours long alors que le lingual peut long (48/60) à court (12/60). Le mésolaphe atteint toujours le bord lingual de la dent (60/60). Du côté labial, le cingulum qui ferme le sinus peut être fin et peu développé (16/60), fort (22/60) ou transformé en style bordier (22/60). L'ectomésolaphe est le plus souvent absent (44/60) il peut toutefois être vestigial (6/60) ou même de longueur maximale (10/60). L'usure importante des dents ne permet pas de distinguer le détail de la morphologie de la partie distale de la dent.

#### Remarques :

- L'usure des dents de cette population est importante par rapport aux populations fossiles, ce qui rend l'observation de certains caractères difficile, voir impossible. Ainsi, les connexions au paracône, métacône(ide) et entocone ainsi que les antérolaphe(ide) n'ont pas pu être décrits. Cette différence d'usure peut être attribuée à l'environnement végétal différent que l'on trouve actuellement sur le continent sud-américain en comparaison du Miocène d'Europe. Toutefois, indépendamment de l'usure, la morphologie observée reste très proche des Cricetinae miocènes d'Europe et ne semble pas affectée par l'environnement, ce qui permet d'utiliser ces Sigmodontinae sud-américains comme modèle de variabilité morphologique des Cricetinae fossiles européens.
- La variabilité morphologique est généralement forte. D'abord, les mésolaphe(ides) bien que très développés et atteignant généralement la bordure de la molaire, ils peuvent néanmoins être observés sous forme vestigiale ou même absent. La division de l'antérocone(conide) est également très variable : elle est observable sous tous les états, y compris l'état simple alors que la plupart sont nettement divisés. Enfin, certains caractères peuvent n'être présents que sur quelques dents tels que la crête qui coupe le protosinuside sur l'une des M1. Ainsi si l'on considère les morphotypes les plus courants, on peut observer autour une forte distribution de la variation morphologique.
- L'ectomésolaphe est un caractère morphologique très variable au sein de la population, pouvant être aussi bien absent que de longueur maximale. Les ectomésolaphe présentant un développement intermédiaire (vestigiales ou courtes) sont rares.
- Un autre aspect de la forte variabilité de morphologie s'exprime au travers d'une dissymétrie chez un même individu. En effet, certains caractères tels la crête positionnée sur la bordure labiale de l'antérocone des M1 peuvent n'être présents que sur une des deux molaires d'une même crâne.
- Sur le plan biométrique, le coefficient de variation de Simpson donne des valeurs comprises entre 5,2 et 6,6 pour un effectif de 64 mesures. Le même coefficient est calculé pour le matériel fossile lorsque les données le permettent afin de juger si la variation peut être considérée comme normale. Une variation supérieure à celle observée sur *Oryzomys flavescens* pourrait suggérer une non-homogénéité au sein d'un échantillon d'une espèce fossile.
- Un point morphologique reste invariant sur l'ensemble de la population : ce sont les caractères observés sur le contour de la dent en vue occlusale. Ainsi on peut distinguer une variabilité morphologique forte (topologie du plan cricétin) alors que la variabilité de forme (contour de la dent) est faible. Cette observation est également valable pour l'enregistrement fossile, où la superposition empirique de contour de M1 de *Democricetodon* en vue occlusale permet d'observer un très faible variabilité de la forme au sein d'une population (Maridet, 1999).
- La population est composée de 11 crânes mâles, 13 crânes femelles, et 6 crânes dont le sexe est inconnu. Aucune différence morphologique ou de taille n'a été observée entre les deux sexes. Toutefois on remarque un crâne de mâle (NMB 3101) qui présente une taille nettement supérieure aux autres individus (Pl. 7, fig. 35).

***Democricetodon* Fahlbusch 1964*****Democricetodon affinis* (Schaub 1925)**

Localité type : La Grive-St-Alban

Extension biochronologique : MN 5 à MN 7/8

Résumé de la diagnose originale : Schaub, 1925 (traduit de l'allemand)

Sur les molaires supérieures, la largeur est supérieure à ce qui est observable chez *Cricetodon gregarium* (aujourd'hui *Megacricetodon gregarius*). Les M1, les M2 et une partie des M3 possèdent une deuxième connexion antérieure au paracône. L'antérocone de la M1 est simple, et se présente sous forme d'une crête sans division. Le mésolophe est de taille moyenne.

Sur les molaires inférieures, les m1 sont peu allongées et présentent un antéroconide simple. Du côté labial, le protosinuside et le sinuside sont inclinés vers l'arrière. Le mésolophide est plus développé que chez *Cricetodon gregarium* (*Megacricetodon gregarius*) et présente de façon exceptionnelle un contact avec le bord de la dent.

**Population type**La Grive M *D. affinis* (Pl. 1 fig. 1-12)1925 - *Cricetodon affine* – Schaub, p. 25, fig. 91964 - *Democricetodon (Democricetodon) affinis affinis*– Fahlbusch, p. 38, fig. 22? 1995 – *Democricetodon affinis* Fahlbusch – Heissig, p. 95-103, fig. 2a, 2d, 3a, 3d, 3j, 3m, 4a, 5a, 5d, 5j, 5nnon 1995 – *Democricetodon affinis* Fahlbusch – Heissig, p. 95-103, fig. 4b

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	208	193	1,78	2,16	1,99	0,071	3,567	193	1,18	1,46	1,30	0,053	4,076
M2	190	30	1,33	1,62	1,50	0,073	4,866	30	1,16	1,39	1,28	0,049	3,828
M3	72	30	1,13	1,33	1,20	0,052	4,333	30	1,14	1,40	1,22	0,062	5,081
m1	200	38	1,56	1,90	1,75	0,060	3,428	38	1,10	1,28	1,21	0,041	3,388
m2	207	30	1,41	1,64	1,54	0,065	4,220	30	1,17	1,37	1,28	0,052	4,062
m3	59	30	1,31	1,50	1,41	0,045	3,191	30	1,04	1,22	1,13	0,050	4,424

Tab 5 – Mesures des dents de *D. affinis* de La Grive M. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est fortement développé, et nettement individualisé du reste de la dent par deux sinus larges et profonds qui le séparent du paracône et du protocône. L'antérocone est généralement simple avec une partie labiale plus développée que la partie linguale, qui se résume dans la plupart des cas en une longue crête qui vient fermer le protosinus (199/208). Dans de rares cas, la partie linguale est développée formant ainsi une deuxième cuspide sur l'antérocone et un début de division (6/208). L'antérocone peut même présenter une division nette (3/208). Un trait morphologique jamais décrits chez *Democricetodon*, l'antérocone peut présenter dans certains cas (20/208) une crête bordière à l'extrémité mésiale de la dent (Pl. 1 fig. 1). Du protocône part un antérolophulide long et fin qui est rattaché à l'antérocone dans sa partie linguale. Dans près d'un cas sur quatre, un éperon sur l'antérolophule est présent (51/208), il est généralement de taille moyenne (40/51) mais peut atteindre le bord de la dent (11/51). Le mésolophe est de taille moyenne et se trouve généralement proche du métacône. La taille du mésolophe varie fortement, il peut être vestigial (14/208) ou toucher le bord labial de la dent (4/208) mais n'est jamais absent. Dans près d'un cas sur deux, une deuxième connexion entre le protocône et le paracône est présente mésialement (90/208). Dans la moitié des cas (45/90), ce paraloophule antérieur est complet et se caractérise par une crête fine et assez longue qui peut être sectionnée en son milieu. Dans les autres cas (45/90), la connexion est incomplète et se traduit par le départ d'un éperon oblique sur l'antérolophule, qui ne rejoint pas le paracône. Une double connexion peut aussi être observée entre l'hypocône et le métacône (3/208). Un cas est observé où ce deuxième métalophule présente une fusion partielle avec le mésolophe, formant ainsi une crête partant du mésolophe pour rejoindre le métalophule postérieur. La vallée postérieure est cernée par un postérolophule court et large. Sur quelques dents, le métacône est nettement individualisé sur le contour de la dent par un renflement labial, formant ainsi un angle extérieur sur la bordure labiale.

M2 sup. : Sur le bord antérieur, les deux antérolophes sont fortement développés, définissant ainsi deux larges sinus en avant du paracône et du protocône. Le protocône est toujours plus développé que l'hypocône,

---

élargissant ainsi la dent dans sa partie mésiale. La connexion au paracône est toujours double. Dans la plupart des cas, le mésolophe est de taille moyenne, il peut cependant atteindre le bord de la dent (28/190) ou se présenter sous forme vestigiale (9/190), mais il n'est jamais absent. Lorsque le mésolophe touche le bord de la dent, le cingulum labial présente un fort développement allant jusqu'à former un mésostyle. Autour du métacône, la morphologie de la dent présente une grande variabilité. Le métacône est généralement connecté au postérolophule par un métalophule postérieur simple (132/190). Dans ce cas, la connexion se caractérise par un métalophule postérieur très court et fixé en position très labiale sur le postérolophule. La connexion peut être également double (41/190), avec la présence d'un second métalophule antérieur connecté sur l'axioloche entre l'hypocône et le mésolophe. Dans de rares cas, ce métalophule antérieur peut être la seule connexion du métacône (8/190). Le métacône peut également être sans connexion (9/190), mais présente alors généralement un début de métalophule incomplet orienté vers le postérolophule. Il peut arriver également que le métalophule antérieur soit fusionné avec le mésolophe (4/190).

M3 sup. : Le paracône est relié au reste de la dent par l'axioloche sur lequel il est connecté en position assez centrale, dans quelques cas l'axioloche est incomplet dans sa partie distale (3/72). Le métalophule, entre le protocône et l'hypocône, est toujours présent. Dans la majorité des cas, il atteint le bord labial de la dent (69/72), il est alors possible de voir se développer sur le métalophule un mésolophe, orienté vers le paracône (9/69). L'antérolophule lingual est très long, et entoure le protocône sur le bord de la dent. L'hypocône est bien développé et éloigné du protocône par un sinus large, fermé par un fort cingulum lingual.

m1 inf. : L'antéroconide est toujours simple, et assez fin, de forme sub-triangulaire. L'antérolophule labial est plus développé que son homologue du côté lingual. L'antérolophulide présente une variabilité importante. Dans la majorité des cas, il est oblique, orienté vers le côté lingual de la dent (144/200). Il peut cependant être droit, dans l'axe de la dent (43/200). Dans de rares cas, l'antérolophulide peut être coupé ou discontinu (13/200). Seule une dent ne possède pas d'antérolophulide (1/200). Il arrive que le protoconide ne soit pas relié à l'antéroconide (42/200). L'antérolophulide se résume alors à une crête en forme de V, qui relie directement l'antéroconide au métaconide. Le mésolophide varie beaucoup, il est généralement long et peut atteindre le bord lingual de la dent (27/200). Mais il peut aussi être peu développé, vestigial (14/200) ou même absent (4/200). Le plus souvent, le mésolophide est déporté vers l'avant de la dent, touchant ainsi le métaconide. Le sinuside labial séparant le protoconide de l'hypoconide est toujours très large. Un ectomésolophide peut être observé sur certaines dents (11/200). Contrairement à *D. aff. freisingensis*, cette crête est généralement peu développée de par sa hauteur et se limite à un repli de l'émail dans le fond de cette vallée labiale. Dans la partie distale de la dent, le postérolophulide est large et ferme complètement la vallée postérieure.

m2 inf. : Sur le bord antérieur, l'antérolophule labial est bien développé, délimitant ainsi un large protosinuside en avant du protoconide. Ce caractère se traduit par un renflement de la bordure mésio-labiale sur le contour de la dent. Plus généralement, la partie labiale de la dent est plus développée et plus longue que la partie linguale. Un ectomésolophide très peu développé peut être observé dans de rares cas (3/207). La vallée entre le protoconide et l'hypoconide est fermée labialement par un cingulum long qui apparaît dans le prolongement de l'hypoconide et va toucher le protoconide. Du côté lingual, le mésolophide est très variable. Il peut être peu développé, à l'état vestigial (21/207) ou même absent (10/207). Il peut également atteindre le bord de la dent (9/207). Contrairement à son homologue labial, le cingulum lingual est généralement peu développé. Dans la partie distale de la dent, le postérolophulide présente une épaisseur variable. Il est particulièrement large vers l'axe de la dent, présentant souvent des surfaces d'usure laissant apparaître la dentine. Sa largeur décroît lingualement, jusqu'à former une pointe fine au contact de l'entoconide.

m3 inf. : La variabilité morphologique est moindre que pour les dents homologues supérieures. Dans la partie mésiale de la dent, un antérolophulide labial long et bien développé entoure le protoconide délimitant ainsi un large protosinuside. Lingualement, l'antérolophulide est souvent absent (28/59). Lorsqu'il est présent, il se présente sous la forme d'une crête très courte qui forme une boucle à la base du métaconide. Le mésolophide est peu développé, on peut l'observer à l'état vestigial (15/59) ou absent (15/59), plus rarement atteignant le bord lingual de la dent (7/59).

Discussion : L'étude d'un effectif important permet de mettre en évidence une forte variabilité morphologique autour des caractères diagnostiques constitués des morphotypes les plus souvent reconnus. Le cas des mésolophes et mésolophides, habituellement considérés comme bien développés, est un exemple de la variabilité observable autour de l'état morphologique le plus abondant. Cependant la forte variabilité observée sur les crêtes de *Oryzomys flavescens* indique que cette

variabilité n'est pas anormale. De même les mesures effectuées sur les molaires donnent un coefficient de variation inférieur aux coefficients calculés sur *Oryzomys flavescens*.

### Autres populations rattachées à *D. affinis* dans cette étude

#### Bellenberg 2 *D. cf. affinis* ?

1991 – *Democratodon mutilus* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 17,20

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M2	0	7?	1,27	1,44	1,34	0,061	4,552	7?	1,11	1,18	1,14	0,023	2,017
M3	0	2	1,04	1,05	1,05	0,007	0,666	2	1,05	1,10	1,08	0,035	3,240
m1	0	2	1,69	1,75	1,72	0,042	2,441	2	1,10	1,17	1,14	0,049	4,298
m2	2	4	1,31	1,40	1,35	0,040	2,962	4	1,08	1,11	1,09	0,015	1,376

Tab. 7 – Mesures des dents de *D. cf. affinis* de Bellenberg 2, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

m2 inf. : Les cuspides sont fines et délimitent un large sinuside. Ce dernier est fermé labialement par un cingulum bien développé qui part de l'extrémité du protoconide. Les deux dents possèdent un mésolophide de longueur moyenne et pas d'ectomésolophide. La forme de la dent est allongée, différente de *D. mutilus*.

Discussion : la comparaison directe avec *D. cf. mutilus* du même gisement permet de constater la différence de morphologie et biométrique de ces m2. L'allongement de ces dents et leur taille est comparable avec la population de La Grive M ce qui permet de proposer la détermination *D. cf. affinis*. Toutefois la matériel vu lors de cette étude est trop insuffisant pour permettre une détermination avec plus de certitude.

#### Vieux-Collonges *D. affinis* (Pl. 1 fig. 13-19)

? 1958 - *Cricetodon gaillardi* ? Schaub – Mein, p. 83, fig. 154

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	28	28	1,85	2,07	1,96	0,057	2,908	28	1,23	1,39	1,31	0,047	3,587
M2	13	13	1,45	1,61	1,54	0,053	3,441	13	1,26	1,46	1,33	0,050	3,759
M3	7	7	1,18	1,26	1,21	0,030	2,479	7	1,18	1,27	1,24	0,035	2,822
m1	13	13	1,66	1,96	1,77	0,074	4,180	13	1,12	1,24	1,17	0,042	3,589
m2	8	8	1,51	1,73	1,60	0,074	4,625	8	1,30	1,43	1,35	0,046	3,407
m3	11	11	1,28	1,45	1,39	0,042	3,021	11	1,05	1,18	1,11	0,042	3,783

Tab 8 – Mesures des dents de *D. affinis* de Vieux-Collonges. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est long, large, de forme assez massive et toujours nettement individualisé du protocône. Il est le plus souvent simple (18/28), parfois déporté du côté labial (9/28), il présente rarement un début de division (1/28) et n'est jamais réellement divisé. Il est connecté au protocône par un antérolophule toujours droit, dans l'axe de la dent (28/28). La crête partant de l'antérolophule est généralement absente (27/28) toutefois une dent possède une crête sous forme vestigiale (1/28). La connexion au paracône peut être simple rétroverse (15/28), elle peut présenter un début de deuxième connexion antérieure (4/28) ou être double (9/28). La connexion au métacône est moins variable, elle est le plus souvent simple rétroverse (26/28) et peut être dans de rares cas transverse (1/28) ou absente (1/28). Le mésolophe est de taille moyenne, jamais absent ni vestigial, il peut parfois atteindre le bord labial (3/28). Dans sa partie distale, la dent présente un postérolophule bien développé, et fortement écarté du métacône délimitant ainsi un large postérosinus. Quelques dents présentent un métacône fortement développé qui s'observe sur le contour en vue occlusale (6/28).

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, mais du côté lingual, l'antérolophe est très rapproché du protocône délimitant ainsi un protosinus étroit, parfois même inexistant. L'ensemble de la dent est de forme massive avec une largeur distale équivalente à la largeur proximale. La connexion au paracône est le plus souvent double (12/13), une seule dent présente une connexion antérieure incomplète (1/13) et aucune dent ne présente de connexion simple rétroverse. Dans la partie distale, la connexion au métacône est plus variable, elle peut être simple rétroverse (3/13), avec un début de deuxième connexion antérieure (1/13), double (4/13), simple

proverse (4/13) ou absente (1/13). Le mésolophe peut atteindre le bord labial (2/13) mais n'est jamais vestigial ni absent.

M3 sup. : La dent est assez longue avec un hypocône et un métacône bien développés. L'axiolophe montre une forte variabilité, il peut être absent (2/7) ou incomplet (2/7). Quelques dents possèdent un mésolophe (4/7) dont un vestigial (1/7) et un de longueur maximale (1/7). Le métalophule est généralement présent et touche le bord labial de la dent, toutefois il peut être absent (1/7) ou ne pas atteindre le bord de la dent (1/7). Deux dents présentent une discontinuité entre le protocône et l'hypocône.

m1 inf. : La dent présente une forme allongée, avec en particulier un antéroconide long et de forme arrondie. L'antéroconide est généralement simple (11/13), plus rarement déporté du côté lingual (2/13). L'antérolophulide quant à lui peut être droit (9/13) ou orienté lingualemment (4/13). Les connexions au métaconide et entoconide sont simples proverses, toutefois deux dents présentent un métaconide sans connexion. Le mésolophide peut être absent (3/13), vestigial (3/13) ou atteindre le bord de la dent (1/13). Du côté labial, le sinuside est notablement large. De même du côté distal, le postérosinuside est large, délimité par une postérolophide fin mais bien développé en longueur.

m2 inf. : L'antérolophide lingual est toujours très peu développé. A l'inverse, l'antérolophide labial et le postérolophide sont très bien développés. Le sinuside est notablement large avec un fond de vallée étroit en "V". Du côté lingual, le mésolophide est court, il peut être absent (2/8) ou vestigial (2/8) mais jamais de longueur maximale. Les connexions sont toutes simples proverses.

m3 inf. : La dent est longue avec un hypoconide bien développé. Le entoconide est fin et court laissant la place du côté labial pour un large et long sinuside. Le mésolophide est le plus souvent absent (9/11), il peut également être vestigial (1/11) ou atteindre le bord lingual (1/11). Une dent présente un hypoconide sans connexion avec le entoconide.

Discussion : L'ensemble de la morphologie détermine clairement une forme proche de *D. affinis* de La Grive M. En particulier la forme caractéristique de la partie mésiale des premières molaires permet d'identifier facilement l'espèce. On note toutefois une division plus faible de l'antéroconide ainsi que quelques différences sur le mésolophe et mésolophide. Toutefois la population de *Oryzomys flavescens* nous montre que ces caractères sont soumis à une forte variabilité, en conséquence de quoi cette population de Vieux-Collonges ne semble pas sortir du domaine de variation de l'espèce *D. affinis* telle que définit à La Grive M.

#### La Grive L7 *D. affinis*

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	223	30	1,80	2,14	1,99	0,080	4,020	30	1,23	1,42	1,32	0,049	3,712
M2	112	30	1,41	1,65	1,52	0,059	3,881	30	1,25	1,43	1,32	0,042	3,181
M3	73	30	1,08	1,28	1,18	0,056	4,745	30	1,15	1,29	1,21	0,035	2,892
m1	216	30	1,60	1,90	1,78	0,053	2,977	30	1,11	1,32	1,20	0,045	3,750
m2	58	30	1,45	1,65	1,58	0,049	3,101	30	1,20	1,38	1,28	0,050	3,906
m3	95	30	1,31	1,49	1,39	0,047	3,381	30	1,02	1,19	1,11	0,050	4,504

Tab 9 – Mesures des dents de *D. affinis* de La Grive L7. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

La population de La Grive L7 est similaire à celle de La Grive M, toutefois la fréquence de certains caractères morphologiques change (tableaux de comptage morphologique 47-51).

M1 sup. : Dans la partie mésiale de la dent, une crête est parfois présente en avant de l'antéroconide (30/223). L'antéroconide peut présenter une division nette (14/223) ou une tendance à la division (16/223). Un éperon sur l'antérolophule est souvent présent (112/223), il peut atteindre le bord labial (8/223). Le mésolophe présente tous les états possibles, absent (1/223), vestigial (8/223), touchant le bord labial de la dent (8/223). La connexion au paracône est très souvent double (147/223), elle est parfois incomplète mésialement (29/223). Seule une dent présente une double connexion au métacône.

M2 sup. : Le mésolophe est toujours présent, il peut atteindre le bord labial de la dent (8/112) ou être sous forme vestigiale (1/112). Dans la partie la plus distale de la dent, la connexion au métacône présente une assez forte variabilité. La connexion peut être absente (2/112), simple rétroverse (82/112), simple proverse (2/112) ou double (26/112). Dans le cas où la connexion est double, on observe dans la moitié des cas une discontinuité du métalophule antérieur formant ainsi une double connexion incomplète (13/112). Quelques dents présentent une fusion du mésolophe et du métalophule antérieur (3/112).

M3 sup. : L'axioloche est incomplet distalement dans de rares cas (4/73). La présence d'un mésolophe est rare, il peut partir de l'axioloche (2/73) ou se résumer à une crête courbe partant du métacône vers le bord labial de la dent (13/73).

m1 inf. : 216 observées. 3 dents présentent une usure trop importante pour être décrites.

L'antérolophulide présente une grande variabilité, il est le plus souvent simple et orienté lingualement (155/216), il peut être simple droit (30/216), discontinu (31/216), et plus rarement double avec l'apparition d'un deuxième antérolophulide labialement (3/216). L'ectomésolophide semble moins rare et plus développé qu'à La Grive M (49/216). Elle atteint parfois le bord labial de la dent (11/216). Du côté lingual, le mésolophide est visible sous forme vestigiale (4/216), atteignant le bord de la dent (30/216), mais peut également être absent (1/216). Certaines dents montrent l'absence de connexion entre le protoconide et l'antérolophulide. Ce dernier se résume alors à une crête coudée reliant le métaconide à l'antéroconide.

m2 inf. : Le mésolophide peut être aussi bien absent (6/58), vestigial (5/58) qu'atteindre le bord labial de la dent (2/58). Quelques dents possèdent un ectomésolophide (5/58), qui est alors très peu développé et se résume à un repli de l'émail dans le fond de la vallée.

m3 inf. : Le mésolophide est très variable, il peut être absent (14/95), vestigial (28/95) ou atteindre le bord lingual de la dent (20/95). L'antérolophide lingual peut être absent (24/95).

### Caractères morphologiques communs

L'ensemble des observations réalisées sur les différentes populations de *D. affinis* permet d'une part de mieux connaître la variabilité morphologique au sein de l'espèce, mais également de noter un certain nombre d'observations complémentaires à la diagnose originale.

M1 sup. : Les cuspides présentent généralement un aspect robuste. L'antéroconide est long et large, toujours fortement développé et nettement différencié du protocône en vue occlusale, il est généralement simple comme indiqué dans la diagnose mais montre également une tendance légère à la division. Une crête bordière est parfois observable en avant de l'antéroconide. L'éperon sur l'antérolophule est généralement peu développé alors que le mésolophe est toujours bien développé. Les connexions au paracône et métacône peuvent être simples ou doubles mais les connexions simples proverses sont très rares.

M2 sup. : Les cuspides qui forment le plan cricétin présentent généralement un aspect robuste. Les antérolophes et antérosinus sont toujours fortement développés, toutefois le protosinus peut dans quelques cas être moins développé que l'antérosinus labial. La largeur de la dent dans sa partie mésiale (paracône et protocône) est équivalente à la largeur distale (métacône et hypocône). Les connexions au paracône et métacône peuvent être simples ou doubles mais très rarement simples proverses. Le mésolophe est généralement bien développé. Dans la partie distale, le postérolophe et le postérosinus sont toujours bien développés.

M3 sup. : L'hypocône est généralement bien développé, donnant ainsi à la dent une forme triangulaire. La morphologie de la dent présente une forte variabilité autour de l'axioloche et du métalophule.

m1 inf. : La forme de l'antéroconide varie entre arrondie et sub-triangulaire. Les cas de division de l'antéroconide sont rares, mais possibles contrairement à ce qu'indique la diagnose. Les antérosinuse, protosinuse, sinusides et mésosinusides sont toujours larges. Il n'y a généralement pas d'éperon labial sur l'antérolophulide et le mésolophide présente un développement variable. Toutefois il est rare que le mésolophe soit absent. Le sinuside est toujours large et peut dans quelques cas contenir un ectomésolophide. La partie distale de la dent est généralement beaucoup plus large que la partie proximale.

m2 inf. : L'antérolophide labial est toujours fortement développé aussi bien en longueur qu'en largeur. Du côté lingual, l'antérolophide est peu développé mais rarement absent. Les connexions au métaconide et entoconide

---

sont généralement simples proverses. Le sinus est toujours large. L'ectomésolophide est généralement peu développé. Le mésolophide est assez long et rarement absent.

m3 inf. : L'hypoconide est toujours fortement développé, ainsi la dent est longue et massive dans sa partie distale. Le entoconide est court et s'oppose dans la partie labiale à un sinuside très développé tant en longueur qu'en largeur. Le mésolophide est généralement peu développé.

***Democricetodon freisingensis* Fahlbusch 1964**

Localité type : Giggenhausen

Extension biochronologique : MN 7/8

Résumé de la diagnose originale : Fahlbusch, 1964 (traduit de l'allemand)

Sur les molaires supérieures, les M1 possèdent un éperon sur l'antérolophule toujours long et bien développé. Les connexions au paracône et métacône sont souvent doubles, particulièrement sur les M2. Sur les molaires inférieures, l'antéroconide de la m1 est très large et présente une division.

**Population type**Giggenhausen *D. freisingensis* (Pl. 7 fig. 1-18)1964 - *Democricetodon (Democricetodon) gaillardi freisingensis* – Fahlbusch, p. 47,49, fig. 30a-l, 31a-k1972 - *Democricetodon gaillardi freisingensis* Fahlbusch – Engesser, p. 265, fig. 105, fig. 11995 - *Democricetodon freisingensis* Fahlbusch – Heissig, p. 95-103, fig. 2h, 3h-q, 4d, 5h-p

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	13	11	1,93	2,20	2,06	0,080	3,883	12	1,25	1,41	1,33	0,050	3,759
M2	8	8	1,27	1,57	1,46	0,100	6,849	8	1,26	1,45	1,36	0,060	4,411
M3	10	9	1,08	1,40	1,21	0,100	8,264	9	1,17	1,46	1,25	0,100	8,000
m1	10	12	1,74	1,97	1,86	0,080	4,301	11	1,19	1,34	1,25	0,040	3,200
m2	9	11	1,51	1,71	1,62	0,070	4,320	12	1,22	1,45	1,33	0,080	6,015
m3	11	8	1,46	1,62	1,53	0,060	3,921	8	1,06	1,36	1,20	0,090	7,500

Tab 10 – Mesures des dents de *D. freisingensis* de Giggenhausen, d'après Heissig, (1995). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : Les cuspides sont d'aspect massif, encadrant des sinus assez étroits. L'antéroconide est assez long et large, néanmoins pas toujours bien différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. Quelques dents montrent un métacône qui ressort sur ce même contour en vue occlusale, formant ainsi un angle externe sur la bordure labiale. L'antéroconide est le plus souvent simple (6/13), peut être déporté du côté labial (3/13), présenter une tendance à la division (2/13) ou être nettement divisé (2/13). Il est connecté au protocône par un antérolophule le plus souvent droit (10/13), parfois orienté lingualemment (2/13) ou double (1/13). L'éperon sur l'antérolophule est très long, il n'est jamais vestigial ou absent et atteint toujours le bord labial (13/13). Le mésolophe est également très long, il n'est jamais absent ni vestigial et atteint généralement le bord labial (12/13). La connexion au paracône peut être simple rétroverse (2/13), avec un début de deuxième connexion antérieure (5/13) ou double (6/13). La connexion au métacône est simple rétroverse (8/13) ou avec un début de deuxième connexion antérieure. Le cingulum labial est souvent absent ou faible alors que le cingulum lingual est généralement formé en style. Le postérolophe et le postérosinus sont très bien développés.

M2 sup. : Les antérolophes sont très développés aussi bien en largeur qu'en longueur, délimitant de larges antérosinus et protosinus. La dent est arrondie dans sa partie distale, le postérolophe est également très développé. Les cuspides ont un aspect massif et entourent un sinus étroit. Le mésolophe est long, il n'est ni absent ni vestigial et atteint souvent le bord labial (4/8). La connexion au paracône peut être simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (1/8) ou double (7/8). La connexion au métacône peut être simple rétroverse (3/8), avec un début de deuxième connexion (2/8) ou double (3/8).

M3 sup. : La dent est longue avec un hypocône très développé. Le métacône est également développé en cuspide. L'axiolophe est toujours présent, il peut être long formant un coude orienté labialement (5/10), court et droit (4/10) ou discontinu (1/10). Le métalophule est presque toujours présent (9/10). Il peut atteindre simplement le bord labial (2/10) ou se diviser en un néo-mésolophe (5/10) et un néo-métalophule (6/10) avant d'atteindre le bord de la dent (5/10). on peut remarquer dans quelques cas le départ d'un éperon partant labialement à partir du néo-métalophule (3/6). Le mésolophe peut être absent (3/10), vestigial (1/10) ou toucher le bord (2/10). Une dent montre une fusion du mésolophe et du néo-mésolophe. Une dent montre une fusion entre le métalophule et le mésolophe. L'association de l'ensemble de ces caractères engendre une forte variabilité morphologique dans la partie distale de la dent. Une dent possède un éperon partant du milieu de paracône vers l'antérolophe labial.

m1 inf. : Les cuspides ont un aspect massif avec un allongement selon l'axe linguo-labial. L'antéroconide est long de forme sub-carrée à carrée. L'ensemble de l'antéroconide et de l'antérolophulide constitue une

morphologie complexe variant fortement d'une dent à l'autre. L'antéroconide peut être déporté du côté lingual (2/9), présenter un début de division (5/9) ou être nettement divisé (2/9), il n'est jamais simple. L'antérolophulide peut être simple droit (1/9), simple orienté lingualement (3/9), simple avec un début de deuxième antérolophulide labial (2/9) ou nettement dédoublé (3/9). Une dent présente un caractère que l'on ne trouve habituellement pas chez *Democricetodon*, un éperon vestigial partant labialement à partir de l'antérolophulide. Autour de l'antéroconide, l'antérolophide labial est très développé en longueur alors qu'il est le plus souvent absent du côté lingual. Les crêtes médianes de la dent sont toutes deux fortement développées : le mésolophide atteint toujours le bord lingual de la dent (10/10), et l'ectomésolophide atteint généralement le bord labial (7/10), il peut également être vestigial (1/10) mais n'est jamais absent. Les connexions aux métaconide et entoconide sont simples proverses, sauf un métaconide dépourvu de connexion. On observe également deux dents pour lesquelles le protoconide est sans connexion antérieurement. On observe que la largeur de la partie distale de la dent est généralement équivalente à la largeur proximale.

m2 inf. : Les antéroconides sont longs et bien écartés des cuspidés, même du côté lingual, délimitant ainsi deux larges antérosinusides et protosinusides. Du côté lingual, le mésolophide atteint toujours le bord lingual de la dent (9/9), et le cingulum lingual n'est jamais bien développé. Du côté labial, le cingulum labial varie fortement, de absent à une crête partant de l'extrémité de l'hypoconide. L'ectomésolophide est soit absent (1/9) soit vestigial (3/9) soit de longueur maximale (5/9). Les connexions aux métaconide et entoconide sont simples proverses, sauf un métaconide dépourvu de connexion. Dans la partie distale, le postérolophide est particulièrement large et laisse souvent apparaître une importante facette d'usure.

m3 inf. : La dent est très longue avec un hypoconide très développé. De même que sur les dents homologues supérieures le métacône peut être formé en cuspide, sur les dents inférieures, quelques dents montrent un entoconide nettement formé à l'extrémité du entoconide (5/11). Dans la partie proximale, l'antérolophide labial ainsi que le protosinuside sont très développés. Dans la partie centrale de la dent, du côté labial, le sinuside est court laissant la place du côté lingual pour un entoconide long et fin. L'ectomésolophide est généralement absent (7/11), il peut aussi être présent sous forme vestigial (1/11) ou touchant le bord de la dent (1/11). A l'extrémité du sinuside, le cingulum labial a tendance à se transformer en un style. Du côté lingual, le mésolophide peut atteindre le bord (7/11), être vestigial (1/11) mais jamais absent.

Discussion : L'observation détaillée de cette population de *D. freisingensis* permet de mettre en évidence une variabilité morphologique plus importante que dans la diagnose. Elle permet également de remarquer plusieurs caractères morphologiques non décrits dans la diagnose originale : l'antéroconide de la M1 est particulièrement large, il est parfois nettement divisé mais peut également être simple ; sur les M3 l'hypocône et le métacône sont fortement développés ; sur les m1 l'ectomésolophide est toujours présent.

Concernant la variabilité de forme et de taille, certaines valeurs du coefficient de variation sont supérieures à celles obtenues pour *Oryzomys flavescens*, toutefois ces valeurs fortes correspondent à chaque fois à des effectifs faibles (moins de 10) en conséquence de quoi, l'écart type qui sert à calculer le coefficient peut être surestimé. La variation morphologique quant à elle n'est pas anormale en comparaison de ce qui est observable chez *Oryzomys flavescens*. Ainsi la population type de *D. freisingensis* rentre parfaitement dans le domaine normal de variation de morphologie et de forme d'une espèce de Cricetinae.

### Autres populations rattachée à *D. freisingensis*

CD 24 *D. aff. freisingensis* (Pl. 2 fig. 1-8)

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	400	30	1,63	1,88	1,76	0,068	3,863	30	1,10	1,34	1,23	0,057	4,634
M2	17	17	1,37	1,54	1,47	0,041	2,789	17	1,19	1,40	1,29	0,052	4,031
M3	44	30	0,99	1,14	1,05	0,034	3,238	30	1,05	1,19	1,11	0,034	3,063
m1	371	30	1,59	1,83	1,69	0,059	3,491	30	1,04	1,22	1,12	0,040	3,571
m2	66	30	1,37	1,53	1,44	0,043	2,986	30	1,11	1,26	1,18	0,033	2,796
m3	49	30	1,20	1,37	1,30	0,050	3,846	30	0,97	1,18	1,07	0,041	3,831

Tab 11 – Mesures des dents de *D. aff. freisingensis* de CD24. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. (l'étude a été limitée à 400 dents sur un total de 681 pour la M1) : L'antérocone est massif et large, avec un antérolophe lingual fortement développé, l'ensemble formant une partie mésiale très arrondie. De ce fait sur le contour de la dent, l'antérocone s'individualise mal du protocône. L'antérocone est généralement court même si sa longueur présente une assez forte variabilité. L'antérocone présente également une nette tendance à la division, visible par un grand nombre de dents présentant une division nette (74/400) ou un début de division (93/400). Les autres dents présentent généralement un antérocone avec une cuspide déportée du côté labiale, alors que la partie linguale se résume à un large antérolophe. Cette configuration de l'antérocone préfigure déjà la différenciation des parties labiale et linguale. Une crête très développée est généralement présente sur l'antérolophule, elle peut atteindre le bord labial de la dent (220/400), se présenter sous forme vestigiale (26/400), ou être absente (24/400). On observe sur certaines dents un deuxième antérolophule qui part de cette crête pour se connecter à l'antérocone dans sa partie labiale (59/400). La connexion au paracône présente assez peu de variabilité, elle est généralement rétroverse (322/400), elle peut également être double (78/400), mais jamais proverse ni absente. Dans la partie distale de la dent, la connexion au métacône présente une variabilité nettement plus forte, elle est généralement rétroverse (300/400), parfois double (15/400), rarement transverse (4/400), proverse (4/400) ou absente (1/400). Le mésolophe est très long, il atteint le plus souvent le bord labial de la dent (320/400) et n'est jamais sous forme vestigiale ni absent. Les sinus linguaux sont assez étroits et fermés par un cingulum fortement développé.

M2 sup. : Les antérolophides labial et lingual sont très développés. La connexion au paracône est toujours double (17/17), mais la connexion au métacône est un peu plus variable, elle peut être simple rétroverse (4/17), simple proverse (2/17), simple rétroverse avec l'apparition d'un nouveau métalophule antérieur non complet (2/17), ou double (9/17). Le mésolophe est long, il atteint généralement le bord labial de la dent (13/17) et n'est jamais vestigial ni absent.

M3 sup. : Ces dents présentent une morphologie complexe avec une forte variabilité, particulièrement dans la partie distale des dents. On peut noter néanmoins quelques caractéristiques morphologiques invariantes : l'ensemble des dents se caractérise par des antérolophes bien développés, et une partie distale courte, large et assez arrondie. L'hypoconide est généralement peu développé. L'axioloche est toujours présent, bien qu'il soit parfois discontinu entre le paracône et l'hypocône (2/41). Le métalophule est également toujours présent mais peut ne pas atteindre le métacône. La partie mésiale de la dent montre une faible variabilité. Toutefois on peut observer dans quelques cas un dédoublement du paralophule, entre axioloche et paracône (3/41). Une dent présente une deuxième antérolophule qui joint le paracône à l'antérolophe labial. Le principal de la variabilité se situe dans la partie mésiale de la dent. Le mésolophe présente une grande variabilité, il peut être absent (30/41), vestigial (5/41) ou toucher le bord labial (5/41), il est rare de voir un mésolophe de longueur intermédiaire. On observe aussi la présence d'un néo-mésolophe partant du métalophule vers le bord labial de la dent (13/41). Ce néo-mésolophe peut être oblique et joindre directement le métalophule au cingulum labial, ou partir perpendiculairement au métalophule et présenter une forme coudée. Lorsque le néo-mésolophe et le mésolophe coexistent, ils peuvent fusionner pour ne former d'une seul mésolophe. On peut également observer l'apparition d'un néo-métalophule qui part du métalophule pour rejoindre le postérolophe, et coupe le postérosinus (14/41). Lorsque le néo-mésolophe et le néo-métalophule coexistent, ils partent du métalophule à partir du même point et forment une division de ce dernier en forme de "Y" (15/41). Quelques dents présentent une morphologie complexe avec la coexistence du métalophule, du mésolophe, du néo-métalophule et du néo-mésolophe (4/41).

m1 inf. : L'antéroconide est massif, court, et de forme carrée qui laisse apparaître la position de deux cuspidés individualisées. Dans la majorité des cas l'antéroconide est simple, avec une cuspide déportée du côté lingual et un long antérolophide du côté labial (258/362). Cependant on observe nettement une tendance à la division de l'antéroconide, certaines dents présentant un début de division de l'antérocone (71/362), ou même une division complète (33/362). La connexion à l'antéroconide varie également fortement, elle est généralement simple et orientée du côté lingual de l'antéroconide (212/362) ou simple droite, dans l'axe de la dent (13/362). Mais elle peut également être double avec l'apparition d'un deuxième antérolophulide labial (137/362), dont la moitié est incomplète (68/137). On observe que généralement la présence d'un antéroconide divisé et d'un double antérolophulide sont liées. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples et proverses. Du côté lingual les sinusides sont assez larges en comparaison des mésosinusides. Le mésolophide est très long et présente peu de variation, il atteint presque toujours le bord lingual de la dent (315/362) et n'est jamais vestigial ni absent. L'ectomésolophide, quant à lui, présente une forte variabilité. Il peut atteindre le bord labial (135/362), être vestigial (90/362), ou absent (82/362). Le contact entre le mésolophide et le bord lingual de la dent se traduit par la formation d'un néostylide bien que le cingulum soit généralement peu développé. Par contre du côté Labial, le cingulum est toujours fortement développé. L'ensemble de la dent présente une forme allongée due à un antéroconide large et une partie distale de la dent peu large.

m2 inf. : L'ensemble de la population présente une très faible variabilité morphologique. Dans la partie mésiale, l'antérolophide lingual est très court et n'arrive souvent pas au contact du métaconide, par contre l'antérolophide labial est très développé et très distant du protoconide, laissant apparaître un large sinuside. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples et proverses. Du côté labial, les protoconides et hypoconides sont obliques avec une orientation mésiale dans la partie axiale de la dent. Le mésolophide présente également une faible variabilité, il atteint le plus souvent le bord lingual de la dent (61/66) et n'est jamais vestigial ni absent. Du côté labial, un ectomésolophide peut être observé dans de rares cas, cette crête peut atteindre le bord labial (3/66), être vestigial (2/66) ou absent (61/66).

m3 inf. : La dent est courte avec un hypoconide et un métaconide peu développés. Contrairement aux dents homologues supérieures, la variabilité est faible. Le sinuside, entre protoconide et hypoconide est étroit. Le protoconide est souvent nettement plus massif que les autres cuspides. Le mésolophide est long, toutefois on peut l'observer aussi bien atteignant le bord lingual (22/46), que vestigial (8/46) ou même absent (2/46). Lorsqu'ils coexistent, le entoconide et le mésolophide forment deux crêtes fines et proches l'une de l'autre.

Discussion : Cette population issue de CD24 présente des antérocones(conides) massifs avec une nette tendance à la division, des mésolophes(phides) et des éperons sur l'antérolophule très longs, ainsi qu'un développement fréquent de l'ectomésolophide. Ces caractères sont proches de ce qui est observable dans les populations de *D. brevis* de La Grive M et *D. freisingensis* de Giggenhausen. Au sein même de CD24, cette population de *Democricetodon* se différencie très bien du *D. aff. brevis*, aussi bien biométriquement (plus grand) que morphologiquement (allongement plus important des premières et troisièmes molaires). Par ailleurs, la division fréquente de l'antéroconide et le fort développement de l'éperon sur l'antérolophule concordent avec la diagnose de *D. freisingensis* donnée par Fahlbusch (1964). La comparaison avec *D. freisingensis* de Giggenhausen permet toutefois de mettre en évidence quelques différences : à Giggenhausen, l'allongement de l'antérocone est généralement supérieur, la division des antéroconides est plus marquée sur les molaires inférieures et le développement des hypocônes(conides) sur les troisièmes molaires est plus important. Sur le reste des caractères morphologiques, les populations de CD24 et Giggenhausen sont similaires, en dehors d'une taille des dents plus importante à Giggenhausen. On note par ailleurs que ces différences observées correspondent à des caractères morphologiques présentant une forte variabilité. Ainsi l'étude d'effectifs très importants pour CD24 favorise l'observation de caractères morphologiques qui n'ont pas été décrits jusqu'ici.

Les caractères diagnostiques de l'espèce *D. freisingensis* sont présent dans cette population, ce qui ne permet pas d'en faire une nouvelle espèce. Toutefois en raison de ces quelques différences morphologiques par rapport à la population type, qui affectent principalement la forme des dents et de la différence de taille, la dénomination *D. aff. freisingensis* est proposée ici.

Four n1 *D. aff. freisingensis*

Pars 2001 – *Democricetodon brevis* (Schaub) – Maridet et al., p.75, tab. 2

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	2	2	1,90	1,95	1,92			2	1,23	1,31	1,27		
M2	1	1			1,50			1			1,26		
m2	1	1			1,41			1			1,16		

Tab. 12– Mesures des dents de *D. aff. freisingensis* de Four n1, d'après Maridet et al. (2001). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est assez long, non différencié du protocône en vue occlusale. Il présente un début de division (2/2). Les connexions au paracône sont double (2/2) et celle au métacône simples rétroverse (2/2). L'éperon sur l'antérolophule atteint le bord labial (2/2). Le mésolophe est également long, jamais vestigial, jamais absent ni atteignant le bord labial.

M2 sup. : Les antérolophes, antérosinus et protosinus sont bien développés. Le mésolophe est long mais n'atteint pas le bord de la dent. La connexion au paracône est double et le métalophule est simple proverse.

m2 inf. : L'antérolophide lingual est très peu développé. Le mésolophide est long mais n'atteint pas le bord lingual. Il n'y a pas d'ectomésolophide.

Discussion : L'effectif n'est pas suffisant pour juger la variabilité morphologique de cette population, néanmoins, la comparaison avec d'autres populations de *D. aff. freisingensis* de la région lyonnaise a permis de séparer ces dents de la population de *D. brevis* à laquelle elles étaient rattachées initialement. Le fort développement de l'antérocône de la M1 et des Antérolophes de la M2 sont les arguments qui permettent de clairement différencier ces dents de la population de *D. brevis*.

La Grive M *D. aff. freisingensis* (Pl. 1 fig. 33-37)

1995 – *Democricetodon affinis* (Schaub) – Heissig, p. 100, fig. 4b

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	7	7	1,81	2,03	1,94	0,077	3,969	7	1,21	1,38	1,31	0,060	4,580
M2	3	3	1,54	1,63	1,60	0,051	3,187	3	1,36	1,41	1,39	0,029	2,086
M3	4	4	1,20	1,32	1,27	0,051	4,015	4	1,00	1,00	1,00	0,025	2,500
m1	17	17	1,72	1,96	1,80	0,068	3,777	17	1,11	1,32	1,22	0,055	4,508
m2	4	4	1,60	1,84	1,67	0,116	6,946	4	1,32	1,42	1,36	0,047	3,455
m3	1	1			1,47			1			1,32		

Tab. 13 – Mesures des dents de *D. aff. freisingensis* de La Grive M. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocône est large et parfois nettement divisé (3/7), avec l'individualisation de deux cuspides. La division de l'antérocône peut se présenter à un stade moins avancé, où la partie labiale est plus développée que la partie linguale avec une courbure qui sépare les deux parties, préfigurant l'individualisation des deux cuspides (3/7). Seule une dent ne présente pas de division. L'observation de la forme générale de l'antérocône à travers son contour permet de différencier facilement *D. aff. freisingensis* de *D. affinis*. Sur sa partie labiale, le contour de l'antérocône présente une bordure inclinée par rapport à l'axe de la dent, de sorte que l'antérocône est moins large mésialement qu'à sa base. Cette disposition de l'antérocône donne à la bordure labiale un angle interne. Lorsque la division de l'antérocône est présente, l'antérolophule est connecté sur la cuspide linguale de l'antérocône. L'éperon sur l'antérolophule est toujours présent, il est long et atteint, le plus souvent, le bord de la dent (6/7). Une seconde connexion avec l'antérocône peut partir de cet éperon, connectée cette fois avec la partie labiale (1/7). La connexion au paracône peut être double (3/7) ou simple rétroverse (4/7). Le mésolophe est très long, il atteint le plus souvent le bord de la dent (6/7). Il n'est jamais sous forme vestigiale ou absent. Lorsqu'il touche le bord de la dent, le cingulum labial est surdéveloppé, jusqu'à former un mésostyle au bout du mésolophe. Le cingulum lingual, entre le protocône et l'hypocône est toujours fortement développé.

M2 sup. : Le mésolophe est long et touche le bord de la dent (3/3). La connexion au paracône est double (3/3) et la connexion au métacône est simple rétroverse. Sur toutes les dents on observe la tendance à l'apparition d'une deuxième connexion antérieure sur le métacône. Cette tendance se présente sous la forme d'une crête incomplète partant du métacône, vers le mésolophe (2/3) ou vers l'hypocône (1/3).

M3 sup. : La dent est courte, l'hypocône et le métacône sont assez développés et donne à la dent une forme triangulaire. Le métalophule semble moins développé que pour La Grive L7 et n'atteint jamais le bord labial de la dent. La liaison au paracône est simple transverse, connectée dans la partie centrale de l'axiolophe.

m1 inf. : L'antéroconide est de forme arrondie à sub-carrée. Dans la majorité des cas il est simple (11/17) et déporté du côté lingual. De là, un long antérolophide rejoint le côté labial de la dent. Il peut également être double, composé de deux cuspides nettement individualisées de part et d'autre de l'axe de la dent (3/17). Sur quelques dents, l'antéroconide n'est pas encore nettement individualisé, une discontinuité de l'antérolophide dans l'axe de la dent avec un épaississement de sa partie labiale préfigure l'apparition de la deuxième cuspide de l'antéroconide divisé (3/17). L'antérolophulide est oblique, il est connecté à l'antéroconide dans sa partie linguale. Il peut arriver que la connexion soit double avec l'apparition d'un deuxième antérolophulide rattaché à l'antéroconide dans sa partie labiale (2/17). Ce deuxième antérolophulide peut être incomplet et ne pas atteindre l'antéroconide (1/17). Un ectomésolophide est présent dans la majorité des cas (16/17). Très longue, il est rare

que cette crête n'atteigne pas le cingulum labial (1/17). Une seule dent ne possède pas d'ectomésolophide bien développé. Dans ce cas, on observe un repli labial de la crête axiale, entre l'entoconide et l'hypoconide, indiquant la tendance à la formation de cet ectomésolophide. Ce repli peut être considéré comme une crête vestigiale.

m2 inf. : L'ectomésolophide est toujours présent (4/4). Une dent présente un cas particulier avec un départ de cet ectomésolophide plus mésialement, en avant du mésolophide et connecté au protoconide. Le mésolophide est long, il peut atteindre le bord lingual de la dent (3/4) ou se trouver déporté vers l'avant jusqu'à toucher le métaconide (1/4).

m3 inf. : Deux caractères particuliers peuvent être notés sur cette dent : le dédoublement du entoconide et l'absence d'un antérolophide lingual.

Discussion : La morphologie et la taille de cette espèce permettent sans aucun doute de la rattacher à *D. aff. freisingensis* de CD24. La forme des molaires est parfaitement similaire, toutefois des différences sont observables sur la division des antérocones(conides) et la longueur des crêtes (mésolophes et mésolophides). Les coefficients de variation confirment l'homogénéité de taille de cette population. Un des coefficients de variation présente une valeur plus forte que pour *Oryzomys flavescens*, mais cette valeur correspond à un effectif trop faible pour une bonne estimation de l'écart type. Cependant contrairement aux localités de CD24 et La Grive L7, les mensurations de *D. aff. freisingensis* de La Grive M indiquent une taille supérieure à *D. affinis*. Si, comme le montre la morphologie, cette population est bien similaire à celle de CD24 et La Grive L7, cela impliquerait alors un croisement de taille entre les espèces *D. affinis* et *D. aff. freisingensis* au cours du temps. *D. aff. freisingensis* à l'origine plus petit que *D. affinis* (dans CD24 et La Grive L7) augmenterait fortement en taille et dépasserait *D. affinis* dont la taille n'évolue presque pas. Un tel cas n'ayant jamais été décrit il peut présenter un doute quant à la détermination de la population présente. Toutefois, la dénomination *D. aff. freisingensis* est conservée en raison de la morphologie proche de CD24 et La Grive L7.

#### La Grive L7 *D. aff. freisingensis*

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	39	30	1,73	1,98	1,85	0,067	3,621	30	1,13	1,40	1,25	0,060	4,800
M2	15	15	1,34	1,57	1,43	0,066	4,615	15	1,23	1,35	1,27	0,033	2,598
M3	11	11	1,05	1,22	1,15	0,047	4,086	11	1,11	1,30	1,21	0,049	4,049
m1	23	23	1,61	1,82	1,71	0,059	3,450	23	1,03	1,28	1,15	0,056	4,869
m2	3	3	1,42	1,48	1,45	0,033	2,275	3	1,21	1,25	1,23	0,019	1,544
m3	4	4	1,19	1,30	1,26	0,049	3,888	4	1,05	1,17	1,11	0,049	4,414

Tab. 14 – Mesures des dents de *D. aff. freisingensis* de La Grive L7. Pour les abréviations se reporter au tableau I.

Cette population de *D. sp. 2* diffère peu de celle de La Grive M. Seuls les points remarquables et les fréquences de certains caractères sont indiqués ici (tableaux de comptage morphologique 47-51).

M1 sup. : L'antérocone peut être nettement divisé (16/39) ou présenter une tendance à la division (6/39). Plusieurs dents ne présentent pas de division de l'antérocone. L'éperon sur l'antérolophule est presque toujours présent (38/39), il est très long et atteint souvent le bord labial de la dent (27/39). Un second antérolophule peut apparaître labialement par rapport au premier (8/39). La connexion au paracône est plus souvent double (30/39), plus rarement simple rétroverse (9/39). Le mésolophe est long, jamais sous forme vestigiale ou absent. Il atteint le bord labial de la dent dans la majorité des cas (33/39).

M2 sup. : Le mésolophe est toujours présent, jamais vestigial, il atteint le bord labial de la dent dans la plupart des cas (14/15). Les connexions aux paracône et métacône sont toujours doubles, toutefois deux dents présentent un métalophule antérieur incomplet (2/23).

M3 sup. : L'axioloche qui relie le paracône au reste de la dent est généralement complet, seule une dent présente un axioloche incomplet distalement.

m1 inf. : L'antéroconide peut être simple avec une cuspidé déportée du côté lingual (18/23), divisé (2/23) ou présenter une tendance au dédoublement (3/23). L'ectomésolophide est toujours présent et long, seule une dent présente une crête n'atteignant pas le cingulum labial. Le mésolophide est toujours présent, jamais vestigial, il atteint souvent le bord lingual (22/23).

m2 inf. : Toutes les dents possèdent un ectomésolophide (3/3), dont un connecté plus mésialement, au niveau du mésolophide. Le mésolophide atteint toujours le bord lingual de la dent (3/3).

m3 inf. : La dent est assez courte avec un hypoconide peu développé. Le mésolophide peut être absent (1/4) ou atteindre le bord lingual (2/4), il n'est pas observé sous forme vestigiale. Une dent possède un ectomésolophide touchant le bord labial.

### Caractères morphologiques communs

Malgré les quelques différences observées entre *D. freisingensis* de Giggenhausen et *D. aff. freisingensis* de Cd24, La Grive M et La Grive L7, un grand nombre de caractères morphologiques communs peuvent être reconnus pour l'espèce *D. freisingensis*.

M1 sup. : L'antéroconide est large, massif et de forme arrondie. Sa longueur peut varier notablement mais reste toutefois supérieure à *D. brevis*. Il présente une tendance marquée à la division. L'antéroloche lingual est souvent très développé et l'antéroconide n'est généralement pas nettement différencié du protocône en vue occlusale. La bordure labiale forme généralement un angle interne. L'éperon sur l'antéroloche et le mésolophide est toujours fortement développé. Les connexions aux paracône et métacône sont généralement simples rétroverses et souvent doubles, mais très rarement simples proverses. Dans l'ensemble, en dehors de la forme de l'antéroconide et de la taille de la dent, la morphologie est très proche de *D. brevis*.

M2 sup. : Les antérolophides labial et lingual sont très développés. La connexion au paracône est généralement double alors que celle du métacône est très variable et peut être aussi bien simple rétroverse que simple proverse ou même double. Le mésolophide est toujours fortement développé.

M3 sup. : L'hypoconide et le métacône présente un développement variable qui reste néanmoins toujours supérieur à *D. brevis* et *D. gracilis*. De ce fait la longueur de la dent est souvent moins importante que chez *D. affinis* ou *D. fourensis*. La morphologie de la partie distale de la dent est très variable et peut être très complexe avec la coexistence du mésolophide, du néo-mésolophide, du métalophide et du néo-métalophide.

m1 inf. : L'antéroconide est massif de forme souvent sub-carrée, généralement plus long que chez *D. brevis*. L'antéroconide montre une tendance à dédoublement de même que l'antérolophulide. Les connexions au métaconide et entoconide sont généralement simples proverses. Le mésolophide et l'ectomésolophide sont très développés. La forme générale de la dent est allongée, due à une partie distale peu large.

m2 inf. : L'antérolophide labial est très développé délimitant l'espace pour un antésinuside labial très large. Le mésolophide est toujours très développé, par contre l'ectomésolophide est très variable et peut aussi bien être absent que fortement développé.

m3 inf. : La dent est assez longue avec un hypoconide et un métaconide développés. Le sinuside est généralement étroit et le mésolophide peut être aussi bien long que absent. L'ectomésolophide est rare mais peut être observé.

## ***Democricetodon brevis* (Schaub 1925)**

Localité type : La Grive-St-Alban

Extension biochronologique : MN 6 à MN 7/8

Résumé de la diagnose originale : Schaub, 1925 (traduit de l'allemand)

Sur les molaires supérieures, l'antérocone de la M1 est court. Le mésolophe est long et se termine au contact du bord de la dent par un mésostyle. Le nombre de connexions au paracône et métacône est variable.

Sur les molaires inférieures, la m1 est courte avec un antéroconide très resserré sur la dent comme chez *Cricetodon larteti* (*Fahlbuschia larteti*). Le mésolophide est long et se termine au contact de la dent par un mésostylide. Du côté labial, le sinuside est peu développé et incliné vers l'avant comme chez *Cricetodon gregarium* (*Megacricetodon gregarius*)

### **Population type**

La Grive M D. brevis (Pl. 2 fig. 18-23)

1925 – *Cricetodon brevis* – Schaub, p. 27, fig. 5

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	26	26	1,58	1,87	1,72	0,084	4,883	25	1,09	1,32	1,18	0,052	4,406
M2	10	10	1,24	1,36	1,29	0,041	3,178	10	1,10	1,22	1,17	0,032	2,735
M3	1	2	0,94	1,04	0,99	0,071	7,171	2	0,89	1,06	0,98	0,117	11,93
m1	42	30	1,43	1,67	1,55	0,061	3,935	30	0,96	1,20	1,10	0,056	5,090
m2	20	20	1,30	1,41	1,36	0,034	2,500	20	1,07	1,18	1,12	0,036	3,214
m3	6	6	1,18	1,29	1,25	0,038	3,040	6	0,99	1,08	1,01	0,033	3,267

Tab. 15 – Mesures des dents D. brevis de La Grive M. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone présente une forme courte et large. Il peut être simple (13/26), nettement divisé (4/26) ou avec un début de division (9/26). L'éperon sur l'antérolophule est souvent présent (23/26), il est toujours long et atteint fréquemment le bord labial de la dent (12/26). L'antérolophule est toujours connecté à l'antérocone dans sa partie linguale. La connexion au paracône est souvent double (14/26). On observe deux cas où la connexion antérieure est incomplète (2/26). Le mésolophe est très développé, tant en largeur qu'en longueur. Il n'est jamais sous forme vestigiale ni absent. Il atteint presque toujours le bord labial de la dent (25/26). Dans la majorité des cas, le métacône est relié par une crête simple rétroverse (23/26). Il peut arriver qu'une deuxième crête antérieure incomplète commence à se former à partir du métacône (2/26). Une seule dent présente une connexion simple proverse (1/26).

M2 sup. : Cette dent présente peu de variabilité morphologique. Le mésolophe touche toujours le bord labial de la dent (10/10) et la connexion au paracône est toujours double (10/10). Seule la connexion au métacône varie, elle peut être rétroverse (3/10), proverse (1/10), double (5/10) ou présenter une connexion postérieure complète et une connexion antérieure incomplète (1/10).

M3 sup. : L'axioloche part de la base du paracône, alors que le paralophule est transverse, positionné très mésialement sur la dent. La partie distale de la dent est courte avec un hypocône et un métacône peu développés.

m1 inf. : L'antéroconide est très court, de forme arrondie et assez massive. Il peut présenter une division (5/42), mais dans la majorité des cas, l'antéroconide est simple présentant une facette d'usure très large. Cette surface d'usure importante peut être interprétée comme une tendance à la division de l'antéroconide, qui ne serait observable que sur la partie sommitale de l'antéroconide. Lorsque l'antéroconide est simple, la cuspidé est déporté sur sa partie linguale. La partie labiale de l'antéroconide se résume à un long antérolophide. L'antérolophulide qui relie l'antéroconide au reste de la dent varie beaucoup, il est le plus souvent droit (23/42), il peut être oblique et se connecter à l'antéroconide dans la partie linguale (16/42), il est plus rarement connecté labialement (2/42). Seule une dent présente une division de l'antérolophulide qui se connecte à l'antéroconide en deux points, labialement et lingualement. Le mésolophide est très long, il touche le bord lingual de la dent dans la majorité des cas (39/42). Il n'est jamais sous forme vestigiale ni absent. Lorsqu'il atteint le bord de la dent, le mésolophide fusionne avec le cingulum lingual pour former un mésostylide. Du côté labial, le sinuside, entre le protoconide et l'hypoconide, est très large. Il présente une position oblique, orienté vers l'avant dans la région

axiale de la dent. Un cingulum fortement développé ferme cette vallée dans son extrémité labiale. Un ectomésolophide est souvent présent dans cette vallée (38/42). Sa longueur est très variable, il peut atteindre le bord labial de la dent (21/42), se présenter sous forme vestigial (1/42) ou être absent (4/42). Lorsqu'elle atteint le bord labial, cette crête fusionne avec le cingulum pour former un styliste.

m2 inf. : Le mésolophide est généralement long et atteint souvent le bord lingual de la dent (8/20). Mais il peut également être sous forme vestigiale (3/20) ou même absent (1/20). Un ectomésolophide est parfois présent (9/20), il touche alors généralement le bord de la dent (8/20), et n'est jamais observable sous forme vestigiale. Dans quelques cas le cingulum labial est absent, une fossette se forme alors à l'extrémité de la vallée labiale, nettement visible en observant le contour de la dent. La partie centrale de la dent présente souvent une morphologie caractéristique (16/20) : l'hypoconide est très proche du mésolophide et la partie de l'ectolophide qui les sépare est particulièrement courte. De fait, l'entoconide, le mésolophide et l'hypoconide se touchent. Ce resserrement dans la partie centrale de la dent est associé à un avancement de l'hypoconide sur le sinuside labial qui le sépare du protoconide. On observe également un pincement de l'ectolophide, qui devient plus fin en avant de l'hypoconide.

m3 inf. : La partie postérieure de la dent est assez étroite avec un hypoconide peu développé qui se prolonge par un postérolophide court et large. Dans la partie mésiale de la dent, un antérolophide lingual est souvent présent (3/6), il se présente alors sous la forme d'une crête très petite et très courte mal individualisée du métaconide. Le métaconide est de forme gracile et montre une taille notablement petite par rapport aux autres cuspidés de cette molaire. La connexion au métaconide est toujours simple transverse (6/6); on remarque toutefois une dent qui présente une deuxième crête postérieure incomplète partant du métaconide. Dans la partie centrale de la dent, le entoconide est à la fois fin et court, il en résulte que le sinuside labial opposé à ce entoconide est long. Deux dents présentent un mésolophide petit, dont un sous forme vestigiale.

Discussion : L'ectomésolophide est un caractère morphologique qui n'est pas décrit dans la diagnose originale. La description détaillée de cette population de La Grive M permet de constater une forte variabilité de ce caractère sur les m1, comme chez *Oryzomys flavescens*. Il est le plus souvent de longueur maximale ou absent, toutefois elle peut également être de longueur intermédiaire (14/42), alors que chez *Oryzomys flavescens* ce cas est très rare. Ainsi la variabilité de *D. brevis* de La Grive M ne présente pas une variabilité plus grande concernant ce caractère mais présente une variabilité qui s'exprime différemment. Sur les données biométriques, les deux valeurs fortes du coefficient de variation correspondent à des effectifs très faibles des M3.

La figure 7 présente la distribution biométrique des trois espèces de *Democricetodon* au sein du gisement.

### Autres populations rattachées à *D. brevis* dans cette étude

Anwil *D. aff. brevis* (Pl. 2 fig. 43-50)

1972 - *Democricetodon minor brevis* (Schaub) - Engesser, p. 257-259, fig. 100 fig. 1-3, 101 fig. 1-5

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	52	60	1,55	1,84	1,68	0,064	3,809	60	1,02	1,22	1,13	0,048	4,247
M2	18	0						0					
M3	21	0						0					
m1	44	56	1,40	1,63	1,49	0,054	3,624	56	0,96	1,18	1,05	0,043	4,095
m2	46	0						0					
m3	27	0						0					

Tab. 16 – Mesures des dents *D. aff. brevis* de Anwil, d'après Engesser (1972). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

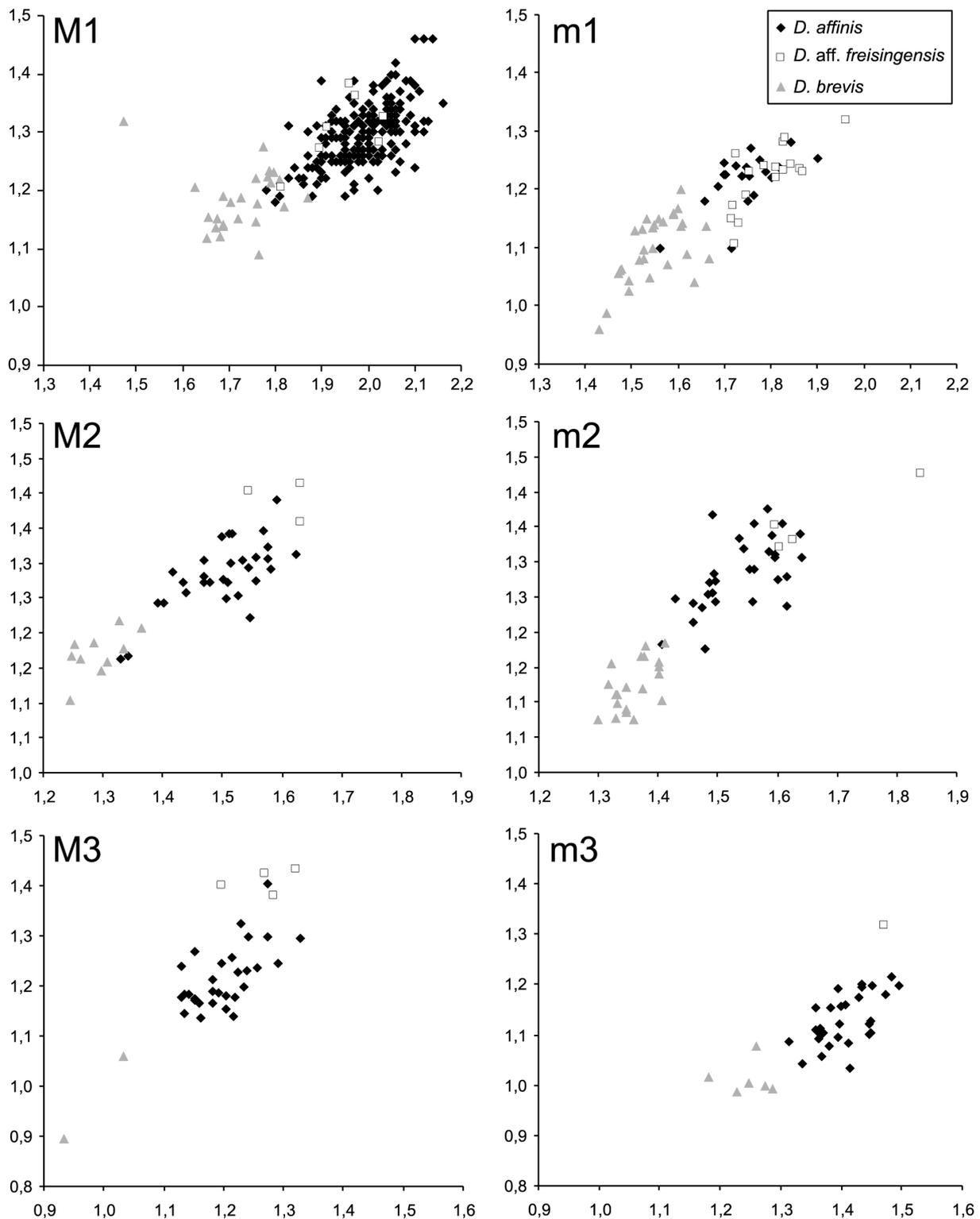


Fig. 7 – Distribution des dimensions (en mm) des molaires des trois espèces de *Democricetodon* (longueur en abscisse et largeur en ordonnée) dans le gisement de La Grive M.

M1 sup. : L'antérocone est toujours large et reste assez court, toutefois sa longueur varie notablement dans l'ensemble de la population. De même la forme de l'antérocone montre une variation notable, certaines dents possédant un antérocone englobant le protocone sur le contour en vue occlusale (18/52), d'autres dents présentant un antérocone nettement individualisé du protocone (34/52). L'antérocone montre également une tendance à la division. Il peut être simple (22/52), déporté du côté labial (16/52), présenter un début de division

(11/52) ou être nettement divisé (3/52). L'antérolophule quant à lui est le plus souvent droit, connecté au centre du protocône (33/52). Il peut toutefois être connecté labialement (2/52), lingualemment (14/52) ou être double (3/52). L'éperon sur l'antérolophule est parfois absent (17/52). Lorsqu'il est présent, il présente une forte variabilité de taille : de vestigial (8/52) à la longueur maximale (16/52). La connexion au paracône est généralement double (36/52), elle peut être simple rétroverse (9/52) ou simple avec un début de deuxième connexion antérieure (7/52), jamais proverse. Pour le métacône, la majorité des connexions est simple rétroverse (41/52), on observe toutefois quelques dents avec un début de deuxième connexion antérieure (7/52), quelques doubles connexions (3/52) et une connexion simple proverse (1/52). Pour les trois connexions doubles, le métalophule antérieur est connecté sur le mésolophe. Le mésolophe est assez long, il peut atteindre le bord labial (16/52), être vestigial (1/52) mais jamais absent. A l'opposé, du côté lingual, le sinus est étroit et en forme de " V ". L'ensemble des cingulums linguaux et labiaux sont très développés et ont tendance à former des styles.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, par contre le protosinus est généralement réduit. Le mésolophe est de longueur maximale (18/18), jamais vestigial ni absent. Il est déporté du côté proximal et se trouve souvent en contact avec le paracône. Il arrive d'ailleurs qu'un éperon se forme entre le paracône et le mésolophe. La connexion au paracône est souvent simple transverse (14/18) et peut être simple proverse (4/18), fait rare elle n'est jamais simple rétroverse ou double. De même, la connexion au métacône est souvent simple proverse (5/18), elle peut être également simple rétroverse (5/18) ou simple transverse (8/18). Le postérolophe est court.

M3 sup. : La dent est courte avec un hypocône peu développé. L'axiolophe est toujours présent, parfois discontinu (2/21), sa forme varie car il peut dans certains cas former un coude dirigé labialement. Néanmoins cette forme de l'axiolophe peut être due à sa fusion avec un mésolophe. La partie distale présente peu de variabilité, le métalophule est toujours présent et atteint toujours le bord de la dent. Le mésolophe est rare (4/21), et est généralement peu développé, parfois vestigial (2/21). Quelques dents possèdent une crête reliant le paracône au métalophule.

m1 inf. : Dans son ensemble la dent est courte, avec des cuspidés d'aspect " gracile ", les sinus qui séparent ces cuspidés sont assez larges et en forme de " U ". Le cingulum labial est particulièrement développé. L'antéroconide est très court, sa forme varie de sub-carrée à arrondie. Il est le plus souvent simple (21/44) ou déporté lingualemment (20/44), mais il peut également présenter un début de division (2/44) ou être nettement divisé (1/44). L'antérolophulide peut être connecté du côté lingual (19/44), droit (20/44), du côté labial (2/44) ou double (2/44). L'un de ces antérolophulide double se caractérise par deux antérolophulides séparés : l'antérolophulide labial est connecté au protoconide alors que l'antérolophulide lingual est connecté au métaconide, le protoconide et le métaconide sont d'ailleurs sans connexions. Le mésolophide est long, il touche souvent le bord lingual (26/44), il peut être vestigial (1/44) mais n'est jamais absent. Du côté labial, la crête partant de l'hypoconide est beaucoup moins développée, elle est le plus souvent absente (22/44), elle peut être vestigiale (11/44) ou atteindre le bord labial de la dent (8/44). La connexion au métaconide est généralement simple proverse (30/44), elle peut toutefois présenter un début de deuxième métalophide postérieur (8/44), elle peut également être double (4/44) ou absente (2/44). La connexion à l'entoconide varie peu, elle peut être simple proverse (38/44), parfois avec un début de deuxième connexion (5/44) ou double (1/44).

m2 inf. : Les antérolophides sont toujours bien développés, par contre le protosinus est très variable, il peut être large ou bien étroit. Le sinus quant à lui est toujours large. Le mésolophide est long, il atteint souvent le bord de la dent (29/46), il peut être vestigial (1/46) mais pas absent. A l'opposé l'ectomésolophide est très peu développé, il est généralement absent (38/46), parfois vestigial (4/46) ou atteignant le bord (3/46). La connexion au métaconide est presque toujours simple proverse (43/46), un début de deuxième connexion postérieure est observable dans quelques cas (3/46). De même la connexion à l'entoconide varie peu, elle est généralement simple proverse (44/46), peut présenter un début de deuxième connexion (1/46) ou être double (1/46).

m3 inf. : La dent est courte avec une partie distale arrondie. Dans l'ensemble la variation morphologique est assez faible. L'antérolophide lingual est court mais bien développé, de même pour l'antérolophide labial qui délimite un protosinus étroit. Le mésolophe est court, il n'est jamais absent, peut être vestigial (4/27) mais n'atteint jamais le bord lingual. Du côté labial, le sinus est large et assez allongé, il ne contient généralement pas d'ectomésolophide, sauf pour une dent où cette crête est présente et touche le bord labial de la dent. Une dent présente un éperon reliant le métaconide avec le entoconide.

Discussion : conformément à l'étude réalisée par Engesser (1972), les caractères diagnostiques de l'espèce ont été retrouvés sur la majorité des dents de cette population. Toutefois cette étude permet de

mettre en évidence une variabilité morphologique et une variabilité de forme supérieures à ce qui pouvait être attendu d'après la description de Engesser (1972). Si la variabilité morphologique est importante, elle reste normale en regard de la population de *Oryzomys flavescens*. La variabilité biométrique permet par ailleurs de confirmer l'homogénéité de cette population. Par contre, la variabilité de forme est également forte et s'exprime particulièrement sur le développement des parties mésiales des premières molaires. Le développement des antérocones(conides) correspondent pour certaines dents à des formes intermédiaires entre le *D. brevis* de La Grive M et le *D. aff. gracilis* de Sansan, avec toutefois un allongement de l'antérocone(conide) qui reste inférieur à *D. gracilis*. Cette population de Anwil peut être interprétée comme une forme intermédiaire entre le *D. aff. gracilis* de Sansan et *D. brevis* de La Grive M. La division des antérocones(conides), le développement des mésolophes(ides) et de l'ectomésolophide permettent de rattacher cette population à *D. brevis*, toutefois la variabilité de morphologie et de forme importante, ne permet pas une détermination avec certitude. Cette population est donc attribuée à *D. aff. brevis*.

CD 24 *D. aff. brevis* (Pl. 2 fig. 35-42)

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	45	30	1,64	1,83	1,74	0,046	2,643	30	1,16	1,32	1,23	0,040	3,252
M2	16	16	1,21	1,37	1,31	0,040	3,053	16	1,12	1,28	1,19	0,041	3,445
M3	8	8	0,97	1,05	1,01	0,022	2,178	8	1,00	1,07	1,05	0,021	2,000
m1	46	30	1,41	1,67	1,58	0,056	3,544	30	0,97	1,19	1,11	0,054	4,864
m2	10	10	1,23	1,36	1,31	0,044	3,358	10	1,02	1,17	1,09	0,043	3,944
m3	10	8	1,11	1,21	1,15	0,035	3,043	8	0,99	1,10	1,04	0,039	3,750

Tab. 17 – Mesures des dents de *D. aff. brevis* de CD24. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est généralement court et assez étroit, légèrement déporté du côté labial, mais pas toujours bien individualisé du protocône en vue occlusale. La dent est souvent moins large dans sa partie distale (métacône et hypocône) que dans sa partie mésiale (protocône et paracône), ce qui apparaît également très bien en vue occlusale. L'antérocone présente une nette tendance à la division, avec des antérocones complètement divisés (10/45) ou divisés partiellement (9/45). Quelques dents présentent un double antérolophule (11/45), ce sont généralement les dents dont l'antérocone est le mieux divisé. L'éperon sur l'antérolophule est assez variable, il peut être de longueur maximum (18/45), vestigial (4/45) ou absent (5/45), néanmoins le mode d'usure sur la partie mésiale, pour cette population de dents, rend l'observation de ce caractère difficile. Le mésolophe est déporté distalement, très proche ou même parfois au contact du métacône. Il atteint souvent le bord labial de la dent (39/45) mais n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est le plus souvent rétroverse (36/45), parfois double (8/45), rarement transverse (1/45), jamais proverse. La connexion au métacône varie également beaucoup, elle généralement rétroverse (27/45), peut être rétroverse avec un début de deuxième métalophule antérieure partant du métacône (7/45), transverse (6/45), plus rarement double (4/45) ou proverse (1/45).

M2 sup. : Les antérolophes sont fins, et l'antérolophule labial est très proche du protocône, délimitant ainsi un antérosinus peu développé. Le mésolophe est plutôt long, pouvant atteindre le bord labial de la dent (13/16), mais jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est le plus souvent double (15/16), toutefois, une dent présente une connexion proverse (1/16). La connexion au métacône peut être double (9/16), simple rétroverse avec un métalophule incomplet partant de la cuspide (5/16), simplement rétroverse (1/16), ou proverse (1/16).

M3 sup. : La partie mésiale de la dent, ainsi que la connexion au paracône ne montre pas de variation. Dans sa partie distale, la dent est courte et arrondie, avec un hypocône très peu développé. L'axioloophe est toujours présent, et peu porter un mésolophe. Ce dernier peut être vestigial (2/8), absent (3/8) mais n'atteint jamais le bord labial de la dent. Le métalophule est toujours présent et atteint généralement le bord labial de la dent (6/8). La division de ce dernier en un néo-métalophule et un néo-mésolophe n'est visible que sur une dent. Le mésolophe ne fusionne pas avec le néo-mésolophe ou le métalophule.

m1 inf. : L'antéroconide est court, large et arrondi. Il peut être divisé (4/46) ou présenter un début de division (3/46). L'antérolophulide est très variable, il est le plus souvent droit, aligné dans l'axe de la dent (27/46), il peut

être double (9/46) ou orienté lingualemment (9/46), mais il est plus rarement orienté labialement (1/46). Certaines dents possèdent une crête antérolabiale partant de l'antérolophulide (3/46). Néanmoins, lorsque cette crête est longue et que l'antérolophulide est déporté lingualemment, il est difficile de la différencier d'un deuxième antérolophulide labial. Le mésolophide est très long, il atteint dans la plupart des cas le bord lingual de la dent (44/46) et n'est jamais vestigial ni absent. De son côté, l'ectomésolophide est plus variable, il peut être absent (20/46), vestigial (7/46) ou atteindre le bord labial de la dent (10/46). Les connexions au métaconide et entoconide sont proverses, seules quelques dents peuvent présenter un métaconide sans connexion avec l'axe de la dent (3/46).

m2 inf. : L'antérolophide labiale est très long, très développé et éloigné du protoconide, délimitant ainsi un large protosinuside. L'antérolophide lingual est également toujours présent et assez bien développé, il forme une boucle qui vient se finir contre le bord mésial du métaconide. Le mésolophide est long, atteignant souvent le bord lingual de la dent (9/10), jamais vestigial ni absent. Du côté labial, le sinuside est fermé par un cingulum bien développé qui peut présenter la formation d'un stylide (1/10). Aucun ectomésolophide n'est visible. Dans la partie distale de la dent, le postérosinuside est particulièrement large.

m3 inf. : La dent est assez courte avec un antérosinuside et un sinuside étroits. De plus, la largeur de la dent dans sa partie mésiale (protoconide et métaconide) est très supérieure à la partie distale, qui est, elle, bien moins développée, ce qui confère à la dent une forme triangulaire très marquée. Le mésolophide est très proche du entoconide, il peut être absent (1/10), vestigial (2/10) ou atteindre le bord lingual de la dent (3/10).

Discussion : L'ensemble des caractères morphologiques observés ainsi que la forte variabilité de forme est similaire à *D. aff. brevis* de Anwil. En conséquence, cette population peut également être interprétée comme une forme intermédiaire entre *D. brevis* de La Grive M et *D. aff. gracilis* de Sansan. On note cependant que les dents présentant une morphologie typique de *D. brevis* sont plus nombreuses à CD24 qu'à Anwil.

#### Four n1 *D. brevis*

2001 – *Democricetodon brevis* (Schaub) – Maridet *et al.*, p.75, tab. 2

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	3	3	1,68	1,70	1,69	0,012	7,100	3	1,11	1,25	1,17	0,070	5,982
M2	2	2	1,30	1,31	1,31			2	1,14	1,25	1,20		
M3	1	1			0,93			1			0,99		
m1	1	1			1,59			1			1,11		
m2	1	1			1,30			1			1,03		
m3	2	2	1,10	1,13	1,12			2	0,85	0,86	0,86		

Tab. 18 – Mesures des dents de *D. brevis* de Four n1. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est court, non différencié du protocône en vue occlusale. Le mésolophe est long, il peut atteindre le bord labial (1/3) mais n'est pas observé sous forme vestigial ou absent. La connexion au paracône est toujours double (3/3). Par contre la connexion au métacône peut être simple rétroverse (2/3) ou double (1/3). L'éperon sur l'antérolophule varie, il peut être vestigial (1/3) ou atteindre le bord labial (2/3).

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, mais le protosinus est très étroit. Les connexions aux paracône et métacône sont toutes doubles (2/2). Le mésolophe fusionne avec les cingulum labiaux (2/2). Par ailleurs les cingulum linguaux sont également très développés.

M3 sup. : L'axiolophe est absent et un néo-mésolophe part du métalophule. Il n'y a pas de mésolophe.

m1 inf. : L'antéroconide est simple et court. Le mésolophide et l'ectomésolophide sont tous deux fortement développés et atteignent le bord de la dent.

m2 inf. : La dent présente une morphologie très simple. Le mésolophide est sous forme vestigiale. Dans la partie mésiale, l'antérolophe est peu développé mais visible. Il n'y a pas d'ectomésolophide.

m3 inf. : L'hypoconide est peu développé. Aucune des dents ne possède de mésolophide. L'une des dents présente un hypoconide sans connexion à l'ectolophide.

Discussion : Les effectifs observés sont très faibles pour cette localité ce qui ne permet pas de juger la variabilité biométrique et morphologique. Néanmoins, malgré le peu de dents disponibles, la forme des premières et troisièmes molaires ainsi que leur taille confirme la détermination réalisée par Maridet *et al.*, 1999.

#### La Grive L7 *D. brevis*

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	146	30	1,61	1,87	1,75	0,064	3,657	30	1,10	1,28	1,20	0,044	3,666
M2	69	30	1,26	1,52	1,36	0,063	4,632	30	1,12	1,30	1,22	0,049	4,016
M3	43	30	0,97	1,21	1,06	0,063	5,943	30	1,02	1,19	1,09	0,047	4,311
m1	243	30	1,40	1,70	1,58	0,079	5,000	30	0,98	1,26	1,10	0,065	5,909
m2	53	30	1,24	1,52	1,39	0,066	4,748	30	1,00	1,27	1,15	0,065	5,652
m3	52	30	1,11	1,40	1,27	0,068	5,354	30	0,93	1,11	1,02	0,047	4,607

Tab. 19 – Mesures des dents de *D. brevis* de La Grive L7. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

La population de *D. brevis* de La Grive L7 ressemble beaucoup à celle de La Grive M, seules les différences notables sont indiquées ici (et tableaux de comptage morphologique 47-51). La figure 8 présente la distribution biométrique des trois espèces de *Democricetodon* au sein du Gisement.

M1 sup. : L'antérocone est généralement simple (104/146), on peut toutefois observer un certain nombre de dents présentant une division nette de l'antérocone (17/146) ou une tendance à la division se caractérisant par une différenciation des parties linguale et labiale de l'antérocone (25/146). La plupart des dents possèdent un éperon sur l'antérolophule (136/146). La connexion au paracône peut être double complète (59/146) ou double partielle, par l'apparition d'un deuxième paralophule antérieur incomplet (11/146). La connexion au métacône présente une forte variabilité, elle est généralement simple rétroverse (131/146), simple rétroverse avec l'apparition d'une deuxième métalophule incomplet partant du métacône (9/146), double (5/146) ou absente (1/146). Le mésolophe est toujours présent et très long, jamais sous forme vestigiale. Il atteint le bord labial de la dent dans la plupart des cas (140/146).

M2 sup. : Le mésolophe est très long, toujours présent, jamais vestigial, il atteint généralement le bord labial de la dent (62/69). Toutes les dents présentent une double connexion au paracône, dont une seule dent avec un paralophule antérieur incomplet. Par contre la connexion au métacône est plus variable : elle peut être simple rétroverse (18/69), simple proverse (2/69), double (27/69), double avec un métalophule antérieur incomplet (21/69) ou sans connexion (1/69).

M3 sup. : Ces dents présentent une assez forte variabilité morphologique, particulièrement dans leur partie distale. L'axioloche est toujours présent et entier, et sert parfois de support à un mésolophe (5/43). Dans la partie distale, l'ensemble hypocône-métacône est très peu développé, formant ainsi une partie distale de la dent courte. Le métalophule peut ne pas toucher le bord labial de la dent (4/43). Quelques dents présentent un dédoublement du métalophule dans leur partie labiale, se traduisant par l'apparition d'un néo-métalophule.

m1 inf. : L'antéroconide est généralement simple, on observe toutefois quelques dents avec un antéroconide nettement divisé (2/243) ou présentant un début de division (4/243). Le mésolophide est très long, jamais absent ou vestigial, il atteint le bord de la dent dans la plupart des cas (240/243). L'antérolophulide est généralement droit, dans l'axe de la dent (169/243), mais il peut être orienté lingualement (53/243), labialement (1/243), être double (14/243) ou absent (6/243). L'ectomésolophide présente une forte variabilité. Il peut être absent (15/243), vestigial (10/243) ou atteindre le bord labial de la dent (203/243).

m2 inf. : Le mésolophide est long, il peut être absent (1/53), vestigial (1/53), mais il atteint le plus souvent le bord lingual de la dent (48/53). L'ectomésolophide varie fortement, il peut être absent (23/53), vestigial (4/53) ou toucher le bord labial (21/53).

m3 inf. : De nombreuses dents possèdent un antérolophide lingual court (45/52). Le mésolophide est souvent présent dans la partie centrale de la dent, en plus du centroloche. Ce mésolophide peut être absent dans de rares cas (2/52), vestigial (3/52) ou atteindre le bord lingual (37/52).

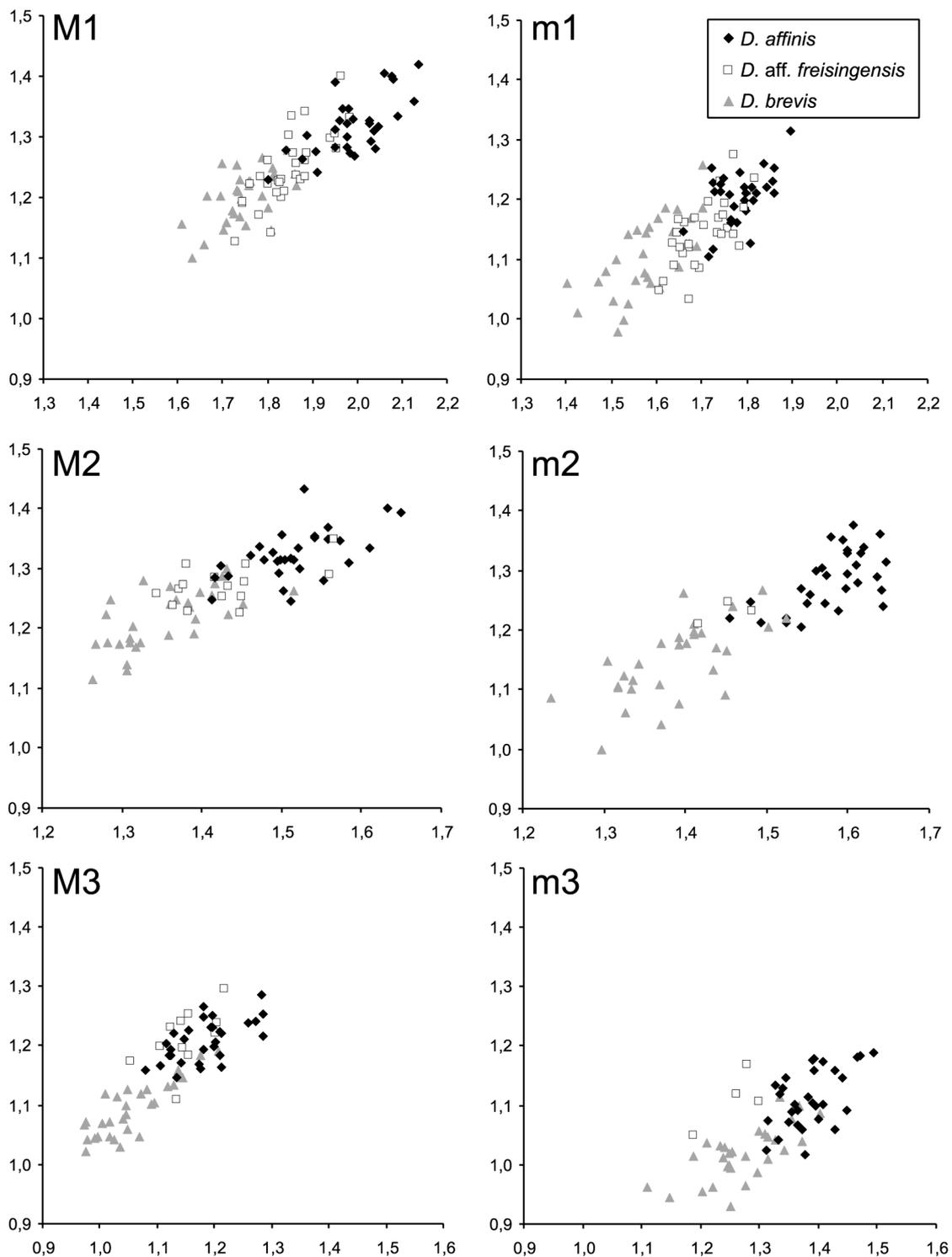


Fig. 8 – Distribution des dimensions (en mm) des molaires des trois espèces de *Democricetodon* (longueur en abscisse et largeur en ordonnée) dans le gisement de La Grive L7.

Giggenhausen *D. cf. brevis* (Pl. 2 fig. 24-34)

1964 – *Democricetodon (Democricetodon) minor brevis* (Schaub) – Fahlbusch, S. 32-34, Abb. 17-18

1972 – *Democricetodon minor brevis* (Schaub) – Engesser, S.260, Abb. 102, fig. 1

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	6	3	1,63	1,69	1,67	0,035	2,095	3	1,07	1,11	1,09	0,020	1,834
M2	5	6	1,20	1,28	1,24	0,027	2,177	6	1,06	1,11	1,09	0,020	1,834
M3	5	4	0,95	1,03	0,99	0,037	3,737	4	1,00	1,04	1,02	0,016	1,568
m1	3	2	1,45	1,52	1,49	0,049	3,288	2	1,00	1,09	1,05	0,064	6,095
m2	5	3	1,30	1,37	1,33	0,028	2,105	5	1,05	1,14	1,08	0,038	3,518
m3	4	4	1,08	1,25	1,17	0,073	6,239	4	0,97	1,03	0,99	0,028	2,828

Tab. 20 – Mesures des dents de *D. cf. brevis* de Giggenhausen, d'après Fahlbusch (1964). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est assez court, rarement bien différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. Il peut être simple (1/6), déporté du côté labial (3/6) ou présenter une tendance à la division (2/6). L'antérolophule est droit, il porte toujours une crête pouvant être vestigiale (2/6) de longueur maximale (1/6) mais jamais absente. Le mésolophe quant à lui est de longueur moyenne, jamais absent, ni vestigial, ni atteignant le bord. La connexion au paracône peut être simple rétroverse (2/6), présenter un début de deuxième connexion antérieure (1/6) ou être double (3/6). La connexion au métacône est moins variable, elle est généralement simple rétroverse (5/6), mais elle peut également être simple transverse (1/6).

L'ensemble des vallées est large, particulièrement les antérosinus et protosinus. Les cingulum sont faibles, et ont tendance à se former en styles.

M2 sup. : L'allure générale de la dent révèle une largeur notablement plus faible dans sa partie distale. Les antérolophes et les antérosinus et protosinus sont larges dans la partie proximale, le postérolophe est bien développé mais court dans la partie distale. Le mésolophe est assez long, il peut atteindre le bord de la dent (3/5) mais n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est toujours double (5/5), par contre la connexion au métacône peut être simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (1/5), simple transverse (2/5) ou double (2/5).

M3 sup. : La dent est généralement courte, avec un hypocône peu développé, toutefois la longueur de la dent est variable et quelques dents peuvent présenter un hypocône plus développé. L'axiophe est toujours présent et continu. De même le métalophule est toujours présent et atteint toujours le bord labial de la dent, toutefois il peut se diviser en un néo-mésolophe et un néo-métalophule avant d'atteindre le bord (2/5). Le mésolophe peut être vestigiale (2/5), mais jamais absent ni de longueur maximale. Une dent montre une fusion entre le mésolophe et le néo-mésolophe, et une dent montre également une fusion du mésolophe et du métalophule à leur base. On observe également un postérolophe lingual nettement formé qui rejoint l'extrémité de l'antérolophe lingual au niveau du protocône.

m1 inf. : L'antéroconide est long, simple déporté du côté lingual. L'antérolophulide est droit, et peut posséder une crête qui atteint le bord lingual (2/3) ou ne pas posséder de crête (1/3). Le mésolophide est toujours présent, il peut atteindre le bord (2/3) ou être vestigial (1/3). La connexion au métaconide et à l'entoconide est simple proverse, mais elle peut aussi être double pour l'entoconide (1/3).

m2 inf. : L'antérolophide lingual est très court et peu développé, alors qu'il est très long et délimite un large antérosinus du côté labial. Les cingulum labial et lingual sont forts. Le cingulum labial est une crête large partant de l'extrémité du protoconide pour fermer le sinuside et le cingulum lingual part souvent de l'extrémité du métaconide. Le mésolophide peut atteindre le bord lingual (1/5), n'est jamais vestigial ni absent. Quant à l'ectomésolophide, il est généralement absent (4/5), seule une crête est observable sous forme vestigiale correspondant à un léger relief dans le fond du sinuside. Les connexions au métaconide et entoconide sont simples proverses.

m3 inf. : L'hypocône est assez bien développé mais peu large, de fait la dent est très nettement moins large dans sa partie distale. Dans la partie proximale, l'antérolophe et l'antérosinus labiaux sont bien développés. Le sinuside est long et étroit s'opposant à un entoconide court. A côté du entoconide, le mésolophide atteint toujours le bord lingual de la dent (4/4).

Discussion : Sur la forme générale des molaires (caractères morphologiques du contour) ce *Democricetodon* de Giggenhausen ne diffère pas de *D. brevis* de la Grive M. Par contre on note sur les

premières molaires une division moindre des antérocones(conides) ainsi qu'un développement plus faible pour les mésolophes(ides). Les caractères morphologiques décrits pourraient par ailleurs correspondre à la diagnose de *D. nemoralis* (Agustí, 1981). Cependant l'un des principaux arguments de diagnose différentielle entre *D. brevis* et *D. nemoralis* est une taille plus grande de *D. nemoralis*, ce qui n'est pas le cas ici. On note par ailleurs que *D. cf. nemoralis* de Jujurieux présente effectivement une taille plus grande que *D. brevis* de la Grive M ce qui permet d'écarter l'hypothèse d'une différenciation géographique de l'espèce *D. nemoralis*, qui a été définie en Espagne dans le gisement de Castell de Barbera. En raison de la morphologie proche de *D. brevis* et de sa petite taille le rattachement à l'espèce *D. brevis* est conservé. Faute de plus de matériel la dénomination *D. cf. brevis* est proposée ici.

### Caractères morphologiques communs

L'observation de ces différentes populations de *D. brevis* permet de mieux comprendre la variabilité morphologique au sein de l'espèce. Elle permet également de préciser la description morphologique par rapport à la diagnose originale.

M1 sup. : L'antérocone est court et de d'aspect massif, particulièrement développé en largeur. Il n'est pas différencié du protocone en vue occlusale. L'éperon sur l'antérolophule et le mésolophe sont toujours fortement développés, ils atteignent le plus souvent le bord labial de la dent. Les cuspides ont un aspect massif et délimitent un espace réduit pour les antérosinus, protosinus, sinus et mésosinus. Les connexions au paracône sont généralement doubles, et simples rétroverses pour le métacône.

M2 sup. : Les cuspides ont un aspect massif. Les antérolophes sont généralement bien développés. Le mésolophe atteint très souvent le bord labial de la dent. La connexion au paracône est presque toujours double, par contre la connexion au métacône est plus variable, elle est le plus souvent double ou simple rétroverse.

M3 sup. : L'hypocone et le métacône sont très peu développés, donnant à la dent une forme plus large que longue. La dent montre toujours une forte variabilité morphologique dans la partie distale, particulièrement autour du mésolophe et du métalophule.

m1 inf. : L'antéroconide est très court, de forme arrondie et massive. L'antérolophulide est le plus souvent droit, mais il est également souvent orienté du côté lingual, et parfois double. Les cuspides présentent un aspect massif délimitant un espace réduit pour les antérosinusides, protosinuside, sinuside et mésosinuside. Les connexions aux métaconide et entoconide sont simples proverses. Le mésolophide et l'ectomésolophide sont toujours fortement développés et atteignent le plus souvent le bord de la dent.

m2 inf. : Les cuspides ont un aspect massif. L'antérolophide labial est toujours bien développé alors que l'antérolophide lingual est généralement absent. Le mésolophide est toujours bien développé, mais l'ectomésolophide varie fortement de absent à une longueur maximale. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses.

m3 inf. : L'hypoconide est peu développé, formant ainsi une partie distale de la dent très fine, beaucoup moins large que la partie mésiale et également assez courte. Le entoconide est généralement fin et court, opposé à un sinuside très développé. Le mésolophide est généralement bien développé et proche du entoconide.

### ***Democricetodon gracilis* Fahlbusch, 1964**

Localité type : Sandelzhausen

Extension biochronologique : MN4 à MN6

Résumé de la diagnose originale : Fahlbusch, 1964 (traduit de l'allemand)

C'est une forme proche de *Cricetodon minor minor* (*D. crassus* aujourd'hui) mais plus petite et plus gracile.

Sur les molaires supérieures, le côté labial de la M1 est arqué et l'antérocone est fin et non divisé. Sur les M1 et M2 le mésolophe est long et atteint souvent le bord de la dent.

Sur les molaires inférieures, le contour des dents présente souvent vers les vallées labiales et linguales une forme légèrement concave. Pour la m1, l'antéroconide est généralement très court et de forme sub-triangulaire. Le mésolophide peut être très court à mi-long. Le métaconide est souvent courbé vers l'avant.

### **Population type**

Sandelzhausen *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 18-25)

(moul.) 1964 – *Democricetodon (Democricetodon) minor gracilis* – Fahlbusch, p. 27-28, fig. 10b-c, 13a-b

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	10	10	1,36	1,69	1,58	0,095	6,012	10	1,00	1,10	1,01	0,033	3,267
M2	11	11	1,03	1,26	1,19	0,062	5,210	11	0,90	1,13	1,08	0,063	5,833
m1	10	10	1,27	1,42	1,36	0,050	3,676	10	0,88	0,98	0,94	0,031	3,297
m2	10	10	1,03	1,31	1,19	0,078	6,554	10	0,87	1,07	1,00	0,066	6,600

Tab. 21 – Mesures des dents de *D. gracilis* de Sandelzhausen. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : La dent est courte avec une partie distale (hypocône et métacône) souvent moins large que la partie antérieure (protocône et paracône), de plus la bordure linguale présente une forme arrondie. Les cuspides ont un aspect gracile délimitant ainsi un large sinus dont le fond est en forme de U. L'antérocone est toujours court et étroit, le plus souvent nettement différencié du protocône en vue occlusale (9/10). Il peut être simple (7/10), déporté du côté labial (2/10) ou présenter un début de division (1/10). Il est relié au protocône par un antérolophule droit (8/10) ou orienté labialement (2/10). La crête sur l'antérolophule est le plus souvent absente (9/10) mais peut être présente sous forme vestigiale (1/10). Le mésolophe, quant à lui, est assez long, il peut atteindre le bord labial (6/10) et n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est le plus souvent simple rétroverse (7/10), elle peut également présenter un début de deuxième connexion antérieure (2/10) ou être double (1/10). La connexion au métacône est généralement simple rétroverse (9/10) mais peut également être transverse (1/10). Dans la partie distale de la dent, le postérolophe est fin, court mais toujours bien développé.

M2 sup. : La dent montre une largeur distale nettement plus faible que la largeur proximale, de plus la partie distale de la dent présente une forme arrondie. Les cuspides ont toujours un aspect gracile. Les antérolophes, antérosinus labial et protosinus sont larges et bien développés. L'antérolophe lingual est particulièrement long, jusqu'à présenter une continuité avec le cingulum lingual (3/11). Ce dernier est également toujours fortement développé. La connexion au paracône n'est jamais simple rétroverse, au contraire elle peut être simple proverse (1/11), simple proverse avec un début de deuxième connexion postérieure (2/11) ou double (8/11). Les connexions doubles possèdent une connexion postérieure moins développée que la connexion antérieure. La connexion au métacône, quant à elle, est le plus souvent simple proverse (8/11) et peut être simple transverse (3/11). Le mésolophe est toujours présent, jamais vestigial, il atteint souvent le bord labial (7/11).

m1 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile, encadrant un sinus large dont le fond présente une forme en U. L'antéroconide est court et de forme arrondie, de plus la largeur proximale de la dent est équivalente à la largeur distale, ce qui donne à la dent une forme ovoïde. L'antéroconide peut être simple (5/10) ou déporté du côté lingual (5/10). L'antérolophulide est très court, il est le plus souvent droit (8/10) et peut également être orienté lingualement (2/10). L'antérosinuside lingual et le protosinuside sont particulièrement courts. Le mésolophide est assez court, il n'atteint jamais le bord lingual, peut être vestigial (1/10) et n'est jamais absent. Du côté labial, l'ectomésolophide est généralement absent (9/10) mais peut toutefois être observée sous forme vestigiale (1/10). Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses.

m2 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile et délimitent un sinuside large en forme de U. L'antérolophide labial et le protosinuside sont larges. A l'opposé, l'antérolophide lingual est très peu développé ou absent. Le mésolophide est assez court, il n'atteint jamais le bord lingual de la dent mais peut être vestigial (2/10) ou absent (1/10). Aucune crête partant de l'hypoconide n'est observable du côté labial. Dans la partie distale, quelques dents présentent une crête du côté labial, à l'opposé du postérolophide. Cette crête peut être interprétée comme un postérolophide labial.

Discussion : La description de *D. gracilis* est proche de celle donnée par Fahlbusch (1964), on note toutefois quelques différences qui correspondent vraisemblablement à de la variabilité morphologique au sein de l'espèce: sur les M1 l'antérocone peut présenter une légère tendance à la division et l'antérolophule peut porter un éperon, et sur les m1 un ectomésolophide peut être présent. Ainsi la diagnose ne rend pas compte de la variabilité morphologique au sein de l'espèce, qui devra être prise en compte dans la suite de cette étude.

### Autres populations rattachées à *D. gracilis*

#### Edelstetten *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 30-33)

1991 - *Democricetodon gracilis* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 1-2,4,6,9

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	4	3	1,54	1,60	1,58	0,034	2,151	3	1,10	1,14	1,12	0,020	1,785
M2	2	4	1,09	1,18	1,15	0,040	3,478	4	1,05	1,08	1,07	0,012	1,121
M3	0	1			0,95			1			0,94		
m1	4	3	1,22	1,34	1,28	0,060	4,687	3	0,90	0,91	0,90	0,005	0,555
m2	0	2	1,20	1,25	1,23	0,035	2,845	2	0,95	0,96	0,96	0,007	0,729
m3	1	2	1,14	1,16	1,15	0,014	1,217	2	0,95	0,96	0,96	0,007	0,729

Tab. 22 – Mesures des dents *D. gracilis* de Edelstetten, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : Les cuspides sont fines, d'aspect gracile, délimitant ainsi de larges vallées et particulièrement un large sinus. L'antérocone est court et très étroit et nettement différencié du protocône sur le contour, toutefois on note que sa longueur peut varier. L'antérocone est le plus souvent simple (3/4) mais peut présenter un début de division (1/4), alors que l'antérolophule est toujours droit. Les connexions au paracône et métacône sont simples rétroverses. Le mésolophe est assez long, il peut atteindre le bord labial (2/4) mais n'est jamais vestigial ni absent. Dans la partie distale, le postérolophe est court.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, mais le protosinus est étroit. De ce même côté lingual, le cingulum qui ferme le sinus est très développé. La connexion au paracône est toujours double (2/2), celle du métacône peut être simple rétroverse (1/2) ou transverse (1/2). Le mésolophe est long, il peut atteindre le bord labial (1/2), n'est jamais vestigial ni absent.

m1 inf. : La dent est courte, avec dans sa partie mésiale, un antéroconide également court, parfois simple (1/4) ou déporté du côté lingual (3/4). L'antérolophulide est toujours droit. Les cuspides sont d'aspect gracile et le sinuside est particulièrement large. Les connexions au métaconide et entoconide sont simples proverses. Le mésolophe est de taille moyenne, jamais absent, jamais vestigial, ni de longueur maximale. L'ectomésolophide est absent (4/4).

m3 inf. : La dent est courte, avec un hypoconide peu développé, et une partie distale dont la largeur n'est pas très inférieure à la largeur mésiale. Le sinuside est étroit et court, laissant la place du côté lingual à un entoconide long et fin. Le mésolophe est absent.

Discussion : la description de cette population correspond dans l'ensemble à celle réalisée par Boon (1991), toutefois le matériel de cette localité reste insuffisant pour estimer la variabilité morphologique.

Puttenhausen *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 26-29)

1982 - *Democricetodon gracilis* Fahlbusch – Wu, p. 40-41, fig. 1-2

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	0	62	1,34	1,70	1,53			63	0,88	1,14	1,03		
M2	0	63	1,01	1,36	1,17			64	0,90	1,16	1,03		
M3	0	35	0,77	0,92	0,85			35	0,82	1,00	0,89		
m1	5	57	1,21	1,46	1,33			57	0,81	1,01	0,92		
m2	0	57	1,09	1,25	1,18			57	0,85	1,09	0,97		
m3	0	35	0,85	1,19	1,03			34	0,65	0,92	0,82		

Tab. 23 – Mesures des dents de *D. gracilis* de Puttenhausen, d'après Wu, 1982. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

m1 inf. : L'antéroconide est toujours simple, très court et arrondi, connecté par un antérolophulide droit. Les cuspides sont d'aspect fin et gracile, délimitant de larges vallées, particulièrement le sinuside. Le mésolophide est de taille moyenne, jamais absent, parfois vestigial (1/5) et jamais de longueur maximale. A l'opposé, du côté labial, aucun ectomésolophide n'est présent. Le sinuside est fermé par un cingulum fort. Dans la partie distale, le postérolophide est bien développé, long mais peu large.

Discussion : l'intégralité du matériel n'a pas pu être vu au muséum de Munich, toutefois la description donnée par Wu (1982) correspond parfaitement à la diagnose original de l'espèce et ne montre pas de variabilité morphologique anormale. D'après les illustrations données par Wu (1982), la variabilité de forme semble négligeable.

Ebershausen *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 12-17)

1991 - *Democricetodon gracilis* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 5,8

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M2	0	5	1,04	1,19	1,11	0,068	6,126	5	0,75	0,99	0,88	0,094	10,68
M3	0	5	0,98	1,05	1,02	0,032	3,137	5	1,03	1,14	1,09	0,046	4,220
m1	13	2	1,24	1,25	1,25	0,007	0,560	2	0,82	0,92	0,87	0,005	0,574
m2	1	5	1,33	1,40	1,35	0,027	2,000	5	0,82	0,92	0,87	0,007	0,804
m3	1	4	1,23	1,28	1,24	0,011	0,887	4	0,94	1,05	1,00	0,049	4,900

Tab. 24 – Mesures des dents de *D. gracilis* de Ebershausen, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

m1 inf. : Les cuspides sont d'aspect gracile, ils entourent un sinuside très large dont le fond est en forme de U. Dans la partie mésiale, l'antéroconide ainsi que l'antérolophulide sont très courts. Du côté lingual, l'antérolophide est inexistant. L'antéroconide est toujours déporté du côté lingual (13/13), mais l'antérolophulide présente une variabilité, il peut être droit (3/13), orienté lingualemment (9/13) ou absent (1/13). La connexion au métaconide peut être simple proverse (11/13), avec un début de deuxième connexion postérieure (1/13) ou transverse (1/13). La connexion à l'entoconide est généralement simple proverse (12/13), mais elle peut également être transverse (1/13). Le mésolophide est court, il peut être absent (1/13), vestigial (3/13) mais n'atteint jamais le bord lingual de la dent. Aucun ectomésolophide n'est observé.

m2 inf. : Les cuspides sont fines et délimitent un large sinuside. La dent présente dans sa partie mésiale un antérolophide lingual long et collé contre le métaconide, donc avec un antérosinuside lingual inexistant. Le mésolophide est vestigial est l'ectomésolophide est inexistant.

m3 inf. : Les cuspides sont d'aspect gracile. La dent est courte, mais l'hypoconide est assez bien développé. De fait la partie distale de la dent est assez large. Le sinuside est étroit et peu long, laissant la place pour un entoconide long et fin du côté lingual. Il n'y a pas de mésolophide.

Discussion : l'intégralité du matériel de cette localité n'a pas pu être observé au muséum de Munich. La morphologie et la forme des molaires inférieures étudiées correspondent parfaitement à l'espèce *D. gracilis*. En outre l'observation des illustrations données par Boon (1991) pour les molaires

supérieures atteste d'une morphologie et d'une forme caractéristique de l'espèce sans indice d'une variabilité anormale.

Vermes 1 *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 6-11)

1972 - *Democricetodon minor gracilis* Fahlbusch – Engesser, p. 260, fig. 102 fig. 4

1981 - *Democricetodon gracilis* Fahlbusch – Engesser, p. 925-927, fig. 17c-19b

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	4	2	1,56	1,58	1,57	0,014	0,891	2	1,06	1,10	1,08	0,028	2,592
M2	5	2	1,14	1,20	1,17	0,042	3,589	2	1,02	1,08	1,05	0,042	4,000
M3	2	1			0,86			1			0,92		
m1	5	2	1,42	1,44	1,43	0,014	0,979	2	0,96	1,04	1,00	0,057	5,700
m2	3	2	1,24	1,34	1,29	0,071	5,503	2	1,04	1,12	1,08	0,057	5,277
m3	7	1			1,04			1			0,92		

Tab. 25 – Mesures des dents de *D. gracilis* de Vermes 1, d'après Engesser et al. (1981). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est étroit, positionné labialement par rapport à l'axe de la dent et très nettement différencié du protocône. Les connexions aux paracône et métacône sont toutes simples rétroverses. Le mésolophe est toujours présent, il peut atteindre le bord labial (1/4) et n'est vestigial. Dans sa partie distale, hypocône et métacône, la dent est de forme arrondie. Par ailleurs la largeur de la dent est souvent inférieure dans sa partie distale en comparaison de sa partie proximale.

M2 sup. : Les antérolophes lingual et labial sont bien développés mais rapprochés des paracône et protocône délimitant des antérosinus et protosinus étroits voir inexistantes. Le mésolophe est long, il atteint le plus souvent le bord labial de la dent (4/5) et n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est généralement double (4/5), mais peut être simple rétroverse (1/5). Sur la plupart des dents la connexion au métacône est simple proverse (4/5), seule une dent possède une connexion simple rétroverse (1/5). Le postérolophe est court, et également rapproché du métacône.

M3 sup. : La dent est très courte avec un hypocône très peu développé. L'axioloche est présent et continu et le métalophule atteint le bord labial sur les deux dents observables. Seule une des dents possède un mésolophe vestigial ainsi qu'un néo-mésolophe partant du métalophule.

m1 inf. : L'antéroconide est court, simple, de forme arrondie avec un antérolophulide très réduit. Le mésolophide est toujours présent, mais plutôt court, il peut être vestigial (2/4), mais n'atteint jamais le bord lingual. L'ectomésolophide est également peu développé, il peut être absent (3/5), vestigial (2/5) mais n'atteint jamais le bord de la dent. Toutes les connexions sont simples proverses. L'allure générale correspond à une dent courte, avec des sinusides généralement larges.

m2 inf. : Les cuspides sont fines, ce qui donne à la dent un aspect gracile. Le mésolophide est court, jamais absent ni touchant le bord de la dent, il est parfois vestigial (2/3). Aucun ectomésolophide n'est observable sur ces trois dents.

m3 inf. : Le métaconide est plus large dans sa partie la plus linguale, proche du bord de la dent. Du côté labial, le sinuside est à la fois très étroit, long et profond. A l'opposé, le entoconide est fin, court et aucune dent ne présente de mésolophide.

Discussion : la description détaillée de cette population permet de confirmer la détermination donnée par Engesser (1981). On note toutefois la présence d'un ectomésolophide sur certaines m1, qui n'est pas signalée par Engesser (1972, 1981).

Ziemetshausen *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 1-5)

1991 – *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Boon, p. 73, tab.10c (non illustré)

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	4	4	1,52	1,71	1,62	0,078	4,814	4	0,96	1,24	1,11	0,134	12,07
M2	6	7	1,20	1,39	1,31	0,084	6,412	7	0,99	1,29	1,16	0,115	9,913
M3	1	4	1,05	1,07	1,06	0,010	0,943	4	1,09	1,24	1,17	0,076	6,495
m1	3	4	1,41	1,55	1,47	0,069	4,693	4	1,00	1,15	1,07	0,063	5,887
m2	4	6	1,30	1,45	1,39	0,063	4,532	6	1,04	1,24	1,14	0,074	6,491
m3	1	3	1,21	1,42	1,28	0,118	9,218	3	1,00	1,10	1,05	0,050	4,761

Tab. 26 – Mesures des dents de *D. gracilis* de Ziemetshausen, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est court, toujours nettement individualisé du protocône, toutefois sa longueur présente une variation notable. Il est généralement simple (3/4) mais peut également être déporté du côté labial (1/4). L'antérolophide peut être droit (1/4) ou orienté labialement (3/4). La connexion au paracône est variable, elle peut être simple rétroverse (2/4), avec un début de deuxième connexion antérieure (1/4) ou double (1/4). Par contre la connexion au métacône est toujours simple rétroverse (4/4). Bien qu'il n'atteigne jamais le bord lingual, le mésolophe est généralement long, seule une dent est observable sous forme vestigiale (1/4), et aucun n'est absent. Le cingulum lingual qui ferme le sinus est fortement développé.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés tant en longueur qu'en largeur, toutefois l'antérolophe lingual est rapproché du protocône délimitant ainsi un protosinus étroit. Le cingulum lingual qui ferme le sinus est également fortement développé. Le mésolophe est de taille moyenne, il peut atteindre le bord labial (1/6), n'est jamais vestigial ni absente. La connexion au paracône est toujours double (6/6), par contre la connexion au métacône est plus variable, elle peut être simple rétroverse (4/6) ou simple proverse (2/6).

M3 sup. : Dans la partie mésiale, l'antérolophe lingual est court, mais bien différencié du paracône. L'axiolophe est présent et continu, le mésolophe est absent et le métalophule atteint le bord labial.

m1 inf. : Les cuspides sont d'aspect gracile, délimitant un large sinuside. L'antéroconide est fin, de forme arrondie et de longueur variable. Il est déporté du côté lingual (3/3), et connecté par un antérolophulide droit (1/3) ou orienté lingualemment (2/3). Le mésolophide peut être absent (1/3), il n'est pas observé sous forme vestigiale ni touchant le bord lingual. Du côté labial, l'ectomésolophide est toujours absent (3/3). La connexion au métacône est simple proverse (2/3) ou absente (1/3) et la connexion à l'entoconide est simple proverse (3/3).

m2 inf.

Les cuspides sont fines et le sinuside large. L'antérolophide et le protosinuside sont bien développés. Les connexions au métacône et entoconide sont toutes simples proverses. Le mésolophide peut être absent (2/4), et n'est pas observé sous forme vestigiale ni touchant le bord lingual. L'ectomésolophide est toujours absent (4/4).

m3 inf. (*D. gracilis* ?) : L'hypoconide est assez bien développé induisant une partie distale de la dent assez longue et large. Le sinuside est long laissant la place du côté lingual pour un entoconide court. Le mésolophide peut être absent (2/3), peut atteindre le bord lingual (1/3) mais n'est pas vestigial.

Discussion : *D. gracilis* et *D. mutilus* ont une morphologie très proche, leur différenciation est généralement facilitée par la différence de taille lorsqu'ils coexistent dans un même gisement. Dans le gisement de Ziemetshausen, une seule population présentant cette morphologie a été trouvée, toutefois la différenciation entre un *D. mutilus* de petite taille et un *D. gracilis* de grande taille est possible : d'abord par la forme très étroite de l'antérocone ainsi que l'absence d'éperon sur l'antérolophule, mais également la forme ovoïde de la m1, avec une partie distale de largeur équivalente à la partie proximale. Pour ces raisons, le rattachement de cette population à l'espèce *D. gracilis* est proposé ici.

Vieux-Collonges *D. gracilis* (Pl. 3 fig. 34-38)? 1958 - *Cricetodon* sp. groupe *Cr. brevis* ou *Cr. affinis* – Mein, p. 85, fig. 155-157? 1964 – *Democricetodon* (*Democricetodon*) *affinis mutilus* – Fahlbusch, p. 38,41, fig. 21a, 26a

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	6	6	1,69	1,78	1,74	0,033	1,896	6	1,19	1,22	1,20	0,012	1,000
M2	7	7	1,26	1,39	1,33	0,050	3,759	7	1,13	1,24	1,17	0,040	3,418
M3	4	4	0,90	1,00	0,95	0,043	4,526	4	0,96	1,05	1,01	0,036	3,564
m1	20	20	1,46	1,60	1,52	0,038	2,500	20	0,93	1,13	1,05	0,043	4,095
m2	7	7	1,11	1,25	1,19	0,057	4,789	7	0,90	0,99	0,95	0,039	4,105
m3	2	2	1,20	1,23	1,21	0,021	1,735	2	0,92	0,95	0,93	0,018	1,935

Tab. 27 – Mesures des dents de *D. gracilis* de Vieux-Collonges. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'ensemble des cuspides présentent un aspect gracile. La dent est également moins large dans sa partie distale (hypocône et métacône) que dans sa partie proximale (protocône et paracône). L'antérocone est court, très étroit et de morphologie fine, il est également toujours bien individualisé du protocône. Il est toujours simple et ne montre pas de tendance à la division, de même l'antérolophule est toujours droit. L'éperon sur l'antérolophule est inexistant. La connexion au paracône est généralement simple rétroverse (5/6) toutefois une dent présente une double connexion (1/6). La connexion au métacône est toujours simple rétroverse (6/6). Le sinus, entre protocône et hypocône est large avec un fond en "U". Dans la partie distale, le postérolophe est court, fin et très rapproché du métacône.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, mais l'antérolophe lingual est très rapproché du protocône délimitant ainsi un protosinus étroit ou même inexistant. La connexion au paracône est toujours double (7/7) alors que la connexion au métacône peut être simple rétroverse (4/7), simple proverse (2/7) ou absente (1/7). Le mésolophe est de taille moyenne, jamais absent, ni vestigial, ni atteignant le bord. A son opposé le sinus, entre protocône et hypocône, est fortement développé avec un fond en V.

M3 sup. : La dent est courte avec un hypocône très peu développé. L'axiolophe est toujours présent et entier, le mésolophe toujours absent et le métalophule atteint le bord labial. Aucun néo-mésolophe ou néo-métalophule n'est observable.

m1 inf. : L'antéroconide est court et de forme arrondie. Les cuspides sont d'aspect gracile et séparés par de larges un large sinuside et un large mésosinuside dont le fond présente une forme en "U". L'antéroconide est toujours simple (20/20) et ne présente aucune tendance à la division. Il est connecté au reste de la dent par un antérolophulide dont l'orientation varie de droite (14/20) à linguale (6/20). Toutes les connexions sont simples proverses. Le mésolophide est assez court, parfois vestigial (4/20), rarement de longueur maximale (1/20) mais jamais absent. Dans la partie distale de la dent, le postérolophide est très large et fortement éloigné de l'entoconide délimitant ainsi un large postérosinuside.

m2 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile délimité par de larges sinusides. Le sinuside labial est particulièrement large avec un fond en "V". L'antérolophide lingual est souvent bien développé de même que l'antérolophide labial, très long. Une dent présente un antérolophide labial particulièrement long, presque en continuité avec le cingulum labial. Les connexions sont toutes simples proverses. Le mésolophide est assez court, il peut être vestigial (2/7) mais pas absent ni touchant le bord lingual. Dans la partie distale, le postérosinus est particulièrement large.

m3 inf. : La dent est courte et présente un hypoconide peu développé, la partie distale de la dent est donc particulièrement étroite en comparaison de la partie proximale. Le entoconide est court accompagné d'un mésolophide qui peut être vestigial (1/2) ou atteindre le bord lingual (1/2).

Discussion : L'ensemble de la morphologie est caractéristique de *D. gracilis*, impliquant logiquement sa détermination. On note que cette espèce se différencie clairement, sur les données biométriques, des deux autres *Democricetodon* du gisement.

**Sansan** *D. aff. gracilis* (Pl. 2 fig. 9-17)

Pars 1851 - *Cricetodon minus* - Lartet

Pars 1925 - *Cricetodon minus* Lartet - Schaub, p. 15

1958 - *Cricetodon brevis*, Schaub - Mein, p. 85, fig. 158

1964 - *Democricetodon (Democricetodon) minor minor* (Lartet) – Fahlbusch, p. 27,29, fig. 11,14

1969 - *Democricetodon crassus* - Freudenthal

1972 - *Democricetodon crassus* - Beaudelot, p. 257-264

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	104	29	1,46	1,77	1,65	0,062	3,757	29	1,00	1,24	1,13	0,048	4,247
M2	39	15	1,19	1,49	1,30	0,077	5,923	15	1,04	1,24	1,16	0,063	5,431
M3	15	13	0,91	1,03	0,96	0,048	5,000	13	0,90	1,11	1,03	0,053	5,145
m1	86	30	1,36	1,66	1,46	0,078	5,342	30	0,96	1,24	1,05	0,054	5,142
m2	44	15	1,26	1,43	1,34	0,049	3,656	15	1,05	1,20	1,11	0,043	3,873
m3	22	13	1,03	1,31	1,19	0,077	6,470	13	0,91	1,10	1,01	0,051	5,049

Tab. 28 – Mesures des dents de *D. aff. gracilis* de Sansan. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est étroit, assez court et positionné du côté labial par rapport à l'axe de la dent. Il est souvent nettement différencié du protocône, toutefois lorsque l'antérocone est très court, l'antérolophe lingual ne présente plus d'inflexion entre l'antérocone et le protocône. On remarque également aisément sur le contour que la partie distale de la dent (métacône et hypocône) est moins large que la partie proximale (paracône et protocône). Les deux antérolophes sont d'ailleurs toujours bien développés particulièrement en longueur, et l'antérosinus labial est toujours extrêmement large. Dans l'ensemble, les cuspidés qui forment le plan cricétin ont un aspect gracile, séparés par des sinus larges dont le fond est en forme de U. L'antérocone montre une très légère tendance à la division. Il est le plus souvent simple (57/104), mais est également déporté du côté labial préfigurant ainsi la différenciation du développement des deux cuspidés (38/104), quelques dents montrent même clairement un début de division entre les deux cuspidés (9/104), mais aucune dent ne montre de nette division. L'antérolophule quant à lui varie peu, il est généralement droit (71/104), mais peut aussi être orienté légèrement du côté labial (14/104) ou lingualemment (19/104). Les cingulum sont bien développés, particulièrement le cingulum lingual fermant le sinus, qui peut dans quelques cas prendre la forme d'un style bordier. L'éperon sur l'antérolophule est quasi inexistant, seules deux dents en possèdent un sous forme vestigiale. Le mésolophe est plus développé, de taille moyenne, il atteint rarement le bord de la dent (6/104) et n'est jamais absent ni vestigial. Une dent possède une crête partant du paracône et le joignant au mésolophe. La connexion au paracône peut être double (54/104) simple rétroverse (37/104) ou simple avec un début de deuxième connexion antérieure (13/104). La connexion au métacône peut présenter plus de formes différentes, elle est généralement simple rétroverse (83/104), peut présenter un début de deuxième connexion (8/104), être double (4/104), transverse (3/104), proverse (1/104) ou absente (5/104). Le postérolophe est bien développé, sa longueur est variable, mais il délimite toujours un postérosinus large.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, mais l'antérosinus labial et le protosinus qu'ils délimitent sont assez étroits, particulièrement du côté lingual. Sinon, sinus, mésosinus et postérosinus sont assez larges. Le sinus lingual est toujours fermé par un cingulum fortement développé. Le mésolophe est souvent déporté du côté distal proche du métacône. Sa taille présente une grande variation, il peut atteindre le bord labial (9/39), être vestigiale (1/39) ou absent (1/39). Toutefois, la seule dent montrant une absence de mésolophe est fortement usée, de fait le mésolophe a pu être effacé. La connexion au paracône est le plus souvent double (28/39), elle est souvent simple proverse (9/39) et peut être transverse (2/39). La connexion au paracône n'est jamais simple rétroverse, de plus dans les cas où la connexion est double, la connexion postérieure est souvent moins développée que la connexion antérieure. De la même manière, la connexion au métacône est le plus souvent simple proverse (15/39) ou double (12/39), elle peut également être transverse (4/39), absente (3/39) ou présenter un début de deuxième connexion postérieure (2/39). Quelques rares dents possèdent une connexion simple rétroverse (3/39). La partie distale de la dent est de forme arrondie et moins large, avec un hypocône nettement moins développé que le protocône, ce qui s'observe nettement sur le contour de la dent en vue occlusale.

M3 sup. : La dent est courte, beaucoup plus large que longue, du à un hypocône très peu développé dans la partie distale de la dent. Les deux antérolophes sont bien développés, mais le protosinus est presque inexistant. De fait, l'antérolophe lingual est très proche du protocône et peut se confondre avec lui selon l'usure de la dent. L'axiolophe est toujours présent, et peut être discontinu (1/15). La partie distale de la dent montre peu de variabilité morphologique : le métalophule atteint toujours le bord labial de la dent, il n'y a pas de mésolophe, néo-mésolophe ou de néo-métalophule.

m1 inf. : La dent est très courte, avec des cuspides d'aspect gracile séparés par de larges vallées. Le métaconide et l'entoconide sont particulièrement fin et allongé selon un axe lingual-labial. Dans l'ensemble la dent a une forme ovoïde, avec une partie distale arrondie et à peine plus large que la partie proximale. L'antéroconide est très court, arrondi, avec un antérolophide labial très développé, tant en largeur qu'en longueur et un antérolophide lingual le plus souvent inexistant. L'antérolophulide est également très réduit. L'antéroconide est généralement simple (45/86), mais est également souvent déporté du côté lingual (37/86). On peut observer quelques rares cas présentant un léger début de division (4/86), mais aucune dent ne présente une vraie différenciation des cuspides antérieures. L'antérolophulide est le plus souvent droit, dans l'axe de la dent (55/86) mais il peut également être orienté lingualemment (30/86). Cette connexion linguale sur l'antéroconide est généralement associée à un antéroconide lui-même déporté du côté lingual. Une dent présente une absence d'antérolophulide (1/86). Le mésolophide est assez bien développé, il peut atteindre le bord de la dent (23/86), ou être vestigial (1/86), en revanche il n'est jamais absent. L'ectomésolophide, quant à lui, est presque toujours absent (85/86), seule une dent possède un repli de l'émail dans le fond du sinuside pouvant correspondre à une crête vestigiale (1/86). La connexion au métaconide est généralement simple proverse (72/86), elle peut également être absente (13/86) ou exceptionnellement double (1/86). La connexion à l'entoconide est toujours simple proverse. Dans sa partie distale, la dent possède toujours un postérolophide et un postérosinuside très développés. Du côté labial, un repli de l'émail, partant de la base du postérolophide vers le bord labial est visible, le long de l'hypoconide. Ce repli peut être interprété comme la formation d'un postérolophide labial.

m2 inf. : Les cuspides présentent un aspect gracile, le protosinuside, le sinuside et le postérosinuside sont très larges. L'antérolophide lingual varie, il est généralement très peu développé et rapproché du métaconide, il peut dans quelques cas être plus développé et délimiter un antérosinuside lingual plus large. Le mésolophide est de taille moyenne mais est observable aussi bien sous forme vestigiale (7/44), que de longueur maximale (2/44) ou même absent (10/44). Du côté labial, aucune dent ne possède de crête partant de l'hypoconide. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses.

m3 inf. : La dent est courte avec un hypoconide généralement nettement moins développé que le protoconide. De ce fait, la partie distale de la dent est moins large et contribue à donner une forme courte et triangulaire à la dent. L'antérolophide labial et le protosinuside sont toujours très développés. Le mésolophide peut être aussi bien, absent (6/22), que vestigial (5/22) ou même touchant le bord de la dent (4/22). Il est généralement très rapproché du entoconide. Ce dernier est généralement fin et court, s'opposant dans la partie linguale à un sinuside bien développé tant en largeur qu'en longueur.

Discussion : L'étude réalisée par Baudelot (1972) donne une description très détaillée de la population de *D. crassus* de Sansan qui permet une comparaison précise avec la description ci-dessus. Dans l'ensemble, les observations faites sont les mêmes, et révèlent la même forte variabilité de morphologie et de forme sur les parties proximales des premières molaires. Cette variabilité se traduit principalement par une légère variabilité de la largeur et de longueur des antérocones(conides), de leur division, ainsi que de leur individualisation du protocône sur les M1. Cependant, dans l'ensemble la morphologie est proche de *D. gracilis* de Sandelzhausen. Parmi les caractères typiques, on note la forme courte et étroite de l'antéroconide, le très faible développement de l'éperon sur l'antérolophule sur la M1, ainsi que le contour ovoïde caractéristique des m1. Les mesures effectuées permettent également de remarquer que certaines dents présentent une largeur bien plus importante qui se caractérise sur le contour par un bombement de la bordure linguale de la M1. Les M1 présentant un antéroconide non individualisé du protocône et une largeur importante en rapport de la longueur présentent une forme proche de celle de *D. brevis* alors que les autres éléments de la morphologie restent typiques de *D. gracilis*.

L'étude détaillée de la population type de *D. gracilis* a permis de montrer que la diagnose ne rendait pas compte de la variabilité morphologique réelle au sein de l'espèce. En conséquence la création de *D. crassus* par Freudenthal (1969) impliquant des différences d'ordre spécifique avec *D. gracilis* ne serait alors plus valable. L'étude de *Oryzomys flavescens* nous montre par ailleurs que la forme des dents varie peu, en particulier les caractères observables sur le contour, cependant la forme de l'antéroconide(conides) de cette population montre une assez forte variabilité, qui n'est pas visible chez la population type. Ainsi la morphologie générale des dents semble ne pas être anormale en

---

comparaison de *Oryzomys flavescens*, toutefois le contour des premières molaires présente une variabilité inattendue, alors que les coefficients de variation de Simpson n'indiquent pas d'hétérogénéité au sein de l'échantillon. Trois hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cette observation. Soit l'échantillon comprend quelques éléments qui devraient être rattachés à une autre espèce malgré une très forte ressemblance (les dents présentant un bombement de la bordure linguale de la M1 et une non-individualisation de l'antérocone et du protocone?). Soit les différences observées sur cette population sont dues à une différenciation géographique au sein du Bassin aquitain. Soit on observe chez cette population une augmentation de la variabilité de forme qui préfigure l'individualisation de *D. aff. brevis* à partir de *D. gracilis*. Cette dernière hypothèse serait compatible avec les observations faites sur les populations de *D. aff. brevis* de Anwil et Sansan. Ainsi cette population de Sansan est rattachée à l'espèce *D. gracilis* en raison de la compatibilité des observations avec la diagnose originale de l'espèce, elle est nommée *D. aff. gracilis* pour illustrer la variabilité de forme au sein de l'espèce.

#### Caractères morphologiques communs

M1 sup. : Les cuspides sont d'aspect gracile. La bordure labiale présente un angle interne alors que la bordure linguale montre une forme arrondie. L'antérocone est court, très étroit et disposé du côté labial par rapport à l'axe de la dent. De fait, l'antérocone est toujours fortement différencié du protocone en vue occlusale. L'antérocone est soit simple, soit déporté labialement, il peut présenter dans de rares cas une tendance à la division. L'antérolophule est le plus souvent simple et droit, il présente très rarement un départ d'éperon labialement. La dent présente une forme caractéristique car la largeur distale (hypocone et métacone) est nettement inférieure à la largeur proximale (paracone et protocone). Les connexions aux paracone et métacone sont généralement simples rétroverses. Le mésolophe est généralement bien développé.

M2 sup. : Les cuspides sont d'aspect gracile et les sinus et mésosinus qui les séparent sont larges. Dans la partie proximale, les antérolophes sont bien développés, particulièrement l'antérolophe lingual qui peut, dans quelques cas, être en continuité avec le cingulum lingual qui ferme le sinus. Par contre, l'antérosinus labial est souvent étroit. Les connexions aux paracone et métacone sont principalement simples proverses, et montrent une tendance au dédoublement par l'apparition d'une deuxième connexion postérieure. Les connexions simples rétroverses sont rares. La forme de la dent montre souvent un pincement postérieur, avec une largeur distale (hypocone et métacone) inférieure à la largeur proximale (protocone et paracone). La partie distale présente également une forme très arrondie. Le mésolophe est généralement long.

M3 sup. : La dent est très courte avec un hypocone peu développé. L'antérolophe lingual est toujours fortement développé alors que le développement de l'antérolophe labial varie fortement. Dans la partie distale, la dent présente une morphologie simple, le mésolophe, le néo-mésolophe et le néo-métalophule étant rares.

m1 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile, et le sinus est particulièrement large. La dent est courte, avec un antérocone également très court, simple et de forme arrondie. L'ensemble de la dent présente une forme ovoïde. Le mésolophide est généralement peu développé ainsi que l'ectomésolophide qui est le plus souvent absent. Les connexions aux métaconide et entoconide sont généralement simples proverses.

m2 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile et les vallées sont larges, particulièrement le sinus. Le protosinus est bien développé en longueur alors que l'antérosinus lingual est souvent absent. Le mésolophide est généralement peu développé, de même la présence d'un ectomésolophide est rare. Dans la partie distale, certaines dents peuvent posséder une crête bordière, partant de la base du postérosinus lingual. Cette crête peu être interprétée comme la formation d'un postérosinus labial.

m3 inf. : La dent est courte avec un hypoconide très peu développé. Le protosinus est généralement très développé et peut dans certains cas rejoindre le cingulum labial qui ferme le sinus. Le mésolophide est généralement peu développé.

***Democricetodon mutilus* Fahlbusch 1964**

Localité type : Langenmoosen

Extension biochronologique : MN 4 à MN 6

Résumé de la diagnose originale : Fahlbusch, 1964 (traduit de l'allemand)C'est une forme proche de *D. affinis* mais plus petite et plus gracile.

Sur les molaires supérieures, le mésolophe de la M1 et de la M2 est étroit et souvent long. La double connexion au paracône est rare sur la M1 mais toujours présent sur la M2. La forme de la M3 peut être triangulaire ou ronde.

Sur les molaires inférieures, les vallées linguales de la m1 et de la m2 sont inclinées vers l'avant. Le mésolophide, est de longueur variable mais atteint assez souvent le bord de la dent. L'antéroconide de la m1 est généralement très court dessinant un triangle « coupé ». Le métaconide possède souvent un éperon dirigé vers l'avant. La m3 est fortement rétrécie sans entoconide.

**Population de référence**Langenmoosen *D. mutilus* (Pl. 1 fig. 20-32)1964 - *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus* – Fahlbusch, p. 37-41, fig. 20a-e, 23a-d, 24a, 25a-f, 27a-c  
? 1995 - *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Heissig, p.100, fig. 4c

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	6	18	1,68	2,10	1,96	0,110	5,612	15	1,19	1,40	1,30	0,060	4,615
M2	20	19	1,30	1,55	1,45	0,050	3,448	19	1,15	1,30	1,25	0,040	3,200
M3	3	4	1,01	1,15	1,08	0,010	0,925	4	1,04	1,22	1,13	0,040	3,539
m1	13	16	1,55	1,80	1,68	0,080	4,761	18	1,06	1,21	1,14	0,050	4,385
m2	13	14	1,40	1,60	1,50	0,070	4,666	13	1,32	1,52	1,26	0,050	3,968
m3	4	3	1,31	1,40	1,36			3	1,05	1,11	1,08		

Tab 6 - Mesures des dents de *D. aff. affinis* de Langenmoosen, d'après Heissig (1995). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antéroconide est long, nettement différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. On note toutefois une variabilité importante dans la largeur de l'antéroconide. L'ensemble des sinus qui séparent les cuspidés sont larges. L'antéroconide est généralement simple (4/6), mais certaines dents montrent une tendance à la division (2/6). Une crête antérieure bordière peut parfois être observée sur l'antéroconide (2/6), similaire à celles observables chez *D. affinis* de La Grive M et L7. L'antérolophule est toujours connecté droit, dans l'axe de la dent et ne possède pas d'éperon labial. Le mésolophe atteint toujours le bord de la dent (6/6). La connexion au paracône peut être simple rétroverse (1/6), simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (3/6) ou double (2/6). La connexion au métacône est le plus souvent simple rétroverse (5/6) et peut présenter un début de deuxième connexion antérieure (1/6). Dans la partie distale, le postérosinus et le postérolophe sont long et bien développés.

M2 sup. : Les antérolophes, antérosinus et le protosinus sont très développés ainsi que le postérolophe et le postérosinus. Dans sa partie distale, la dent est arrondie et sa largeur est très peu inférieure à la largeur proximale. Le mésolophe est long, il atteint souvent le bord labial de la dent (14/20), n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est généralement double (18/20), et on remarque que la connexion postérieure est parfois moins développée que la connexion antérieure. Pour l'une de ces doubles connexions les paralophules antérieurs et postérieurs fusionnent avant de se connecter au paracône. Quelques dents présentent une connexion simple proverse avec un début de deuxième connexion postérieure (2/20). La connexion au métacône montre une plus forte variabilité, elle peut être simple rétroverse (7/20), simple proverse (5/20), simple transverse (5/20), double (1/20) ou absente (2/20). Le cingulum labial est souvent très développé, pouvant former une crête partant de l'extrémité de l'hypocône.

M3 sup. : La dent est assez longue avec un hypocône, et donc une partie distale, bien développée. Les antérolophes, antérosinus et protosinus sont également bien développés. L'axioloche est toujours présent et continu, seule une dent possède un mésolophe partant de l'axioloche. Le métalophule est également toujours présent, toutefois, sur une dent, il n'atteint pas le bord labial. Une dent présente une discontinuité entre le protocône et l'hypocône.

---

m1 inf. : Les cuspides sont d'aspect fin, délimitant de larges antérosinusides, protosinusides, postérosinusides et sinusides. L'antéroconide est large et de forme arrondie. Il peut être simple (6/13) ou déporté du côté lingual (7/13). Il est connecté par un antérolophulide droit (8/13) ou orienté du côté lingual (5/13). Le mésolophide peut atteindre le bord lingual (1/13), être vestigial (1/13) mais n'est jamais absent. A l'opposé l'ectomésolophide est généralement absent (12/13), on peut toutefois observer une crête sous forme vestigiale (1/13). Les connexions au métaconide et à l'entoconide sont toujours simples proverses. Les cingulum linguaux et labiaux sont toujours présents mais généralement peu développés. Une dent présente un petit éperon partant de métaconide vers l'antéroconide. Une dent présente également une déconnexion du protocône d'avec l'antéroconide.

m2 inf. : L'antérolophide labial et le protosinuside sont très développés. Les dents les moins usées permettent d'observer que l'antérolophide et l'antérosinuside linguaux sont également assez bien développés. Les cuspides sont d'aspect fin, le protoconide et l'hypoconide délimitent un sinuside large. Le mésolophide est long souvent rapproché du métaconide, jamais de longueur maximale, jamais vestigial ni absent. Du côté labial, la crête sur l'hypoconide est généralement absente (11/13), on peut toutefois l'observer sous forme vestigiale (2/13). Dans ce cas, la crête est très peu développée et se limite à un repli de l'émail dans le fond du sinuside. Les connexions au métaconide et à l'entoconide sont toujours simples proverses.

m3 inf.

La dent est longue avec un hypoconide très développé. Le sinuside est développé tant en largeur qu'en longueur, laissant la place pour un entoconide court du côté lingual. De ce même côté lingual, le mésolophide est toujours absent (4/4) et le cingulum peu se former en style (1/4). Du côté labial, l'antérolophide et le cingulum qui ferment le sinuside sont tous deux bien développés.

Discussion : Cette population de dents, issues de Langenmoosen, constitue la population type de *D. mutilus*. L'étude détaillée de cette population permet de reconnaître un certain nombre de dents qui correspond parfaitement à la diagnose de l'espèce, cependant elle permet également de mettre en évidence une variabilité morphologique importante en comparaison des observations réalisées par Fahlbusch (1964) et Heissig (1995). Ainsi certains des caractères morphologiques observés divergent de la diagnose et semblent plus proches de *D. affinis*. Parmi ces caractères, l'antéroconide de la M1 présente est parfois large alors que *D. mutilus* se caractérise par un antéroconide étroit. En outre, il présente une tendance nette à la division et il peut posséder une crête bordière similaire à celle observée chez *D. affinis*. On note également que la variabilité de la largeur de l'antéroconide est forte, avec des morphotypes proches de *D. mutilus* et d'autres proches de *D. affinis*. Sur la M2, les connexions au paracône sont toutes rétroverses alors qu'elles peuvent être proverses chez les autres populations de *D. mutilus*. Sur les molaires inférieures, moins de caractères permettent de différencier ce taxon de *D. mutilus*, toutefois on observe un allongement plus important de l'antéroconide des m1, et sur les m3 un hypoconide plus développé et une largeur distale plus marquée que chez les autres populations de *D. mutilus*.

Contrairement aux autres populations la variabilité observable sur la forme de la dent (contour) est également forte. Cependant, les variabilités morphologique et biométrique ne sont pas anormales en comparaison de *Oryzomys flavescens*. Ainsi cette population de Langenmoosen semble homogène, et la variabilité de forme peut être interprétée comme un glissement morphologique qui indique une individualisation récente à partir de l'espèce *D. mutilus*.

Si la diagnose donnée par Fahlbusch (1964) reste valable, et correspond à la morphologie observée dans les autres population de *D. mutilus*, cette variabilité peut être interprété comme le signe d'un début de différenciation entre *D. mutilus* et *D. affinis*, confirmant ainsi l'affinité des deux espèces comme suggéré par Heissig (1995). L'âge de Langenmoosen (début MN5 d'après Heissig, 1997) permet également d'envisager une apparition plus ancienne de *D. affinis*.

**Population rattachée à l'espèce *D. mutilus***Puttenhausen *D. mutilus* (Pl. 4 fig. 13-26)1982 – *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Wu, p. 45-48, fig. 4-5

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	39	37	1,72	2,11	1,86			36	1,13	1,36	1,23		
M2	32	34	1,29	1,50	1,39			33	1,13	1,37	1,23		
M3	29	27	0,97	1,20	1,08			27	0,99	1,18	1,07		
m1	39	39	1,45	1,80	1,58			39	1,01	1,20	1,09		
m2	49	49	1,32	1,57	1,47			48	1,01	1,31	1,18		
m3	37	35	1,21	1,41	1,32			34	0,98	1,14	1,07		

Tab. 29 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Puttenhausen, d'après Wu (1982). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est étroit, assez long et toujours bien différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. Il peut être simple (17/39), déporté labialement (13/39) ou présenter un début de division (9/39). L'antérosinus et le protosinus sont particulièrement larges, laissant la place pour un long antérolophule. Ce dernier est généralement droit (25/39), mais peut aussi être orienté labialement (6/39) ou lingualemment (5/39). La crête sur l'antérolophule est très peu développée, elle est généralement absente (32/39), peut être vestigiale (3/39) mais n'atteint jamais le bord labial. Le mésolophe est bien développé, il peut atteindre le bord labial (5/39), être vestigial (2/39) mais jamais absent. A l'opposé, le cingulum lingual est toujours fortement développé et ferme un sinus assez étroit. La connexion au paracône peut être simple rétroverse (11/39), simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (9/39) ou double (19/39). Dans ce dernier cas, la connexion antérieure est toujours nettement moins développée que la postérieure. Pour le métacône, la connexion varie beaucoup moins, elle est généralement simple rétroverse (37/39), très rarement simple proverse (1/39) ou absente (1/39). Dans la partie distale, le postérolophe est bien développé en longueur. Quelques dents présentent une largeur distale (métacône et hypocône) nettement plus faible que la largeur proximale (paracône et protocône).

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, ainsi que l'antérosinus labial. Par contre le protosinus varie de large à étroit. Toujours du côté lingual, le sinus est assez étroit et fermé par un cingulum particulièrement bien développé. Le mésolophe est de taille moyenne, il peut atteindre le bord labial (5/32), être vestigial (1/32) mais n'est jamais absent. La connexion au paracône est le plus souvent double (28/32), mais elle peut être simple proverse (1/32), simple proverse avec un début de deuxième connexion postérieure (1/32) ou simple rétroverse (2/32). La connexion au métacône varie également fortement, elle peut être simple rétroverse (10/32), simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (2/32), simple proverse (10/32), simple transverse (8/32) ou absente (2/32). Elle n'est jamais double.

M3 sup. : La dent est courte avec un hypocône assez peu développé. L'axiolophe est présent dans la majorité des cas, cependant il peut être absent (1/29) ou même discontinu (8/29). Seule une dent ne possède pas de métalophule. Lorsqu'il est présent, le métalophule atteint généralement le bord labial de la dent (21/29). Une dent montre un métalophule qui se divise en un néo-mésolophe et une néo-métalophule. Le mésolophe est très variable, il peut atteindre le bord labial (4/29), être vestigial (3/29) ou absent (16/29). La présence d'un néo-mésolophe (1/29) ou d'un néo-métalophule (2/29) est assez rare. Une dent montre un néo-entolophe, plus proximal, partant du protocône pour rejoindre l'axiolophe en son milieu.

m1 inf. : L'antéroconide est de forme arrondie à sub-triangulaire, sa longueur généralement courte peut néanmoins varier. Il peut être simple (11/39), le plus souvent déporté du côté lingual (26/39) et aussi avec un début de division (1/39). L'antérolophulide qui le relie au protoconide est le plus souvent orienté lingualemment (22/39), il peut aussi être droit (13/39) ou absent (2/39). Du côté lingual, le mésolophide est de taille moyenne, il peut toucher le bord de la dent (4/39), être vestigial (2/39) mais jamais absent. A l'opposé, l'ectomésolophide est le plus souvent absent (32/39) mais il peut être vestigial (3/39) et même atteindre le bord labial (3/39). Les connexions au métaconide et entoconide sont généralement simples proverses, toutefois il peut arriver que la connexion au métaconide soit absente (1/39). Dans la partie distale, le postérolophide est bien développé, fin et long. De plus, pour certaines dents, la partie distale de la dent est nettement plus large que la partie proximale.

m2 inf. : Les cuspidés sont d'aspect gracile, entourant en particulier un sinuside large. Le protosinuside est également large, délimité par un antérolophide labial bien développé. Du côté lingual, le mésolophide est assez court, il peut néanmoins être aussi bien absent (4/49), que vestigial (8/29) ou même atteignant le bord (1/29). Du côté labial, l'ectomésolophide est très peu développé, il est presque toujours absent (46/49), peut être vestigial

(1/49) mais jamais de longueur maximale. A l'extrémité du sinuside, le développement du cingulum varie beaucoup, il peut être très peu développé ou former une large crête bordière partant de l'extrémité du protoconide pour fermer le sinuside.

m3 inf. : La dent est assez longue avec un hypocône bien développé. Le sinuside est long et étroit s'opposant à un entoconide court et large, parfois même réduit au minimum. L'antérolophide labial et le protosinuside sont très bien développés. Deux dents présentent un début de deuxième connexion postérieure partant du métaconide. Une dent possède un éperon partant distalement, en direction du entoconide à partir du métaconide.

Discussion : La description réalisée ici est conforme à celle de Wu (1982), l'étude morphologique de cette population la rattache à l'espèce *D. mutilus*. Parmi les points caractéristiques à retenir, la forme des premières molaires et des troisièmes molaires semble très peu variable. A l'inverse, certains caractères morphologiques sont soumis à une forte variabilité. Les antérocones et antéroconides peuvent présenter un début de division bien qu'ils soient le plus souvent simples ou déportés. L'hypoconide de la m3 peut être assez bien développé alors qu'il ne l'est jamais chez *D. gracilis* et toujours fortement développé et allongé chez *D. affinis*. La double connexion au paracône sur les M2 montre une tendance proverse qui s'exprime par un paralophule antérieur souvent plus développé, et parfois même une absence du paralophule postérieur. On notera que cette absence du paralophule postérieur est un cas rarement décrit sur les molaires supérieures de *Democricetodon*.

Bellenberg 1 *D. cf. mutilus* (Pl. 4 fig. 35-42)

1991 - *Democricetodon gracilis* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 7

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	8	7	1,47	1,64	1,56	0,068	4,358	7	0,95	1,08	1,01	0,047	4,653
M2	10	5	1,16	1,26	1,21	0,035	2,892	5	1,00	1,05	1,03	0,018	1,747
M3	4	8	0,81	0,96	0,88	0,050	5,681	8	0,84	0,95	0,90	0,032	3,555
m1	7	7	1,26	1,47	1,36	0,084	6,176	7	0,89	1,00	0,95	0,041	4,315
m2	4	3	1,26	1,31	1,29	0,026	2,015	3	1,04	1,17	1,10	0,065	5,909
m3	9	8	0,96	1,26	1,11	0,098	8,828	8	0,84	0,98	0,89	0,068	7,640

Tab. 30 – Mesures des dents de *D. cf. mutilus* de Bellenberg 1, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antéroconide est long, étroit, et très nettement différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. Il peut être simple (5/8) ou déporté labialement (3/8), connecté par un antérolophule toujours droit. L'éperon sur l'antérolophule est le plus souvent absent (7/8), il peut toutefois être vestigial (1/8). Le mésolophe est long, il peut atteindre le bord labial (4/8), n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est le plus souvent simple rétroverse (6/8), elle peut être simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (1/8) ou simple transverse (1/8). La connexion au métacône est également le plus souvent simple rétroverse (7/8) et peut être simple transverse (1/8).

M2 sup. : Les cuspides sont d'aspect gracile, encadrant de larges vallées. Dans la partie proximale de la dent, les antérolophes sont bien développés. Le mésolophe est long, il atteint le plus souvent le bord labial de la dent (6/10), n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est le plus souvent double (8/10), elle peut être simple proverse avec un début de deuxième connexion postérieure (1/10) ou simple transverse (1/10). La connexion au métacône est le plus souvent simple proverse (6/10), elle peut également être simple rétroverse (2/10) ou transverse (2/10), et jamais double.

M3 sup. : La dent est courte et très arrondie dans sa partie distale, avec un hypocône peu développé. Les antérolophes, antérosinus et protosinus sont toujours bien développés. L'axiolophe est toujours présent, le métalophule atteint toujours le bord labial. Le mésolophe est long, il atteint le bord labial (1/4) et n'est jamais vestigial ni absent. Aucune dent ne possède de néo-mésolophe ou de néo-métalophule.

m1 inf. : L'ensemble des cuspides est d'aspect gracile, délimitant de larges vallées, particulièrement le sinuside. L'antéroconide est très court, de forme arrondie. Il peut être simple (2/7), déporté lingualemment (3/7), avec un début de division (1/7) ou, nettement divisé (1/7). L'antérolophule est toujours droit. Le mésolophide est de taille

moyenne, il peut être vestigial (1/7), jamais absent ni atteignant le bord. Du côté labial, l'ectomésolophide est le plus souvent absent (6/7), il peut toutefois être visible, atteignant le bord mais très peu développé en hauteur (1/7). Les connexions aux métaconide et entoconide sont généralement simples proverses (6/7), toutefois on peut observer une absence de connexion au métaconide (1/7) et à l'entoconide (1/7).

m2 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile, et le sinuside est particulièrement large. Dans la partie mésiale de la dent, l'antérolophide labial ainsi que le protosinuside sont toujours bien développés. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Dans la partie distale, une dent possède une crête partant de la base du postérolophide en direction du bord labial. Cette crête peut être interprétée comme un postérolophide labial.

m3 inf. : La dent est assez courte, bien que l'hypoconide soit relativement bien développé. La partie distale n'est pas beaucoup moins large que la partie mésiale. Le sinuside est large mais peu long laissant la place pour un entoconide long et assez fin. Dans la partie mésiale, l'antérolophide labial est long, fin et très rapproché du protoconide délimitant ainsi un protosinuside étroit. Le mésolophide est toujours absent (9/9).

Discussion : Contrairement à Boon (1991), mes observations morphologiques sur cette population correspondent à des cas rares chez *D. gracilis*, particulièrement parmi les plus petites formes : la présence d'un antéroconide fortement divisé (que l'on ne retrouve qu'à Puttenhausen), l'absence de connexion au métaconide sur certaines m1 et la présence d'un ectomésolophide long sur un m1, et également un hypoconide bien développé sur la m3. De plus la forme même de l'antérocône sur la M1 est allongée contrairement à ce qui est généralement observable chez *D. gracilis*. En conséquence l'ensemble des dents est rattaché à l'espèce *D. mutilus*. Le peu de dents observées m'amène à proposer la détermination *D. cf. mutilus*.

On note toutefois que les caractères morphologiques qui permettent de discriminer *D. gracilis* de *D. mutilus* sont peu nombreux et parfois difficiles à observer. Ainsi, lorsque seule une des deux espèces est présente dans une localité la détermination peut être difficile, en particulier la distinction entre un *D. gracilis* de grande taille et un *D. mutilus* de petite taille.

Bellenberg 2 *D. cf. mutilus* (Pl. 4 fig. 29-34)

1991 - *Democricetodon gracilis* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 3

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	4	4	1,54	1,65	1,57	0,057	3,630	4	1,02	1,19	1,08	0,075	6,944
M2	8	2	1,25	1,26	1,26	0,007	0,555	2	0,99	1,00	1,00	0,007	0,700
M3	2	1			0,89			1			0,90		
m1	7	5	1,26	1,51	1,43	0,099	6,923	5	0,94	1,09	1,01	0,067	6,633
m2	7	5	1,19	1,28	1,23	0,040	3,252	5	0,90	1,00	0,98	0,044	4,489
m3	3	3	1,01	1,11	1,07	0,055	5,140	3	0,86	0,95	0,90	0,047	5,222

Tab. 31 – Mesures des dents de *D. cf. mutilus* de Bellenberg 2, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'ensemble des cuspides a un aspect gracile entourant un sinus large. L'antérocône est nettement individualisé du protocône, et présente une longueur variable, souvent plus long que *D. gracilis*. Il est généralement simple (3/4) mais peut également présenter un début de division (1/4). L'antérolophule est droit (4/4). Le mésolophe est long, il peut atteindre le bord labial (2/4) et n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est souvent double (3/4) ou simple rétroverse (1/4). La connexion au métacône quant à elle est toujours simple rétroverse (4/4).

M2 sup. : Les cuspides sont d'aspect gracile délimitant un large sinus. Ce dernier est fermé sur le bord lingual par un cingulum fort qui part de l'extrémité de l'hypocône. Dans la partie mésiale, les antérolophes, antérosinus et protosinus sont également bien développés. La connexion au paracône peut être double (6/8), simple proverse (1/8) ou simple proverse avec un début de deuxième connexion postérieure (1/8). La connexion au métacône, quant à elle, peut être simple rétroverse (3/8), simple proverse (4/8) ou transverse (1/8). Le mésolophe est long, il peut atteindre le bord labial de la dent (3/8), n'est jamais vestigial ni absent.

M3 sup. : La dent est courte avec un hypocône peu développé et une partie distale arrondie. L'axioloche est présent sur les deux dents, mais peut être discontinu (1/2). Le métalophule est absent dans un cas, courbe et connecté distalement dans l'autre cas. Le mésolophe est absent sur les deux dents.

m1 inf. : Les cuspidés sont très fines, d'aspect gracile, et laissent la place pour un large sinuside. La dent est courte, avec dans sa partie mésiale, un antéroconide court et arrondi. Cet antéroconide peut être simple (2/7) ou déporté du côté lingual (5/7). L'antérolophulide peut être droit (5/7) ou orienté lingualemment (2/7). Le mésolophide est de taille moyenne, il peut atteindre le bord lingual (1/7) et n'est jamais vestigial ni absent. De l'autre côté, l'ectomésolophide est toujours absent (7/7). Les connexions aux métaconide et entoconide sont généralement simples proverses (6/7), on peut toutefois observer une connexion au métaconide absente (1/7) et une connexion à l'entoconide absente (1/7).

m2 inf. : Les cuspidés sont d'aspect gracile et le sinuside est large. Dans la partie mésiale, l'antérolophide labial est très développé mais très rapproché du protoconide délimitant ainsi un protosinuside étroit. Le mésolophide est de longueur moyenne, parfois vestigial (1/7), jamais de longueur maximale ni absent. A l'opposé, l'ectomésolophide est toujours absent (7/7). Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Dans la partie distale, le postérolophide est particulièrement large.

m3 inf. : La dent est courte, avec un sinuside étroit et peu long qui laisse la place du côté lingual pour un entoconide long et fin. L'antérolophide labial est long et très rapproché du protoconide. Le mésolophide peut être absent (2/3) mais jamais vestigial ni atteignant le bord lingual. Le mésolophide observé présente un coude et s'oriente du côté distal.

Discussion : La similitude des dents avec *D. cf. mutilus* de Bellenberg 1 permet de proposer la même détermination. Parmi les caractères morphologiques qui diffèrent de *D. gracilis*, la forme de l'antérocône et la forme des troisièmes molaires tout comme dans le gisement de Bellenberg 1.

#### Châteauredon *D. mutilus*

1986 – *Democricetodon* aff. *mutilus* Fahlbusch – Lalaï, p. 126, Pl. 2, fig. 2-12

1999 – *Democricetodon* aff. *mutilus* Fahlbusch – Aguilar *et al.*, p.2

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	14	12	1,65	1,83	1,77	0,050	2,824	12	1,16	1,26	1,22	0,040	3,278
M2	16	20	1,27	1,48	1,38	0,060	4,347	20	1,07	1,31	1,22	0,060	4,918
M3	16	16	0,94	1,14	1,02	0,050	4,901	16	0,95	1,16	1,05	0,050	4,761
m1	14	14	1,45	1,64	1,55	0,060	3,870	14	1,03	1,18	1,08	0,050	4,629
m2	15	11	1,30	1,45	1,38	0,050	3,623	11	1,12	1,26	1,18	0,040	3,389
m3	14	14	1,14	1,37	1,24	0,060	4,838	14	0,90	1,11	1,02	0,050	4,901

Tab. 32 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Châteauredon, d'après Lalaï (1986). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocône est nettement individualisé du reste de la dent et positionné labialement par rapport à l'axe de la dent. L'antérocône est toujours simple avec une connexion linguale de l'antérolophule. La bordure labiale forme un angle interne. Le paracône peut présenter une double connexion (3/14), mais aucune dent ne présente une double connexion incomplète. Le mésolophe est toujours présent, et sa taille varie peu. Il peut toucher le bord de la dent (1/14) et n'est jamais sous forme vestigiale ni absent. Labialement, le cingulum est fortement développé. Par contre, dans la partie distale de la dent, le postérolophe est très peu développé.

M2 sup. : L'antérosinus labial et le protosinus sont larges. Le paracône présente souvent une double connexion avec l'apparition d'une crête antérieurement. Cette double connexion peut être complète (9/16) ou partielle antérieurement (3/16). La connexion peut également être simple proverse (2/16). Le mésolophe est toujours présent, long, et peut atteindre le bord labial de la dent (6/16). Il n'est jamais sous forme vestigiale. Du côté lingual, le sinus est fermé par un cingulum très développé.

M3 sup. : Le métalophule est long et atteint généralement le bord labial (14/16). L'axioloche qui relie le paracône à la partie distale de la dent est rarement présent (4/16), dont quelques cas où il est incomplet (2/4). Sur deux dents, on observe l'apparition d'un mésolophe partant du protocône en l'absence d'axioloche (2/16).

m1 inf. : L'antéroconide est toujours simple et très court, avec un antérolophide plus développé du côté labial. Les vallées labiales sont inclinées par rapport à l'axe de la dent. Deux dents présentent un ectomésolophide, dont un atteint la bordure labiale du sinuside. Du côté lingual, le mésolophide est toujours présent et assez long, il peut atteindre le bord lingual de la dent (1/14), mais n'est jamais sous forme vestigiale.

m2 inf. : Méسياlement, un antérolophulide lingual très peu développé peut apparaître antérieurement au métaconide (5/15). Par contre, du côté labial, et contrairement aux premières molaires, aucun ectomésolophide n'est observé. Comme sur les premières molaires, les vallées labiales sont inclinées vers l'avant de la dent dans la partie axiale. Du côté lingual, le mésolophide est court, il atteint rarement le bord de la dent (1/15) mais n'est jamais absent ni vestigial.

m3 inf. : L'hypoconide est assez bien développé, sauf dans le cas d'une dent particulièrement courte. Antérieurement au métaconide, l'antérolophide lingual est généralement présent (11/14). Il est court, et vient rapidement au contact du métaconide. Le mésolophide est généralement absent (12/14). On observe toutefois un cas où il apparaît sous forme vestigiale (1/14) et un cas où il est nettement développé sans atteindre le bord de la dent (1/14). Dans la majorité des cas, un entoconide joint l'ectolophide et le bord lingual de la dent (11/14). Trois dents présentent un ectolophide en forme de pointe qui vient toucher le bord lingual de la dent sans la présence d'un entoconide nettement formé. Il est probable que le entoconide résulte du développement de cette pointe de l'ectolophide.

Discussion : La description réalisée au cours de cette étude est conforme aux observations faites par Lalaï (1986). De la même manière elle permet de constater que la variabilité du contour et de la morphologie sont faibles. La forme des dents, particulièrement la partie mésiale des premières molaires et l'allongement des troisièmes molaires est caractéristique de *D. mutilus*.

Si on considère la variabilité morphologique d'une espèce à partir des observations faites sur *Oryzomys flavescens*, on constate que ce *Democricetodon* de Châteauredon ne se différencie pas nettement de la population de Puttenhausen (utilisée comme référence dans la présente étude). La seule différence significative réside donc dans la taille, plus petite à Châteauredon. En conséquence, la population est rattachée à *D. mutilus*.

#### Edelstetten *D. mutilus* (Pl. 4 fig. 27-28)

1991 – *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 14

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	0	2	1,74	1,98	1,86	0,169	9,086	2	1,19	1,31	1,25	0,084	6,720
M2	1	2	1,45	1,51	1,48	0,042	2,837	2	1,33	1,35	1,34	0,014	1,044
m1	4	5	1,44	1,76	1,59	0,132	8,301	5	1,06	1,18	1,12	0,063	5,625
m2	0	4	1,25	1,32	1,28	0,029	2,265	4	1,04	1,10	1,07	0,024	2,242

Tab. 33 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Edelstetten, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M2 sup. : Les antérolophes, antérosinus et protosinus sont bien développés. La connexion au paracône est double et celle du métacone est simple proverse. Le mésolophe atteint le bord labial.

m1 inf. : Les cuspides sont très fines, délimitant ainsi un large sinuside ainsi qu'un large postérosinuside. L'antéroconide est court, arrondi, et toujours déporté du côté lingual. L'antérolophulide peut être droit (1/4) ou orienté lingualemment (3/4). Le mésolophide est de taille moyenne, jamais absent, ni vestigial, ni de longueur maximale. A l'opposé, du côté labial, l'ectomésolophide est le plus souvent absent (3/4), jamais vestigial ni atteignant le bord. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses.

Discussion : L'ensemble du matériel étudié par Boon (1991) n'a pas pu être observé, toutefois, sur la faible quantité de matériel observé, la morphologie des m1 semble confirmer la détermination de *D. mutilus*. Pour le reste, les figurations des descriptions données par Boon (1991) correspondent également à l'espèce *D. Mutilus*. L'effectif de dents observées ne permet pas d'estimer la variabilité morphologique.

Sandelzhausen *D. mutilus* (Pl. 5 fig. 19-29)

1964 - *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus*– Fahlbusch, p 37-42, fig. 20f-g, 23e-f, 24g

1995 - *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Heissig, p. 96, fig. 3p

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	8	5	1,82	1,95	1,91	0,055	2,879	5	1,18	1,34	1,27	0,060	4,724
M2	7	5	1,40	1,56	1,49	0,064	4,295	5	1,26	1,34	1,30	0,033	2,538
M3	5	5	1,02	1,15	1,08	0,049	4,537	5	1,10	1,29	1,16	0,076	6,551
m1	4	9	1,55	1,75	1,67	0,071	4,251	9	1,05	1,20	1,11	0,053	4,774
m2	7	6	1,49	1,53	1,51	0,015	0,993	6	1,20	1,28	1,24	0,030	2,419
m3	7	6	1,32	1,39	1,35	0,026	1,925	6	1,00	1,12	1,07	0,044	4,112

Tab. 34 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Sandelzhausen, d'après Fahlbusch (1964). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. (1 dent est cassée dans sa partie proximale, 1 autre dans sa partie distale) : L'antérocone est très long, et étroit, nettement individualisé du protocône. Plusieurs dents montrent une partie distale (métacône et hypocône) nettement moins large que la partie proximale de la dent. L'antérocone est généralement simple (5/7) mais peut être déporté du côté labial (2/7). L'antérolophule est droit, il ne possède généralement pas d'éperon partant labialement (6/7), toutefois on peut observer une vestigiale (1/7). Le mésolophe peut atteindre le bord labial de la dent (1/8), n'est jamais absent ni vestigial. La connexion au paracône est souvent simple rétroverse (6/8), peut présenter un début de deuxième connexion postérieure (1/8) ou être double (1/8).

M2 sup. (2 dents sont cassées dans leur partie proximale) : Les antérolophes sont bien développés et fins, mais le protosinus est généralement étroit. Le mésolophe est de taille moyenne, jamais de longueur maximale, jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est souvent double (4/5) ou simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (1/5). La connexion au métacône peut être simple avec un début de deuxième connexion antérieure (3/7), double (1/7), simple proverse (2/7) ou transverse (1/7). Le postérolophule et le postérosinus sont bien développés.

M3 sup. : La dent est courte, avec un hypocône peu développé. L'axiolophe est toujours présent ainsi que le métalophule qui atteint toujours le bord labial. Le mésolophe est peu développé, jamais de longueur maximale, parfois vestigial (2/5) ou absent (1/5). Une dent présente une déconnexion de l'hypocône et du protocône.

m1 inf. : Les cuspidés sont d'aspect gracile séparés par des larges vallées. L'antéroconide est de forme arrondie, assez courte, toutefois sa longueur présente une variation notable. Il peut être simple (2/4) ou déporté du côté lingual (2/4). L'antérolophulide est connecté droit (1/4) ou orienté lingualemment (3/4). Le mésolophide est long, il peut atteindre le bord de la dent (2/4) et n'est jamais absent ni vestigial. Les connexions aux métaconide et entoconide sont simples proverses. Dans la partie distale, le postérolophe et le postérosinus sont bien développés.

m2 inf. : Dans la partie proximale, l'antérolophide labial est bien développé délimitant un large protosinuside. Le mésolophide est de taille moyenne, il n'est jamais vestigial ni atteignant le bord de la dent, mais peut être absent (1/7). Du côté labial, la crête de l'hypoconide est toujours absente (7/7). Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Dans la partie distale, le postérolophide et postérosinuside sont également bien développés.

m3 inf. : L'hypocône est bien développé, mais étroit. Ainsi la dent est longue et notablement moins large dans sa partie distale. Le sinuside est long, s'opposant à un entoconide court et large. L'antérolophide labial et le protosinuside sont bien développés. Le mésolophide montre une forte variabilité, il peut atteindre le bord de la dent (1/7), être vestigial (1/7) ou absent (5/7). Quelques dents présentent un isolement de l'hypocône, sans connexion avec l'axiolophie (2/7).

Discussion : Cette population de *D. mutilus* de Sandelzhausen correspond parfaitement à la diagnose de l'espèce donnée par Fahlbusch (1964). La variabilité du contour et de la morphologie sont tous deux faibles.

Ebershausen *D. mutilus* (Pl. 5 fig. 8-18)1991 – *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Boon, p. 153, Pl. 5, fig. 11

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	11	11	1,65	2,06	1,84	0,135	7,336	11	1,15	1,38	1,25	0,066	5,280
M2	4	4	1,41	1,51	1,48	0,048	3,243	4	1,24	1,30	1,29	0,030	2,325
M3	1	4	1,12	1,20	1,17	0,035	2,991	4	1,14	1,24	1,22	0,053	4,344
m1	2	18	1,36	1,74	1,52	0,107	7,039	18	0,99	1,29	1,09	0,074	6,788
m2	4	8	1,49	1,68	1,57	0,077	4,904	8	1,21	1,49	1,31	0,098	7,480
m3	3	7	1,35	1,50	1,43	0,067	4,685	7	1,06	1,16	1,13	0,038	3,362

Tab. 35 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Ebershausen, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est étroit, de longueur légèrement variable mais toujours nettement individualisé du protocône. Il peut être simple (5/11), déporté labialement (3/11) ou présenter un début de division (3/11). L'antérosinus labial et le protosinus qui séparent le paracône et le protocône de l'antérocone sont particulièrement larges, laissant ainsi la place pour un antérolophule très long. Ce dernier présente une forte variabilité, il peut être droit (4/11), orienté labialement (2/11), lingualemment (4/11) ou même double (1/11). La connexion au paracône peut être simple rétroverse (4/11), avec un début de deuxième connexion antérieure (5/11) ou double (2/11), mais la connexion au métacône est toujours simple rétroverse. Le mésolophe est de taille moyenne, il n'atteint jamais le bord, n'est jamais vestigial ni absent. A l'opposé, du côté lingual, le sinus est large avec un fond en forme de V. Dans la partie distale de la dent, le postérolophe est généralement court et peu développé. De plus si l'on compare sur un lingual-labial la position relative de l'hypocône et du métacône, on note que sur certaines dent, le métacône est positionné de façon plus distale. Cette position distale de la cuspid est alors nettement visible sur le contour de la dent en vue occlusale.

M2 sup. : Dans la partie mésiale, les antérolophes, antérosinus et protosinus sont bien développés. Le mésolophe est de longueur moyenne, il n'atteint jamais le bord labial, il peut être vestigial (1/4) et n'est jamais absent. A l'opposé, le sinus est large. La connexion au paracône est toujours double (4/4), mais la connexion au métacône est plus variable, elle peut être simple rétroverse (1/4), simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (1/4), simple proverse (1/4) ou double (1/4).

M3 sup. : La dent est courte, de forme arrondie distalement avec un hypocône très peu développé. Par contre le métacône est bien formé en cuspid. Le mésolophe est absent et le métalophule atteint le bord labial avec un départ de néo-mésolophe.

m1 inf. : L'antéroconide est fin et assez long. Il peut être simple (1/2) ou déporté du côté lingual (1/2). L'antérolophulide peut être droit (1/2) ou orienté lingualemment (1/2). Le mésolophide est court, il n'atteint jamais le bord et n'est également jamais absent, en revanche il peut être vestigial (1/2). L'ectomésolophide quant à lui peut être absent (1/2) ou vestigial (1/2). Les connexions aux métaconide et entoconide sont simples proverses.

m2 inf. : Les cuspides ont un aspect gracile et délimitent un large espace pour le sinuside. Dans la partie mésiale, l'antérolophide labial et le protosinuside sont bien développés. Le mésolophide est court, il n'est jamais de longueur maximale, en revanche il peut être absent (1/4) ou vestigial (2/4). L'ectomésolophide est toujours absent. Dans la partie distale, le postérolophide est particulièrement large et on peut observer le départ d'un éperon labial pouvant correspondre à une ébauche de postérolophide labial.

m3 inf. : La dent est longue avec un hypoconide bien développé. Dans la partie proximale de la dent, l'antérolophide labial est bien développé mais son écartement du protoconide est variable, et le protosinuside est parfois peu développé. Dans la partie centrale, le sinuside est peu développé et court laissant la place pour un entoconide long du côté lingual. Le mésolophe est toujours absent.

Discussion : Le nombre de m1 et m3 observées est très faible par rapport au nombre initialement étudié par Boon (1991). La forme des deux m1 observées ne correspond pas parfaitement à *D. mutilus*, concernant la forme de l'antéroconide, de même l'allongement des m3 semble supérieur à ce que l'on pourrait attendre, toutefois le reste des dents ne montre pas de différences notables par rapport à la population type. Le rattachement de cette population à *D. mutilus* est donc maintenu, mais plus de matériel serait nécessaire afin de prendre en compte la variabilité.

Vermes 1 *D. mutilus* (Pl. 4 fig. 6-12)

1981 – *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Engesser, p. 925-927, fig. 17b, 19a

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	5	6	1,82	2,08	1,96			6	1,24	1,36	1,29		
M2	12	8	1,40	1,54	1,49			8	1,16	1,36	1,28		
M3	9	6	1,02	1,22	1,11			6	1,10	1,22	1,18		
m1	10	6	1,56	1,72	1,62			6	1,08	1,24	1,13		
m2	8	4	1,56	1,62	1,59			4	1,30	1,34	1,32		
m3	3	2	1,36	1,42	1,39			2	1,14	1,20	1,17		

Tab. 36 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Vermes 1, d'après Engesser et al. (1981). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est long, étroit et nettement individualisé du protocône. Seules deux dents possèdent un antérocone nettement positionné du côté labial par rapport à l'axe de la dent. L'antérosinus labial est très large et l'ensemble des cingulums est fin mais fortement développé. L'antérocone est généralement simple mais peut présenter une tendance à la division (1/5). Les dents montrent une tendance à la formation d'un éperon sur l'antérolophule : n'atteignant jamais le bord de la dent, mais pouvant être vestigial (3/5) ; il est absent sur deux dents. Les connexions au paracône et au métacône sont toujours simples rétroverses. Le mésolophe est généralement déporté distalement ce qui l'amène souvent au contact du métacône. Il est de taille moyenne, il ne touche jamais le bord de la dent, n'est jamais vestigial et n'est jamais absent.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés, écartés du paracône et du protocône délimitant de larges antérosinus labial et protosinus. Comme sur les premières molaires, le mésolophe est déporté du côté distal, au contact du métacône. Sa longueur varie de vestigial (2/12) à touchant le bord labial (3/12), il n'est jamais absent. La connexion au paracône est généralement double (9/12), elle peut être simple avec un paralophule antérieur incomplet (1/12), simple transverse (1/12) ou simple rétroverse (1/12). La connexion au métacône ne montre aucune tendance à un dédoublement, elle est généralement simple rétroverse (10/12), peut être absente (1/12) ou simple proverse (1/12).

M3 sup. : L'axioloche peut être absent (2/9) ou discontinu (1/9) entre le paracône et le métalophule. Le métalophule est toujours présent et atteint le plus souvent le bord de la dent (8/9). Deux dents présentent un néo-mésolophe court partant du métalophule. Seule une dent possède un mésolophe partant de l'axioloche.

m1 inf. : L'antéroconide est court et simple, avec un antérolophulide droit, aligné dans l'axe de la dent. Deux dents présentent un ectomésolophide peu développé, qui se caractérise par un repli du fond du sinuside. Ces deux crêtes n'atteignent pas le bord labial de la dent. Le mésolophide est déporté du côté proximal, il touche généralement le métaconide. On peut l'observer atteignant le bord lingual de la dent (2/5), mais il n'est jamais vestigial ni absent. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses.

m2 inf. : L'antéroconide labial est très large et écarté du protoconide, il ressort nettement dans le contour de la dent en vue occlusale. De ce fait la dent est plus longue dans sa partie labiale. Le postérolophide est également fortement développé et délimite un large postérosinuside. Le mésolophide est de longueur moyenne, jamais absent, jamais vestigial et n'atteignant jamais le bord labial de la dent. Du côté labial, aucun ectomésolophide n'est observable.

m3 inf. : Le faible effectif ne permet pas d'avoir une bonne appréciation de la variabilité morphologique, qui semble faible dans ce cas. L'hypoconide est bien développé par rapport au protoconide. Le entoconide est court et large. Aucun mésolophide n'est observable.

Discussion : La description réalisée ici correspond à celle de Engesser (1981). Elle confirme entre autre la forme et la morphologie caractéristiques des premières molaires utilisées par Engesser pour appuyer sa détermination. En outre cette étude confirme que la variabilité morphologique et biométrique est normale en comparaison de *Oryzomys flavescens*.

Mohrenhausen *D. mutilus* (Pl. 5 fig. 1-7)1991 – *Democricetodon mutilus* Fahlbusch – Boon, p. 72, tab. 10b (non illustré)

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	9	9	1,79	2,03	1,92	0,083	4,322	9	1,17	1,38	1,29	0,074	5,736
M2	4	5	1,30	1,64	1,45	0,126	8,689	5	1,10	1,50	1,30	0,124	9,538
M3	0	4	1,06	1,19	1,13	0,056	4,955	4	1,09	1,25	1,17	0,071	6,068
m1	9	9	1,50	1,93	1,66	0,153	9,216	9	1,06	1,19	1,12	0,049	4,375
m2	3	4	1,39	1,55	1,44	0,073	5,069	4	1,19	1,37	1,27	0,083	6,535
m3	1	3	1,31	1,45	1,37	0,072	5,255	3	1,12	1,20	1,16	0,040	3,448

Tab. 37 – Mesures des dents de *D. mutilus* de Mohrenhausen, d'après Boon (1991). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est toujours étroit, nettement différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. Il peut être simple (5/9), déporté labialement (3/9) ou présenter un début de division (1/9). Sa longueur est généralement faible, mais peu varier fortement d'une dent à une autre. En arrière de l'antérocone l'antérosinus labial et le protosinus sont très larges laissant la place pour un long antérolophule. L'éperon sur l'antérolophule est généralement absent (6/9), mais il peut être vestigial (2/9). Il n'atteint par contre jamais le bord labial de la dent. Le mésolophe est bien développé, sans jamais toucher le bord labial, il n'est jamais absent et rarement sous forme vestigiale (1/9) et ne touchant jamais le bord labial. Du côté lingual, le cingulum qui ferme le sinus est toujours très fortement développé. La connexion au paracône peut être simple rétroverse (4/9), avec un début de deuxième connexion antérieure (1/9) ou double (4/9). La connexion au métacône peut être simple rétroverse (7/9), avec un début de deuxième connexion antérieure (2/9), elle n'est jamais double. Deux dents montrent une partie distale (métacône et hypocône) nettement moins large que la partie proximale.

M2 sup. : L'antérolophe lingual est particulièrement bien développé, délimitant un protosinus variable, qui peut être aussi bien large qu'étroit. Le protosinus est particulièrement long et rejoint presque le cingulum lingual au niveau du protocône. Le cingulum labial est lui-même toujours bien développé et ferme un sinus étroit. Du côté labial, le mésolophe peut être absent (1/4), de longueur maximale (1/4) mais pas vestigial. La connexion au paracône est toujours double (4/4), alors que la connexion au métacône peut être simple rétroverse (2/4) ou simple transverse (2/4).

m1 inf. : Les cuspidés sont d'aspect gracile, encadrant de larges vallées. L'antéroconide est de forme arrondie, parfois sub-triangulaire. Il peut être simple (2/9) déporté du côté lingual (6/9) ou avec un début de division (1/9). L'antérolophulide est généralement orienté lingualemment (7/9), mais il peut aussi être droit, dans l'axe de la dent (2/9). Le mésolophide est court, il peut être absent (1/9), vestigial (3/9) mais pas de longueur maximale. Du côté labial, l'ectomésolophide est généralement absent (8/9), seule une dent présente une crête atteignant le bord labial (1/9). Toutefois cette crête est très peu développée en hauteur, et se résume à un repli de l'émail dans le fond du sinuside, elle pourrait être considérée comme une crête sous forme vestigiale.

m2 inf. : De même que l'antérolophe lingual des dents homologues supérieures, on observe un antérolophide labial très développé, particulièrement en longueur, qui rejoint le cingulum labial au niveau du protoconide. De même le cingulum labial qui ferme le sinuside est toujours fortement développé. Aucun ectomésolophide n'est observable. A l'opposé, le mésolophide est peu développé, il peut être absent (1/3), il n'est jamais sous forme vestigial et n'est jamais suffisamment développé pour atteindre le bord. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses.

m3 inf. : L'antérolophide labial est très long et rejoint le cingulum qui ferme le sinuside. Ce dernier est étroit et court, laissant la place du côté lingual pour un entoconide assez long. A côté de ce entoconide, aucun mésolophide n'est visible.

Discussion : l'étude de cette population confirme les observations faites par Boon (1991). Elle permet néanmoins d'obtenir une meilleure image de la variabilité morphologique. Cette dernière reste normale en comparaison de *Oryzomys flavescens*.

Vieux-Collonges *D. aff. mutilus* (Pl. 3 fig. 39-44)

? 1958 - *Cricetodon* sp. groupe *Cr. brevis* ou *Cr. affinis* - Mein

?non 1964 - *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus* - Fahlbusch, p. 38,41, fig. 21a, 26a

1964 - *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus* - Fahlbusch, p. 38,41, fig. 21b-c, 26b-c

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	135	30	1,80	1,97	1,88	0,047	2,500	30	1,18	1,33	1,26	0,040	3,174
M2	75	30	1,27	1,54	1,44	0,062	4,305	30	1,19	1,41	1,27	0,049	3,858
M3	34	30	0,95	1,18	1,08	0,049	4,537	30	1,00	1,22	1,12	0,047	4,196
m1	90	30	1,50	1,75	1,63	0,061	3,742	30	0,99	1,22	1,08	0,055	5,092
m2	72	30	1,35	1,56	1,45	0,060	4,137	30	1,11	1,29	1,18	0,050	4,237
m3	58	30	1,25	1,40	1,31	0,041	3,129	30	0,98	1,21	1,08	0,054	5,000

Tab. 38 – Mesures des dents de *D. aff. mutilus* de Vieux-Collonges. Pour les abréviations se reporter au tableau I.

M1 sup. : La dent présente une forme caractéristique, avec un antérocone fin, étroit et nettement individualisé du protocône et une partie distale de la dent moins large que la partie proximale. Un large sinus avec un fond en V sépare le protocône de l'hypocône. L'antérocone est généralement simple (104/135) parfois déporté labialement (30/135) et peut présenter un début de division (1/135). L'antérolophule est généralement droit et aucun éperon porté par l'antérolophule n'est visible. La connexion au paracône est le plus souvent simple rétroverse (97/135), elle peut présenter un début de deuxième connexion antérieure (16/135) ou être double (22/135). La connexion au métacône est également majoritairement simple rétroverse (123/135), elle peut aussi être transverse (9/135) ou absente (3/135). Le mésolophe est de taille moyenne, il peut être absent (1/135), vestigial (3/135) ou atteindre le bord labial (2/135). Dans la partie distale de la dent, le postérolophe est bien développé mais proche du métacône, il délimite une postérosinus étroit.

M2 sup. : Les deux antérolophes sont bien développés, mais l'antérolophe lingual est très rapproché du protocône délimitant ainsi un protosinus lingual étroit. Du côté lingual le sinus présente un fond en V et est toujours fermé par un cingulum fortement développé. La connexion au paracône peut être simple proverse (2/75), simple proverse avec une deuxième connexion postérieure incomplète (7/75) ou, le plus souvent, double (66/75). Elle n'est jamais simple rétroverse. Dans le cas des doubles connexions on remarque que la connexion antérieure est généralement plus développée que la connexion postérieure. La connexion au métacône, quant à elle, présente une plus forte variabilité, elle peut être simple rétroverse (10/75), simple proverse (22/75), transverse (17/75), absente (4/75) ou double (22/75). Le mésolophe est de longueur moyenne, il peut atteindre le bord labial (6/75), mais il n'est jamais absent ni vestigial. Dans la partie distale de la dent, le postérolophe est toujours bien développé, aussi bien en longueur qu'en largeur.

M3 sup. : La dent est courte avec un hypocône très peu développé. L'axioloche est presque toujours présent (33/34) mais peut être discontinu (11/33). Dans la partie proximale de la dent, l'antérolophe lingual est généralement bien développé. Le métalophule est généralement long, atteignant le bord labial de la dent (21/34), il peut cependant ne pas atteindre le bord (10/34) ou même être absent (3/34). Aucune dent ne présente de métalophule se divisant en un néo-métalophule et un néo-mésolophe. Toutefois, quelques dents possèdent un néo-mésolophe partant de la partie basale de métalophule (4/34). Le mésolophe quant à lui est assez peu développé, il est le plus souvent absent (23/34), il peut aussi être vestigial (4/34) ou même toucher le bord labial (2/34).

m1 inf. : L'ensemble des cuspides est d'aspect gracile, avec du côté labial, un large sinuside présentant un fond en U. L'antéroconide est de forme arrondie à sub-triangulaire. Il est le plus souvent simple (86/90) mais peut dans certain cas être déporté du côté lingual (4/90). L'antérolophulide est généralement droit (81/90), il peut aussi être orienté du côté lingual (8/90) ou être double (1/90). Les connexions sont toutes simples proverses. Le mésolophide présente une forte variabilité, il peut être absent (2/90), vestigial (8/90) ou atteindre le bord lingual (4/90).

m2 inf. : L'antérolophide lingual est très peu développé. Le sinuside est large avec un fond en V. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toutes simples proverses. Le mésolophide est court, il peut être absent (15/72), vestigial (15/72) mais ne touche jamais le bord lingual. Dans la partie distale, le postérolophide est long et très écarté de l'entoconide laissant la place pour un large postérosinuside.

m3 inf. : La dent est assez longue, avec un hypoconide bien développé, mais la dent est très peu large dans sa partie distale. L'antérolophide lingual est le plus souvent absent, parfois présent et très peu développé. Du côté labial, il est bien développé et délimite un large antérosinuside. L'entoconide est court et fin, il laisse la place du

côté labial pour un sinuside large et long, avec un fond en V. Le mésolophe quant à lui est peu développé, il est généralement absent (55/58) et n'est jamais observé sous forme vestigiale ni atteignant le bord.

Discussion : L'effectif important de dents observées permet d'avoir une bonne idée de la variabilité morphologique. Il en résulte que cette population présente peu de différences par rapport à la population type. On remarque toutefois que le développement de l'hypoconide des m3 est souvent supérieur à ce qui est observable généralement chez les autres populations de *D. mutilus*. Néanmoins, l'hypoconide présente également une variation notable de son développement. En raison de cette variabilité de forme de la m3 qui n'est pas observable chez les autres populations de *D. mutilus*, la population est rattachée à *D. aff. mutilus*.

La figure 9 présente la distribution biométrique des trois espèces de *Democricetodon* au sein du gisement.

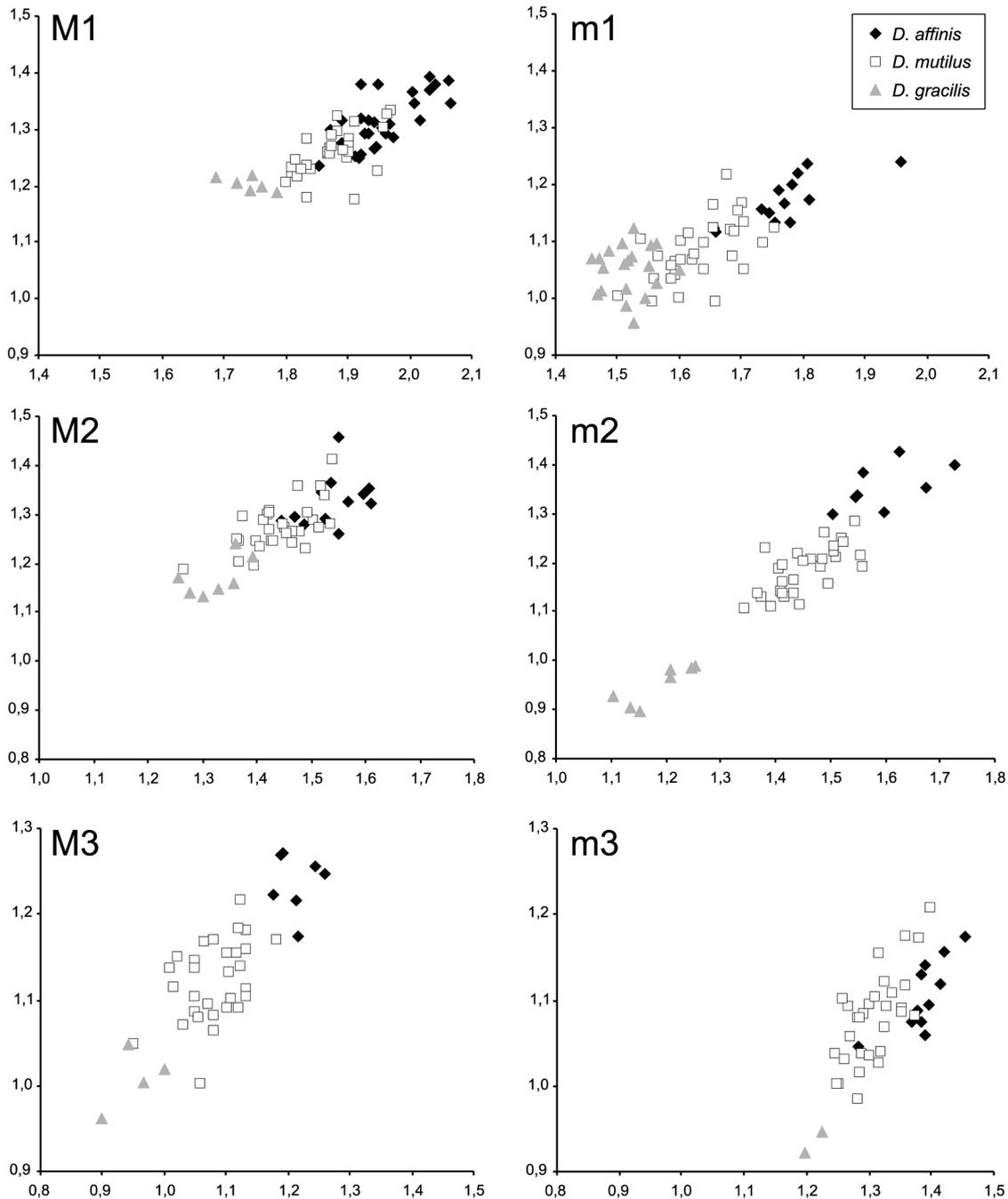


Fig. 9 – Distribution des dimensions (en mm) des molaires des trois espèce de Democricetodon (longueur en abscisse et largeur en ordonnée) dans le gisement de Vieux-Collonges.

Vermes 2 *D. cf. mutilus* (Pl. 5 fig. 30-38)1981 - *Democricetodon cf. mutilus* Fahlbusch – Engesser, p. 926, fig. 18a

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
m1	5	2	1,74	1,80	1,77	0,042	2,372	2	1,12	1,20	1,16	0,057	4,913
m2	5	1			1,44			1			1,24		
m3	5	1			1,40			1			1,16		

Tab. 39 – Mesures des dents de *D. cf. mutilus*, d'après Engesser et al. (1981). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est long, semble moins large que *D. mutilus* de Vermes 1, et est toujours nettement individualisé du protocône sur le contour de la dent en vue occlusale. La majorité des dents présentent un antérocone simple (5/8), mais quelques dents montrent une tendance à la division de l'antérocone se caractérisant par une courbure de l'émail entre les parties labiale et linguale (3/5). Une dent possède dans sa partie proximale, une crête bordière en avant de l'antérocone comme on peut en observer chez *D. affinis*. L'antérolophule est connecté très lingualemment sur l'antérocone sur la plupart des dents (7/8), sauf une dent qui possède une connexion labiale. Le mésolophe est toujours présent, il peut être peu développé ou long, dans certains cas il peut être vestigial (3/8) mais n'atteint jamais le bord de la dent. Malgré le faible effectif de dents observées, les connexions aux paracône et métacône montrent une variabilité notable. La connexion au paracône peut être simple rétroverse (3/8), présenter un début de deuxième connexion antérieure incomplète (2/8), ou être double (3/8). Pour le métacône, la connexion est le plus souvent simple rétroverse (7/8), mais peut aussi posséder un début de deuxième connexion antérieure (1/8). Le postérolophe est très court et rapproché du métacône.

M2 sup. : Les antérolophes sont longs et bien développés, mais l'antérosinus labial et le protosinus sont étroits. Les cuspidés sont assez grosses, de fait le sinus, entre protocône et hypocône est peu large. Le mésolophe est long, il peut atteindre le bord labial de la dent (2/5), n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est toujours double, par contre la connexion au métacône varie : elle peut être simple rétroverse (2/5), simple transverse (2/5) ou absente (1/5).

M3 sup. : Les antérolophes et postérolophe sont très développés, délimitant de larges sinus et postérosinus. L'axioloche est toujours présent, seul une dent possède un axioloche incomplet qui n'atteint pas la base du métalophule (1/12). Le métalophule est également toujours présent, il peut dans certains cas ne pas atteindre le bord de la dent (2/12). La plupart des dents sont sans mésolophe, seule une dent possède un mésolophe court. La présence d'un néo-mésolophe (1/12) ou d'un néo-métalophule (1/12) est rarement observée. Deux dents présentent un caractère morphologique rare. L'une d'elles possède une crête reliant le paracône à l'antérolophe labial, coupant ainsi l'antérosinus labial. L'autre dent présente une crête partant du milieu de l'axioloche pour rejoindre le protocône.

m1 inf. : La forme de l'antéroconide varie, elle peut être arrondie à sub-carrée. L'antéroconide est généralement simple (4/5), mais peut aussi présenter une légère tendance à la division (1/5). Cette même dent présentant une tendance à la division montre également la formation d'un deuxième antérolophulide incomplet. Le mésolophide est long, et peut atteindre le bord labial de la dent (1/5), il n'est jamais vestigial ni absent. L'ectomésolophide est absent (4/5), atteint le bord (1/5), mais n'est jamais vestigial. Alors que la connexion à l'entoconide ne varie pas, toujours simple proverse ; la connexion au métaconide présente une variation. Elle peut être simple proverse (3/5), absente (1/5) ou double avec une deuxième connexion postérieure reliée au mésolophide. Le protoconide et l'hypoconide sont assez fins encadrant un sinuside large.

m2 inf. : L'antérolophide lingual est réduit, très court en forme de boucle à la base du métaconide. Il n'est observable que sur des dents très peu usées. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. La taille du mésolophide est toujours présent, il varie de vestigial (1/5) à long, mais n'atteint jamais le bord de la dent. A l'opposé aucun ectomésolophide n'est observé. Le postérolophide est particulièrement large et écarté de l'entoconide, délimitant un large postérosinuside.

m3 inf. : L'antérosinuside et le protosinuside sont larges. De même le sinuside est très développé en longueur et en largeur, s'opposant à un entoconide court. Le cingulum qui ferme le sinuside est également fortement développé. Aucun mésolophide n'est observable.

Discussion : L'observation morphologique permet de mettre en évidence plusieurs caractères qui diffèrent de la population type : sur les M1, la présence d'une crête bordière en avant de l'antérocone

ainsi que sa forme ; sur les M2, la double connexion au paracône ne présentant plus aucune tendance proverse ; sur les m1, la forme de l'antéroconide, sont parmi les caractères les plus visibles. Ces observations correspondent à celles données par Engesser (1982). En raison de ces différences et du faible effectif disponible, la dénomination de *D. cf. mutilus* est conservée. Considérant que la variabilité morphologique recouvre encore fortement celle de la population type, les différences ne semblent pas suffisantes pour justifier la création d'un nouveau taxon.

Giggenhausen *D. cf. mutilus* (Pl. 4 fig. 1-5)

1964 – *Democrisetodon (Democrisetodon) affinis cf. mutilus* – Fahlbusch, p. 44, fig. 29a-c

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	1	1			2,08			1			1,41		
m1	2	2	1,74	1,78	1,76	0,014	0,795	2	1,19	1,22	1,20	0,021	1,750
m2	2	2	1,51	1,60	1,55	0,063	4,064	2	1,22	1,32	1,27	0,070	5,511

Tab. 40 – Mesures des dents de *D. cf. mutilus* de Giggenhausen, d'après Fahlbusch (1964). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est long et large, mais pas nettement différencié du protocône sur le contour en vue occlusale. L'antérolophe lingual est particulièrement développé alors que du côté labial il est réduit au minimum. On note une légère tendance à la division de l'antérocone. L'éperon sur l'antérolophule est vestigial et le mésolophe de taille moyenne. Du côté lingual le sinus est large. Les cingulum labial et lingual sont sous forme de style. Les connexions au paracône et métacône sont simples rétroverses, toutefois la liaison entre le paracône et l'axiolophe est discontinue.

m1 inf. : L'antéroconide est long, de forme arrondie à triangulaire. Il est déporté du côté lingual, de fait l'antérolophide lingual est réduit au minimum. Les cuspides sont d'aspect gracile et entourent un sinuside large, fermé par un cingulum labial fortement développé. A l'opposé le cingulum lingual est soit absent soit petit sous forme d'un stylide. Le mésolophide touche le bord de la dent dans les deux cas, et l'ectomésolophide est vestigial sur les deux dents.

m2 inf. : Le sinuside est large et ne contient pas d'ectomésolophide. Le cingulum labial est fortement développé alors que du côté lingual il est soit absent soit sous la forme d'un petit stylide. Le mésolophide atteint le bord de la dent dans les deux cas.

Discussion : La forme de l'antérocone diffère fortement de ce qui est généralement observable chez *D. mutilus*, toutefois, comme pour Fahlbusch (1964), le matériel reste insuffisant pour justifier une autre détermination que *D. cf. mutilus*. Comme le remarque Engesser (1982), si la première molaire supérieure diffère fortement de toutes les autres populations de *D. mutilus*, les molaires inférieures quant à elles présentent des similarités avec la population de *D. cf. mutilus* de Vermes 2. Il suggère ainsi que *D. cf. mutilus* de Giggenhausen puisse être le descendant de *D. cf. mutilus* de Vermes 2, cependant le matériel reste insuffisant pour confirmer cette hypothèse.

Caractères morphologiques communs

L'ensemble des observations réalisées au cours de cette étude permettent de donner une description détaillée des caractères morphologiques de l'espèce *D. mutilus*. Cependant la morphologie et la forme des dents de *D. mutilus* et de *D. gracilis* sont très semblables. Aussi, ces observations sont résumées ici, avec des indications permettant de différencier les deux espèces.

M1 sup. : La morphologie est très proche de *D. gracilis*. La bordure labiale présente un angle interne. L'antérocone est étroit, et disposé du côté labial par rapport à l'axe de la dent. Toutefois on note également que l'antérocone est souvent légèrement moins étroit que chez *D. gracilis*. Il est toujours fortement différencié du protocône en vue occlusale. L'antérocone peut être simple à divisé. On observe souvent la présence d'un éperon

peu développé sur l'antérolophule, alors que ce caractère est très rare chez *D. gracilis*. Certaines dents présentent une forme caractéristique avec une largeur distale (hypocône et métacône) inférieure à la largeur proximale (paracône et protocône). De plus, il arrive souvent que le métacône ait une position plus distale que l'hypocône. Les connexions aux paracône et métacône sur les sont le plus souvent simples rétroverses ou doubles. Le mésolophe est toujours bien développé, de taille moyenne. Par contre, les cuspidés ont un aspect massif contrairement à *D. gracilis*, délimitant un sinus assez étroit.

M2 sup. : La morphologie présente plusieurs points communs avec *D. gracilis*. Les cuspidés sont d'aspect massif et le sinus est assez étroit. Dans la partie proximale, les antérolophes sont bien développés. Le protosinus varie fortement de étroit à large. Les connexions aux paracône sont le plus souvent doubles ou simples proverses, et les connexions simples rétroverses sont plus rares. Le cingulum qui ferme le sinus est généralement fortement développé. Un pincement postérieur sur la forme de la dent, avec une largeur distale inférieure à la largeur proximale peut parfois être observée. Le mésolophe est généralement bien développé, de taille moyenne.

M3 sup. : Comme pour *D. gracilis*, la dent est très courte avec un hypocône peu développé. L'antérolophe lingual est toujours fortement développé alors que le développement de l'antérolophe labial varie fortement. Par contre, la morphologie de la partie distale est plus complexe que chez *D. gracilis*. Le mésolophe est peu développé mais présente une forte variation, l'axiolophe est souvent discontinu et le métalophule atteint généralement le bord de la dent. Le néo-mésolophe et le néo-métalophule sont rares.

m1 inf. : Les cuspidés ont un aspect gracile, et le sinus est particulièrement large. La forme présente généralement une partie distale plus large que la partie proximale, alors que la forme est plus ovoïde chez *D. gracilis*. La dent est courte, avec un antérocone également très court (souvent moins que chez *D. gracilis*), simple et de forme arrondie à sub-triangulaire. L'antérolophulide peut être droit ou orienté labialement. L'ectomésolophide est parfois présent, il peut même atteindre le bord labial, alors qu'il est rare chez *D. gracilis* et n'atteint jamais un tel développement. Les connexions aux métaconide et entoconide sont généralement simples proverses. Par contre la largeur de la partie distale de la dent est souvent nettement plus large que la partie proximale, la dent présente donc un contour en vue occlusale qui diffère de *D. gracilis*.

m2 inf. : La morphologie est très proche de *D. gracilis*. Les cuspidés ont un aspect gracile et les vallées sont larges, particulièrement le sinus. Le protosinus est bien développé en longueur alors que l'antérosinus lingual est souvent absent. Le mésolophide est généralement peu développé ainsi que l'ectomésolophide, souvent absent. On note que cette dernière n'a jamais observée chez *D. gracilis*. Dans la partie distale, certaines dents peuvent posséder une crête bordière, partant de la base du postérosinus lingual. Cette crête peut être interprétée comme la formation d'un postérosinus labial.

m3 inf. : La morphologie est notablement différente de *D. gracilis* avec un hypoconide plus développé et une dent proportionnellement plus longue, mais qui reste étroite dans sa partie distale. Le protosinus est toujours bien développé alors que l'antérosinus lingual varie de absent à long. Le sinus est généralement bien développé, étroit et long. Le mésolophide et le entoconide présentent un développement très variable.

## ***Democricetodon gaillardi* (Schaub 1925)**

Localité type : Steinheim

Extension biochronologique : MN6 à MN7/8

Résumé de la diagnose originale : Schaub, 1925 (traduit de l'allemand)

Sur les molaires supérieures, La M2 est relativement plus large que chez *Cricetodon affine* (aujourd'hui *D. affinis*). Le mésolophe est fort et se termine au bord de la dent par un bourgeonnement. Un cingulum plus long que chez *Cricetodon affine* (aujourd'hui *D. affinis*) ferme la vallée labiale transverse. On trouve des protolophules et métalophules dirigés vers l'arrière, mais les anciennes (vers l'avant) sont toujours conservées.

Sur les molaires inférieures, la m1 est un peu allongée avec un très fort antéroconide, comme chez *Cricetodon larteti* (aujourd'hui *Fahlbuschia larteti*). La m3 est presque aussi longue que la m2 et l'arrière est plus réduit que chez *Cricetodon affine* (*D. affinis*). L'éperon mésostilide (mésolophide) est long et se termine sur le bord de la dent par un renflement. La vallée labiale est symétrique sur le m1 et m2, elle est dirigée labialement depuis le bras avant de l'hypoconide.

### **Population type**

La population de Steinheim n'a pas pu être étudiée au cours de ce travail.

### **Population rattachée à l'espèce *D. gaillardi***

Sansan *D. gaillardi* (Pl. 6 fig. 12-25)

1925 – *Cricetodon gaillardi* – Schaub, p.36-38, Pl. 1 fig. 9; Pl. 3 fig. 10-11

1972 – *Democricetodon gaillardi* (Schaub) – Engesser, p. 265, fig. 105, fig 2

1972 – *Democricetodon gaillardi* – Baudelot, p.258

1995 – *Democricetodon* aff. *freisingensis* Fahlbusch – Heissig, p. 95-103, fig. 2i, 3i, 3r, 4i, 5i, 5q

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	141	68	1,74	2,06	1,90			68	1,22	1,40	1,31		
M2	26	31	1,36	1,52	1,44			31	1,32	1,42	1,37		
M3	19	8	1,10	1,26	1,18			8	1,22	1,28	1,25		
m1	116	50	1,61	1,84	1,73			50	1,14	1,28	1,21		
m2	27	20	1,45	1,53	1,49			20	1,22	1,34	1,28		
m3	20	10	1,35	1,48	1,42			10	1,08	1,20	1,14		

Tab. 41 – Mesures des dents de *D. gaillardi* de Sansan, d'après Heissig (1995). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est long, large et souvent non différencié du protocône sur le contour de la dent en vue occlusale. La division de l'antérocone varie fortement : il peut être simple (30/141), simple avec une cuspide déportée du côté labial (40/141), présenter une tendance à la division avec creusement de l'émail qui préfigure l'individualisation de deux cuspidés (32/141) ou nettement divisé (39/141). Parmi les dents présentant un antérocone nettement divisé, une dent possède un antérocone dont les cuspidés linguale et labiale sont non seulement nettement individualisées mais en plus fortement écartées l'une de l'autre. Cette très nette division de l'antérocone est très rare chez *Democricetodon*. La connexion de l'antérolophule sur l'antérocone est également variable. Elle peut être linguale (51/141), droite dans l'axe de la dent (82/141), plus rarement labiale (4/141) ou double (2/141). On note que les connexions droites ou labiales sont généralement associées à des antérocones simples, alors que les connexions linguales et doubles sont associées à des antérocones divisés. Les vallées antérieures, en avant du paracône et du protocône sont larges, le protosinus étant délimité par un antérolophe lingual très développé. L'antérolophule labial est également bien développé, il montre une tendance à s'élargir et à former un style avec le cingulum qui borde l'extrémité de l'antérosinus labial. Cette tendance à former un style est d'ailleurs valable pour l'ensemble des cingulums toujours fortement développés. Quelques dents (3/141) possèdent, à l'extrémité proximale bordière de l'antérocone, un repli de l'émail correspondant à une petite crête bordière similaire à celles observées sur la population de *D. affinis* de La Grive M et L7. L'éperon sur l'antérolophule est variable : il peut atteindre le bord labial de l'antérosinus (37/141), être sous forme vestigiale (20/141) ou être absent (23/141). Le mésolophe quant à lui est nettement moins variable, il atteint souvent le bord labial de la dent (97/141), mais n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est généralement

simple rétroverse (74/141), elle peut également être simple avec un début de connexion antérieure incomplète (25/141) ou double (42/141). La connexion n'est jamais proverse ou absente. La connexion au métacône présente un peu plus de variabilité, elle est le plus souvent simple rétroverse (98/141), elle peut présenter un début de connexion antérieure (20/141), être double (8/141), absente (8/141), transverse (2/141) ou même proverse (6/141). On note que lorsque la connexion au métacône est double, le métalophule antérieur est plus long et plus fin que le métalophule postérieur.

Le postérolophe est assez écarté du métacône, mais très court, il se résume à une boucle à la base du métacône.

M2 sup. : Dans la partie proximale de la dent, les antérolophes sont fortement développés et écartés des protocônes et paracônes, délimitant ainsi un large antérosinus et un large protosinus. Le mésolophe est très long, il touche généralement le bord labial de la dent (22/26), il n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est peu variable : elle est généralement double (22/26), rarement simple rétroverse (4/26), jamais proverse, transverse ou absente. La connexion au métacône est plus variable, elle peut être simple rétroverse (9/26), simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (6/26), double (10/26) ou transverse (1/26). La partie distale de la dent est de forme assez massive, non arrondie. Le postérolophe est court mais toujours bien développé et individualisé du métacône.

M3 sup. : La dent est longue avec un hypoconide bien développé. La connexion au paracône ne varie pas. Le mésolophe peut atteindre le bord de la dent (9/19), être vestigial (1/19) ou absent (2/19). Le métalophule est toujours présent, il atteint le plus souvent le bord labial de la dent (18/19). Une dent présente un début de néo-mésolophe partant du métalophule (1/19), et quelques dents possèdent un néo-métalophule partant du métalophule et coupant le postérosinus. Aucune dent ne présente de coexistence d'un mésolophe et d'un néo-mésolophe.

m1 inf. : L'antéroconide est de forme arrondie à carrée et assez court. Les postérolophides sont très développés tant en longueur qu'en largeur et délimitent de larges antérosinusoïde et protosinusoïde. Les cuspidés ont une forme allongée selon l'axe linguo-labial, ce qui leur donne un aspect gracile. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses, parfois absentes pour le métaconide. Comme sur les dents homologues supérieures, l'avant de la dent présente une forte variabilité. L'antéroconide peut être simple (56/116), présenter une tendance à la division (35/116) ou être nettement divisé (25/116). Les divisions nettes de l'antéroconide se caractérisent souvent par deux cuspidés linguale et labiale fortement écartées, comme pour les molaires supérieures. L'antérolophulide peut être connecté du côté lingual (67/116), droit dans l'axe dans la dent (23/116), connecté labialement (2/116), avec un deuxième antérolophulide labial incomplet (6/116), double (16/116) ou même absent (2/116). Quelques dents possèdent un début d'éperon partant labialement de l'antérolophulide (3/116). Une discontinuité entre le protoconide et l'antérolophulide peut parfois être observée. Le mésolophide ne varie presque pas, il atteint toujours le bord lingual de la dent (113/116), n'est jamais vestigial ni absent. Par contre l'ectomésolophide varie fortement, il peut être absent (29/116), vestigial (26/116) ou atteindre le bord de la dent (47/116). Dans la partie distale de la dent, un fort repli de l'émail est visible sur certaines dents du côté labial en opposition au postérolophide. Une dent présente même une surface d'usure sur ce repli qui se caractérise alors comme une crête qui pourrait correspondre alors à un postérolophide labial.

m2 inf. : Comme pour la première molaire, les cuspidés ont une allure gracile et sont allongées selon l'axe linguo-labial. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Le mésolophide atteint le plus souvent le bord lingual de la dent (25/27), et n'est jamais vestigial ni absent. L'ectomésolophide est assez long mais assez variable également : il peut toucher le bord labial (11/27), être vestigial (8/27) ou absent (7/27). Le sinuside, le mésosinuside, l'antérosinuside lingual et le protosinuside sont généralement larges. Dans la partie mésiale de la dent, lorsque l'usure n'est pas trop importante, on observe un antérolophide lingual court mais bien développé.

m3 inf. : L'hypoconide est bien développé mais nettement moins que le protoconide, il en résulte une dent avec une partie distale longue et étroite. L'antérolophule labial est particulièrement long et développé, il longe le bord labial de la dent, entoure le protoconide et rejoint le cingulum labial. L'antérolophule labial est court mais bien développé. L'ensemble des vallées qui séparent les cuspidés du plan cricétin sont étroits et profonds. Le entoconide est généralement long et assez fin. Une dent possède deux débuts de crêtes partant distalement et proximale à partie du entoconide. Le mésolophide est long, il atteint généralement le bord lingual de la dent (14/20), il peut être vestigial (2/20) ou absent (1/20). Une dent présente un deuxième mésolophide partant de la base de protoconide.

Discussion : La prise en compte de la variabilité morphologique sur des effectifs importants permet de constater un certain nombre de caractères qui diffèrent de la diagnose et également de la description

donnée par Beudelot (1972). En effet, l'antérocone et l'antéroconide des premières molaires présentent une très forte tendance à la division alors que la diagnose indique les cuspides antérieures comme simples. De même, la diagnose présente la m3 avec une partie distale plus réduite que chez *D. affinis*, ce qui n'est pas le cas ici. L'hypoconide est en effet peu large, mais très long.

*D. gaillardi* et *D. freisingensis* sont toutes deux des espèces présentant une grande taille, une très forte division des cuspides antérieures et un fort développement des crêtes. Il est donc difficile de voir les différences morphologiques. Ainsi Fahlbusch (1964), Baudelot (1972) et Heissig (1991) remarquent des similitudes entre les deux espèces. Suite à cette étude, on note toutefois que la division de l'antérocone(conide) chez *D. gaillardi* peut atteindre un développement qui est rare chez *Democricetodon* y compris chez *D. freisingensis*. L'extrême variation de la division des antérocones(conides) n'est cependant pas anormale puisqu'elle est également observable chez *Oryzomys flavescens*. On peut également observer que les cuspides ont un aspect plus massif chez *D. gaillardi* alors qu'elles sont souvent allongées selon un axe labio-lingual chez *D. freisingensis*. Enfin, contrairement à *D. freisingensis*, aucune dent ne montre un métacône qui ressort sur le contour des M1 en vue occlusale, formant ainsi un angle externe sur la bordure labiale. En fait si la topologie des dents ne permet pas d'observer beaucoup de différences entre les deux espèces, le contour permet d'observer d'autres caractères discriminants, tels que la forme des antérocones(conides) et l'alignement des cuspides sur la bordure labiale des M1. En particulier sur les premières molaires de cette population de Sansan, l'antérocone est souvent beaucoup plus large que chez *D. freisingensis*. L'antéroconide est également souvent plus court et plus arrondi chez *D. gaillardi*. Faute d'avoir pu étudier la population de Steinheim, il n'est pas possible de dire si les différences morphologiques de cette population de Sansan par rapport à la diagnose résultent d'une vraie différence ou d'un manque de prise en compte de la variabilité dans la diagnose. Il reste que les différences par rapport à *D. freisingensis* de Giggenhausen doivent être prises en compte, pour ces raisons, cette population de Sansan est attribuée à *D. gaillardi*. L'étude de *D. gaillardi* de Steinheim reste nécessaire pour confirmer cette détermination.

Anwil *D. gaillardi* (Pl. 6 fig. 1-11)

1972 – *Democricetodon gaillardi freisingensis* Fahlbusch – Engesser, p. 263-264, fig. 103-104,

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	42	52	1,87	2,24	2,08	0,091	4,375	52	1,20	1,52	1,38	0,071	5,144
M2	72	0						0					
M3	72	0						0					
m1	57	78	1,65	2,06	1,85	0,084	4,540	78	1,09	1,44	1,25	0,071	5,680
m2	78	0						0					
m3	74	0						0					

Tab. 42 – Mesures des dents de *D. gaillardi* de Anwil, d'après Engesser (1972). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. (2 dents cassées dans la partie mésiale) : L'antérocone est large, de forme arrondie, et n'est généralement pas individualisé du protocône sur le contour en vue occlusale. Toutefois la forme de l'antérocone varie, et quelques dents présentent un antérocone nettement séparé du protocône (7/40). La division de l'antérocone varie également fortement, il peut être simple (18/40), déporté du côté labial (8/40), présenter un début de division (8/40) ou même être nettement divisé (5/40). L'antérolophule est également variable, il peut être double (1/40), connecté lingualemment (22/40), droit (15/40) ou connecté labialement (2/40). Comme pour *D. gaillardi* de Sansan, le développement de la division observé pour l'antérocone est rare chez *Democricetodon*, supérieur même à la division observée pour *D. freisingensis* de Giggenhausen. L'éperon sur l'antérolophule est long et varie peu, il atteint le plus souvent le bord labial de la dent (31/42), n'est jamais vestigiale ni absent. Le mésolophe est également très long, il touche généralement le bord de la dent (33/42), et n'est jamais vestigial ni absent. Lorsqu'il touche le bord de la dent, le mésolophe fusionne avec le cingulum labial déjà fortement

développé pour former un mésostyle de taille souvent importante. D'ailleurs l'ensemble des cingulum labiaux et linguaux sont fortement développés. La connexion au paracône est le plus souvent simple rétroverse (21/42), peut présenter un début de deuxième connexion antérieure (7/42) ou être double (14/42), elle n'est jamais proverse. La connexion au métacône est plus rarement double (3/42), peut présenter un début de deuxième connexion (6/42), mais est généralement simple rétroverse (33/42). L'ensemble des cuspidés sont d'aspect massif, à l'inverse le sinus qui sépare le protocône de l'hypocône est étroit avec un fond formant un angle aigu en V.

M2 sup. : Les antérolophes sont bien développés tant en longueur qu'en largeur, ils sont généralement très rapprochés du protocône et du paracône. Du côté lingual, le protosinus peut même être absent, avec un antérolophe au contact du protocône. Les cingulums linguaux et labiaux sont toujours très développés. Le mésolophe est très long, il atteint le plus souvent le bord labial de la dent (59/72), n'est jamais vestigial ni absent. La connexion au paracône est le plus souvent double (64/72), elle peut également être simple rétroverse (2/72) ou simple rétroverse avec un début de deuxième connexion antérieure (6/72), elle n'est jamais proverse ou transverse. La connexion au métacône est plus variable, elle peut être simple rétroverse (26/72), avec un début de deuxième connexion antérieure (19/72), double (25/72), simple proverse (1/72) ou absente (1/72). Sur une des dents qui possède une double connexion au métacône, le métalophule antérieur est en contact avec le mésolophe. Dans la partie distale, le postérolophe est généralement court.

M3 sup. : La dent est assez longue, du à un hypocône bien développé. Toutefois, on peut observer sur certaines dents une partie distale moins développée. Le métalophule est toujours présent, il peut cependant ne pas atteindre le bord de la dent (32/72), soit parce qu'il est trop court (6/32) soit parce qu'il se divise en un néo-mésolophe et un néo-métalophule avant d'atteindre le bord de la dent (26/32). Seule une dent présente un axiolophe discontinu entre le paracône et l'hypocône. Le mésolophe est la plus souvent absent (58/72), il peut également être vestigial (2/72) ou atteindre le bord de la dent (10/72). Une dent possède un deuxième mésolophe positionné distalement juste à côté du premier. Plusieurs dents possèdent une néo-mésolophe partant du métalophule (18/72) ou un néo-métalophule coupant le postérosinus (6/72). Une dent possède une crête courte partant du paracône vers l'arrière de la dent. Seules trois dents montrent une fusion du mésolophe avec le néo-mésolophe. Dans l'ensemble, on peut remarquer une assez forte variabilité de la morphologie quant à la position et au développement des crêtes.

m1 inf. (3 dents cassées dans la partie mésiale) : L'antéroconide est assez court, de forme sub-triangulaire à carrée. L'antéroconide peut être simple (18/54), déporté du côté lingual (16/54), présenter un début de division (15/54) ou être nettement divisé (5/54). L'antérolophulide présente également une variation importante, il peut être double (9/54), simple droit (15/54), simple connecté lingualemment (28/54) ou absent (2/54). Cependant les deux dents qui ne possèdent pas d'antérolophulide sont fortement usées dans la partie proximale, l'absence observée peut donc être due à une usure particulière. Le mésolophide est de longueur maximale car tous touchent le bord lingual de la dent (57/57). L'ectomésolophide, quant à lui, est plus variable, il peut être absent (11/57), vestigial (13/57) ou atteindre le bord (28/57). Les cuspidés sont d'aspect assez gracile, avec un métaconide et un entoconide allongé selon un axe linguo-labial. Du côté labial, le sinus est large. La forme générale de la dent est allongée avec une largeur distale peu supérieure à la largeur proximale. Les connexions au métaconide et entoconide semblent toujours simples proverses, toutefois le métaconide peut être sans connexion (10/57) ainsi que l'entoconide (1/57). Toutefois, comme pour l'antérolophulide ces observations peuvent être dues à des phénomènes d'usure différentielle au sein de la dent.

m2 inf. : L'antérolophide labial est toujours bien développé, particulièrement en longueur, il est également fortement écarté du protoconide délimitant ainsi un large antérosinus. De même, du côté labial, le cingulum qui ferme le sinus est toujours épais et très développé. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Le mésolophide est particulièrement long, il atteint presque toujours le bord lingual de la dent (77/78), n'est jamais vestigial ni absent. A l'opposé, l'ectomésolophide est plus variable, il peut être absent (34/78), vestigial (18/78) ou de longueur maximale (26/78).

m3 inf. : Sur la majorité des dents, l'antérolophide labial est peu développé délimitant un protosinus étroit (69/74). Seules cinq dents possèdent un antérolophide labial long contournant le protoconide pour rejoindre le cingulum labial qui ferme le sinus. L'antérolophide lingual est court mais toujours visible. Le entoconide est fin, souvent assez long s'opposant à un sinus court. Le mésolophide peut atteindre le bord de la dent (40/74), être sous forme vestigiale (8/74) ou absent (7/74). Quelques dents montrent clairement une fusion entre le mésolophe et le centrolophe créant ainsi un centrolophe particulièrement large (9/74). Ce phénomène est visible sur des dents peu usées attestant ainsi que son observation n'est pas due à un artefact lié à l'usure de la dent. Dans l'ensemble, comme pour les troisièmes molaires supérieures, la variabilité morphologique de la dent, particulièrement est importante.

---

Discussion : Dans un premier temps, on constate que cette population de Anwil est très similaire à celle de Sansan (développement des antérocones(conides), allongement des mésolophes(ides), forme des premières et troisièmes molaires), et ce malgré la distance géographique qui les sépare. Ainsi on peut affirmer que ces deux populations représentent un seul et même taxon. De même la différenciation avec *D. freisingensis* reste vraie. Comme pour la population de Sansan, l'étude de *D. gaillardi* de Steinheim est nécessaire pour confirmer le rattachement à l'espèce *D. gaillardi*.

#### Caractères morphologiques communs

L'étude des gisements de Sansan et Anwil permet de définir un certain nombre de caractères morphologiques propres à ces deux populations. Toutefois la variabilité morphologique observée est importante et l'étude de *D. gaillardi* de Steinheim est nécessaire pour savoir si ces observations peuvent être utilisées comme diagnose élargie de l'espèce.

M1 sup. : Les cuspides ont un aspect très massif délimitant un espace réduit pour le sinus. L'antérocone est à la fois long, large, massif et rarement individualisé du protocone en vue occlusale. Il peut être aussi bien simple que divisé, et cas rare chez *Democricetodon*, sa division est très avancée pouvant aller jusqu'à l'individualisation totale des parties labiales et linguales. Dans quelques rares cas, l'antérolophule peut présenter un dédoublement. L'éperon sur l'antérolophule peut être aussi bien absent que de longueur maximale, par contre le mésolophe est toujours fortement développé et atteint presque toujours le bord labial de la dent. La bordure labiale est soit droite soit forme un angle interne. Les connexions aux paracône et métacône sont généralement simples rétroverses ou doubles.

M2 sup. : Les antérolophes sont toujours très développés, par contre la largeur de l'antérosinus et du protosinus est plus variable. On note que le protosinus n'est pas moins large que l'antérosinus labial. Le mésolophe est toujours très long, il atteint dans la plupart des cas le bord labial. La connexion au paracône est généralement double, parfois simple rétroverse, mais jamais proverse. La connexion au métacône varie fortement, le plus souvent rétroverse ou double, cependant elle est également très rarement proverse. La largeur de la partie distale de la dent est équivalente à la largeur proximale et la forme de la partie distale est nettement moins arrondie que chez *D. mutilus*, *D. gracilis* et *D. affinis*.

M3 sup. : La dent est longue avec un hypocône fortement développé. La morphologie est complexe dans la partie distale, avec la coexistence des néo-mésolophe, métalophule et néo-métalophule associé à une variabilité importante de ces caractères.

m1 inf. : Les cuspides sont d'aspect assez gracile, avec un métaconide et un entoconide allongé selon un axe linguo-labial. L'antéroconide est court, massif de forme arrondie à carrée. Sa division est également très avancée pouvant aller jusqu'à la séparation totale des parties labiales et linguales de l'antéroconide. Un éperon labial peut se former sur l'antérolophulide. Par ailleurs l'antérolophulide montre une nette tendance au dédoublement. Le mésolophide est toujours très long, il atteint presque toujours le bord lingual. L'ectomésolophide, quant à lui montre une forte variabilité de son développement, néanmoins il atteint très souvent le bord labial. Dans l'ensemble la forme de la dent est assez allongée, du à une partie distale de la dent dont la largeur est équivalente à la largeur proximale. Les connexions au métaconide et entoconide sont simples proverses. On peut observer dans quelques rares cas la formation d'un postérolophulide labial.

m2 inf. : Comme sur les m1, on observe des cuspides dont l'aspect est gracile, avec un métaconide et un entoconide allongé selon un axe linguo-labial. Le mésolophide est toujours très long alors que l'ectomésolophide, bien que souvent de longueur maximale, présente une forte variabilité. L'antérolophide lingual est souvent bien développé.

m3 inf. : La dent est longue avec un hypoconide bien développé, mais la partie distale de la dent reste néanmoins très étroite. L'antérolophule labial est particulièrement long et développé, il longe le bord labial de la dent, entoure le protoconide et rejoint le cingulum labial. Le mésolophe est long, il fusionne parfois avec le entoconide également long et fin. Du côté labial, le sinuside est plutôt court et aucun ectomésolophide n'y est observé.

***Democricetodon fourensis* Maridet *et al.*, 2000**

Localité type : Four n2

Extension biochronologique : MN6 à MN 7/8

Résumé de la diagnose originale : Maridet *et al.*, 2000

Sur les molaires supérieures, l'antérocône de la M1 est très long et étroit, séparé du protocône par une vallée très large. L'antérolophule présente une position oblique qui joint le protocône à la partie linguale de l'antérocône. La connexion au paracône est double. Sur la M1, le métacône ressort nettement sur le contour en vue occlusale (angle externe de la bordure labiale). Sur les M1 et M2, les mésolophes sont toujours déportés du côté postérieur de la dent, en contact avec le métacône.

Sur les molaires inférieures, l'antérolophide de la m1 est très long et du côté distal le postérolophide est très écarté de l'entoconide créant un large sinus postéro-lingual.

**Population type**Four *D. fourensis*2000 – *Democricetodon fourensis* - Maridet *et al.*, p. 74,76, fig. 2-3

## Four n1

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	2	2	1,83	1,90	1,86			2	1,22	1,25	1,23		
M2	1	1			1,37			1			1,24		
m2	1	1			1,36			1			1,16		

## Four n2

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	6	6	1,85	1,97	1,92	0,049	2,552	6	1,30	1,37	1,32	0,028	2,121
M2	4	4	1,48	1,56	1,51	0,036	2,384	4	1,28	1,32	1,30	0,017	1,307
M3	4	4	1,09	1,27	1,22	0,089	7,295	4	1,10	1,19	1,15	0,038	3,304
m1	3	3	1,63	1,72	1,68	0,045	2,678	3	1,05	1,08	1,06	0,015	1,415
m2	4	4	1,50	1,58	1,53	0,036	2,352	3	1,22	1,25	1,24	0,015	1,209
m3	5	5	1,33	1,49	1,40	0,080	5,714	5	1,06	1,18	1,11	0,062	5,585

## Four n3-n4

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	5	5	1,95	2,04	1,99	0,033	1,658	5	1,29	1,35	1,32	0,028	2,121
M2	5	5	1,50	1,60	1,54	0,039	2,532	5	1,25	1,34	1,29	0,036	2,790
M3	6	6	1,20	1,33	1,25	0,053	4,240	6	1,12	1,25	1,20	0,051	4,250
m1	4	4	1,65	1,82	1,72	0,072	4,186	4	1,08	1,19	1,13	0,052	4,601
m2	7	7	1,47	1,56	1,50	0,033	2,200	7	1,12	1,21	1,18	0,032	2,711
m3	5	5	1,43	1,54	1,46	0,045	3,082	5	1,10	1,14	1,12	0,019	1,696

Tab. 43 – Mesures des dents de *D. fourensis* de Four n1, n2 et n3-n4, d'après Maridet *et al.* (2000). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

## Description du niveau type (n2)

M1 sup. : L'antérocône est bifide, il est séparé du paracône et du protocône par une large vallée. Cette dernière est tronquée par un antérolophule oblique qui joint le protocône à la partie linguale de l'antérocône. La connexion entre le protocône et le paracône est toujours double. Le mésolophe est de taille moyenne à grande, il peut atteindre le cingulum labial généralement très développé qui ferme la vallée labiale (5/6). Un autre cingulum fortement développé ferme cette vallée entre le protocône et l'hypocône du côté lingual. Le postérolophe est long. Sur le contour de la dent, la participation de l'antérocône à la longueur est grande (environ un tiers de la longueur de la dent). En vue occlusale, le métacône de la M1 s'individualise du contour labial alors que le paracône reste plus en retrait. L'antérocône est parfois individualisé. Du côté lingual, le protocône forme une excroissance par rapport à l'hypocône.

M2 sup. : Les antérolophes sont longs. Le protocône présente toujours une double connexion avec le paracône. La connexion entre l'hypocône et le métacône peut être double avec un métalophule antérieur connecté sur le

mésolophe et un métalophule postérieur connecté sur le postérolophule (3/4). Elle peut également être simple proverse (1/4). Le mésolophe peut être moyen à long mais n'atteint pas le bord labial de la dent.

M3 sup. : Le postérolophe est long. Du côté lingual l'antérolophe n'est pas toujours présent (4/12), alors que du côté labial il est généralement long. La connexion entre la protocône et le paracône est généralement double cependant on peut aussi observer dans quelques cas un protolophule distal qui forme presque une deuxième connexion entre la protocône et le paracône.

m1 inf. : L'antéroconide est généralement simple mais il peut présenter une division (1/3). L'antérolophide lingual est long et arrive en dessous du protoconide. Le mésolophide peut être vestigial à long et peut toucher le cingulum labial (1/3). Du côté lingual, un cingulum ferme la vallée. Un postérolophulide long atteint le bord labial de la dent. L'hypoconide s'exprime beaucoup plus dans le contour occlusal que le protoconide. Il en résulte une dépression entre ces deux cuspidés du côté labial.

m2 inf. : L'antérolophide lingual est très court et le labial long qui se poursuit au niveau du protoconide. Le mésolophide est moyen à long mais n'atteint pas le cingulum lingual qui ferme la vallée. Du côté labial un cingulum peu développé ferme la vallée entre le protoconide et l'hypoconide. Cette molaire est généralement plus large dans sa partie distale.

m3 inf. : L'antérolophide est long du côté labial et court du côté lingual. Aucune dent ne présente d'ectomésolophide. Le mésolophe est toujours présent, jamais vestigial, il atteint parfois le bord lingual de la dent (2/5). Du côté labial, un cingulum très développé ferme la vallée entre le protoconide et l'hypoconide, et présente souvent un stylide vestigial.

#### Autres populations rattachées à l'espèce *D. fourensis*

CD 24 *D. fourensis* (Pl. 7 fig. 19-25)

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	132	30	1,73	1,98	1,84	0,062	3,369	30	1,14	1,38	1,26	0,057	4,523
M2	104	30	1,30	1,49	1,39	0,052	3,741	30	1,19	1,32	1,26	0,031	2,460
M3	17	17	1,06	1,15	1,10	0,030	2,727	17	1,08	1,17	1,12	0,032	2,857
m1	125	30	1,60	1,79	1,69	0,050	2,958	30	1,09	1,27	1,17	0,040	3,418
m2	23	23	1,41	1,59	1,69	0,041	2,426	23	1,13	1,31	1,22	0,040	3,278
m3	14	14	1,27	1,41	1,36	0,040	2,941	14	0,97	1,17	1,07	0,052	4,859

Tab. 44 – Mesures des dents de *D. fourensis* de CD 24. Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

L'effectif de *D. fourensis* issu de ce nouveau gisement est beaucoup plus important que celui de Four ce qui permet de mieux appréhender la variabilité morphologique de cette espèce. Les caractères diagnostiques restent donc valables pour cette population et les seules différences notables sont mentionnées dans la description suivante.

M1 sup. : L'antéroconide est long et nettement différencié du protocône sur le contour mésial, de plus il montre une nette tendance à la division. Certaines dents présentent une division partielle de l'antéroconide (25/132) et d'autres une division nette (36/132), soit près de la moitié des dents illustrant cette tendance à la division de l'antéroconide (61/132). L'antérolophule présente une forte variabilité, il est généralement simple, mais on peut observer quelques cas où un second antérolophule apparaît labialement (8/132). Ce second antérolophule part de la base du paracône (2/132), mais peut également partir de l'éperon sur l'antérolophule lorsqu'il est présent (6/132). L'éperon sur l'antérolophule présente justement une forte variabilité puisqu'on peut l'observer atteignant le bord antéro-labial de la dent (24/132), sous forme vestigiale (19/132) ou absent (35/132). Quelques rares dents présentent une nouvelle crête partant labialement de l'antéroconide et formant un coude pour rejoindre le bord labial de l'antérosinus (6/132). La connexion au paracône présente une assez faible variabilité, elle est généralement simple rétroverse (81/132), peut être double (51/132), mais n'est jamais transverse ni proverse. La connexion au métacône présente également une faible variabilité, elle est le plus souvent simple rétroverse (117/132), mais elle peut être double (8/132), simple transverse (2/132), simple proverse (1/132) ou inexistante (4/132). Le mésolophe est très long, le plus souvent touchant le bord labial de la dent (108/132), très rarement vestigial (1/132), jamais absent.

M2 sup. : Mésialement, entre l'antérolophe lingual et le protocône, le sinus est très étroit parfois même inexistant. Dans l'ensemble, la morphologie varie peu. Par exemple, le mésolophe est très long et il atteint le bord labial de la dent dans la majorité des cas (76/104), par contre il n'est jamais absent ni sous forme vestigiale. La connexion au paracône varie peu également, elle est généralement double (91/104), on observe seuls quelques cas où la connexion est simple, soit proverse (7/104), soit rétroverse (6/104). La plus grande variabilité morphologique est observée au niveau de la connexion au métacône. La connexion peut être simple transverse (1/104), proverse (7/104), rétroverse (35/104) ou absente (1/104). Dans la plupart des cas elle est double (59/104), soit les deux métalophes se rejoignent et fusionnent avant de se connecter au métacône (47/59), soit ils se connectent chacun de leur côté sur la métacône (12/59).

M3 sup. : L'axioloche est toujours présent et continu. La partie distale est assez longue avec un hypocône bien développé et différencié du protocône par un large sinus. Le métalophule est toujours présent et il peut parfois ne pas toucher le bord labial de la dent (4/17). Dans d'autres cas, il se divise en un néo-mésolophe et un néo-métalophule (4/17). Enfin, quelques dents présentent une morphologie complexe avec la coexistence du métalophule, du néo-métalophule, du néo-mésolophe et du mésolophe qui fusionne avec ce dernier (4/17).

m1 inf. : L'antéroconide est fin et de forme sub-triangulaire. Dans la partie distale de la dent, en vue occlusale, l'hypoconide présente un fort développement par rapport aux autres cuspidés, toutefois l'observation de ce caractère n'est pas évident sur l'ensemble des dents. L'antéroconide est généralement simple (115/121), mais il peut présenter un début de division (4/121) ou une division nette (2/121). L'antérolophulide est également généralement simple et droit (dans l'axe de la dent), il peut néanmoins être oblique orienté du côté lingual de la dent (4/121) ou double avec le déplacement lingual du premier antérolophulide et l'apparition d'un deuxième antérolophulide labial (2/121). Le mésolophide quant à lui est très peu variable, il atteint le plus souvent le bord lingual du mésosinuside (115/121) et n'est jamais vestigial ni absent. Du côté labial, l'ectomésolophide est plus court et présente une plus forte variabilité. Il est souvent absent (56/121) ou vestigial (25/121), plus rarement atteignant le bord labial (11/121).

m2 inf. : L'ensemble montre une morphologie gracile avec des cuspidés assez fines. Les connexions au métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Le postérolophide est très long et délimite un large postérosinuside. Le mésolophide atteint souvent le bord lingual de la dent (18/23) et n'est jamais vestigial ni absent. Aucune dent ne possède un vrai ectomésolophide, toutefois quelques dents montrent un repli de l'ectolophide à la base de l'hypoconide, orienté labialement, qui peut être considéré comme une forme vestigiale de la crête. Cette crête n'atteint donc jamais le bord labial, elle est rarement vestigiale (4/23) et le plus souvent absente (19/23).

m3 inf. : L'hypoconide est bien développé contribuant à la longueur importante de la partie distale de la dent. Le mésolophide peut être vestigial (2/14), touchant le bord lingual (7/14), mais jamais absent. Le mésolophide et le entoconide sont courts, en effet la distance séparant l'ectolophide du cingulum lingual est courte. Par opposition, du côté labial le sinuside est particulièrement développé, tant en longueur qu'en largeur.

Discussion : Le fort développement de l'antéroconide, tant par sa taille que par sa division, rappelle ce qui est observable chez *D. freisingensis* et *D. gaillardi*, toutefois il est très nettement différencié du protocône chez *D. fourensis*. Par contre l'angle externe qui forme la bordure labiale de la plupart des M1 chez *D. fourensis* est caractéristique de sa forme et n'est observable que pour quelques dents de *D. affinis* ou *D. freisingensis*. Les molaires inférieures quant à elles présentent peu de différences par rapport à *D. gaillardi* et *D. freisingensis*, on note toutefois que l'antéroconide est plus allongé chez *D. fourensis*. En somme, la morphologie caractéristique de *D. fourensis* permet une identification facile, par contre ses affinités phylogéniques sont difficiles à établir.

La figure 10 présente la distribution biométrique des trois espèces de *Democricetodon* au sein du gisement.

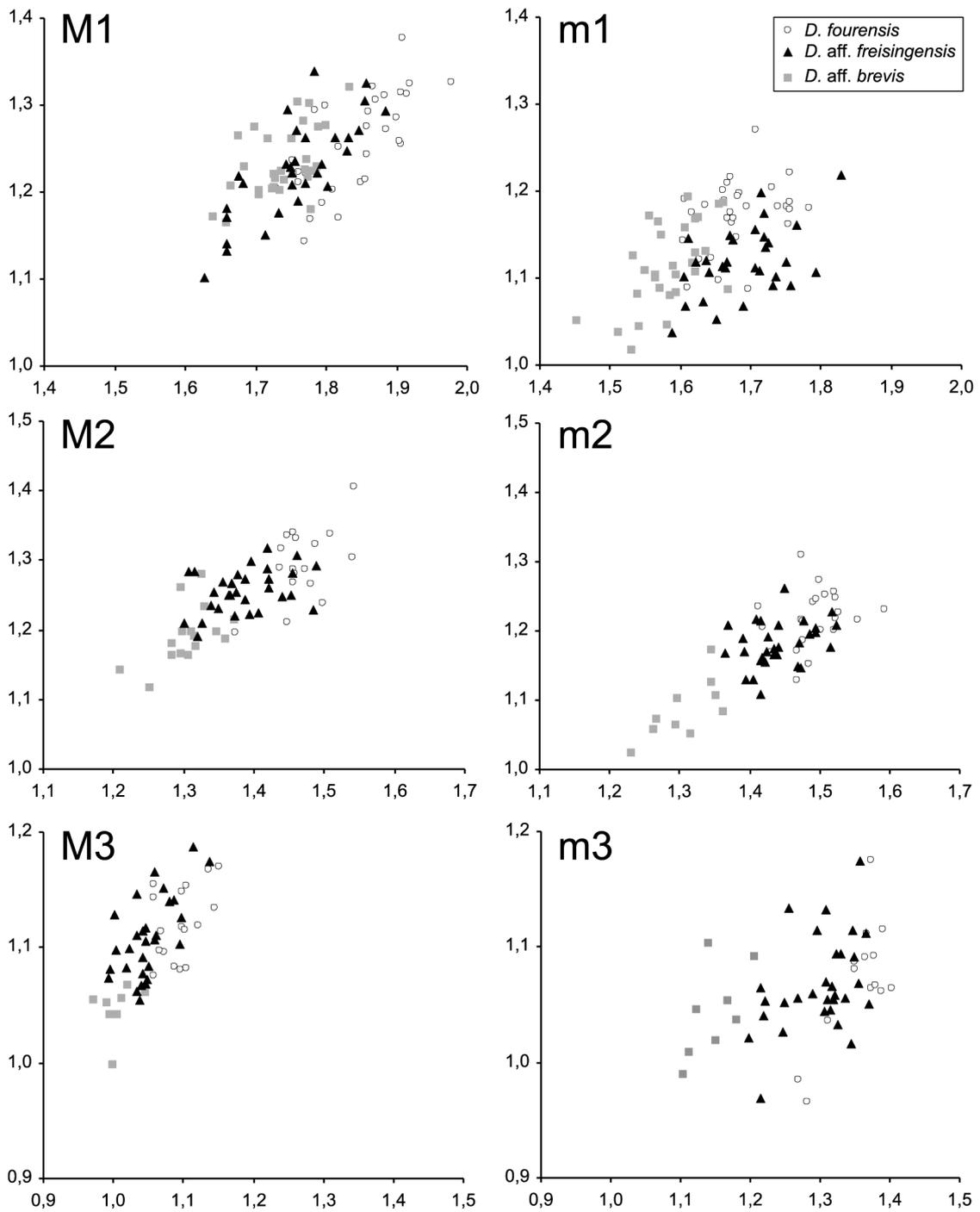


Fig. 10 – Distribution des dimensions (en mm) des molaires des trois espèces de *Democricetodon* (Longueur en abscisse et largeur en ordonnée) dans le gisement de CD24.

*Vermes 2 D. fourensis* (matériel inédit + matériel publié ; Pl. 6 fig. 26-38)  
1981 – *Democricetodon cf. freisingensis* Fahlbusch – Engesser, p. 925, fig. 17a

	n	N	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	CV	N	lmin	lmax	lmoy	ET	CV
M1	2	1			2,20			1			1,56		
M2	3	2	1,68	1,72	1,70	0,028	1,647	2	1,56	1,56	1,56	0,000	0,000
M3	2	1			1,32			1			1,44		
m1	2	1			2,00			1			1,32		
m2	2	1			1,74			1			1,44		
m3	2	1			1,56			1			1,36		

Tab. 45 – Mesures des dents de *D. fourensis* de *Vermes 2*, d'après Engesser et al. (1981). Pour les abréviations se reporter au tableau 1.

M1 sup. : L'antérocone est long, large, nettement individualisé du protocone. L'une des deux dents présente un antérocone avec une tendance à la division. L'antérolophide est connecté soit droit dans l'axe de la dent, soit linguement. L'antérocone avec un début de division présente, dans sa partie labiale, un début de deuxième antérolophule incomplet. Les antérolophes labial et lingual sont longs. Les mésolophes sont longs mais n'atteignent pas le bord de la dent. L'ensemble des sinus, mésosinus, antérosinus et postérosinus sont larges et fermés par des cingulum fortement développés. Sur le contour de la dent en vue occlusale, le métacône ressort nettement du côté labial et l'antérocone est particulièrement long, l'angle externe de la bordure labiale est très fortement développé.

M2 sup. : La connexion au paracône est toujours double. Le mésolophe est de taille moyenne à longue, il peut atteindre le bord labial (1/3), il n'est pas vestigial ni absent. Les antérolophes sont fortement développés, sur deux des dents l'antérolophe lingual est particulièrement long et vient entourer le protocone se prolongeant par le cingulum lingual qui ferme le sinus. L'antérosinus et le protosinus sont larges sur deux des dents et peu développés sur la troisième, par contre le sinus est large sur l'ensemble des dents observées. Le postérolophe est également toujours fortement développé tant en largeur qu'en longueur.

M3 sup. : La structure de la dent semble assez simple, avec un axiolophe complet, un métalophule qui touche le bord de la dent. Il n'y a pas mésolophe ni de néo-mésolophe ni de néo-métalophule. Les antérolophes sont bien développés, longs, mais délimitent un antérosinus et un protosinus peu larges. Dans la partie proximale, l'hypocône est très développé de plus on observe la tendance à la formation d'un postérolophe lingual qui se caractérise par un repli très marqué de l'email, partant du l'hypocône. Ce repli très long rejoint presque l'antérolophe lingual au niveau du protocone.

m1 inf. : L'antéroconide est simple de forme sub-triangulaire ou sub-carré. Sur une des deux dents l'antéroconide est déporté du côté lingual avec une tendance à la division. L'antérolophulide est droit ou orienté linguement. L'antérolophide lingual est très peu développé, alors que l'antérolophide labial est très large, long et vient au contact du protoconide. Le cingulum labial qui ferme le sinus est également fortement développé. La forme générale des dents se caractérise par un sinus et un postérosinus larges, ainsi que par une forme allongée du à une largeur distale très peu supérieure à la largeur proximale. Aucun ectomésolophide n'est observable. Du côté lingual, le mésolophide est long, il atteint le bord de la dent sur l'une des deux dents.

m2 inf. : Le mésolophe est présent sur les deux dents, moyen ou long. L'antérolophide labial est très développé, il atteint le protoconide, peut aussi contourner ce dernier et présenter une continuité avec le cingulum qui ferme le sinus. Il délimite également un protosinus large.

m3 inf. : Les dents sont de forme triangulaire, avec une partie proximale longue et beaucoup moins large que la partie distale. Le sinus est à la fois long et étroit, il fait face dans la partie linguale à un entoconide court et très épais. Le mésolophide est soit absent soit vestigial. L'antérolophide labial est très long, il arrive au niveau du protoconide et peut présenter une continuité avec le cingulum qui ferme le sinus. L'antérolophide lingual, est très court mais bien individualisé du métaconide.

Discussion : La forme des premières molaires est caractéristique de *D. fourensis*, avec un angle externe sur la bordure labiale des M1 très marqué et un antérocone très long comme chez la population de Four. De même pour les m1, l'antérolophulide est long et l'antéroconide peut présenter une division. Les données biométriques indiquent également un rapport longueur/largeur équivalent à la population de Four, plus faible que chez *D. freisingensis* et *D. gaillardi*.

---

### Caractères morphologiques communs

La description de ces différentes populations, celle de CD24 en particulier, permet de mieux appréhender la variabilité morphologique au sein de l'espèce. Ainsi, certains caractères diagnostiques sont soumis à une forte variabilité, tels que l'orientation de l'antérolophule, la connexion au paracône ou la division des antérocones(conides).

M1 sup. : L'antérocone est très long, large et très nettement différencié du protocône en vue occlusale. Il montre également une forte tendance à la division. L'antérolophule est généralement simple, orienté lingualement, toutefois il montre une nette tendance au dédoublement avec l'apparition d'un deuxième antérolophule labial. La connexion au paracône peut être simple rétroverse ou double mais pas proverse. La connexion au métacône quant à elle est un peu plus variable, mais est également le plus souvent simple rétroverse ou double. Le développement de l'éperon sur l'antérolophule est variable, de absent à touchant le bord de la dent, par contre le mésolophe est toujours fortement développé. La dent présente une forme caractéristique avec son antérocone très développé et un angle externe très marqué sur la bordure labiale.

M2 sup. : Les antérolophes sont longs, particulièrement du côté lingual ou il peut présenter une continuité avec le cingulum lingual qui ferme le sinus. Le mésolophe est toujours fortement développé. La connexion au paracône est généralement double, elle peut également être simple rétroverse ou proverse dans de rares cas. La connexion au métaconide est très variable, simple rétroverse, simple proverse, simple transverse ou double.

M3 sup. : L'hypocône est fortement développé formant une dent longue. Les antérolophes sont longs et délimitent de larges antérosinus et protosinus. La connexion au paracône peut être double. La morphologie de la partie distale de la dent est souvent complexe avec la coexistence du métalophule, du néo-mésolophe et du néo-métalophule. Sur certaines dent on peut observer une tendance à la formation d'un postérolophe lingual.

m1 inf. : L'antéroconide est de forme sub-triangulaire à sub-carrée et présente une tendance à la division. L'antérolophulide est le plus souvent simple et droit, il peut toutefois être orienté lingualement ou même être double. Le mésolophide est toujours fortement développé, par contre l'ectomésolophide est très variable, il peut être absent ou atteindre le bord labial. Certaines dents montrent un fort développement de l'hypoconide, visible sur le contour de la dent en vue occlusale. Les connexions aux métaconide et entoconide sont toujours simples proverses. Le sinus et le postérosinus sont bien développés.

m2 inf. : L'antérolophide labial est très long et peut dans certains cas former une continuité avec le cingulum labial au niveau du protocône. Le mésolophide est toujours bien développé. Dans quelques cas un ectomésolophide très peu développé peut être observé dans le fond du sinuside.

m3 inf. : L'hypoconide est fortement développé formant une dent longue avec une partie distale large. L'antérolophulide est très long. Le mésolophide est rarement absent, mais sa longueur varie fortement. Le entoconide est court et large, il s'oppose à un sinuside bien développé.

### Homogénéité du matériel fossile

Sur l'ensemble du matériel fossile étudié, la comparaison de la variabilité morphologique et biométrique avec *Oryzomys flavescens* permet de souligner un point important. La forte variabilité de certains caractères morphologiques chez *Oryzomys flavescens* dépasse souvent ce qui est observable sur les *Democricetodon*, ainsi aucun argument ne permet d'affirmer qu'une des populations fossiles étudiées présente une variabilité morphologique anormale. Plus encore, la variabilité morphologique fossile semble parfois plus faible comme l'indique également les coefficients de variation et ce bien que les effectifs fossiles soient souvent inférieurs aux effectifs mesurés sur *Oryzomys flavescens*. Si on considère que la prédation intervient pour une part importante dans les processus d'accumulation de micromammifères (Andrews, 1989; Denys, 1985; Mayhew, 1976), cette variabilité, en apparence moindre pour les fossiles, peut être due à une sélection parmi les populations de rongeurs. A l'inverse, la population de *Oryzomys* provient de captures réalisées dans la cadre d'études sur des écosystèmes actuels, et constitue donc un échantillon non biaisé de la population propre à montrer la vraie variabilité qui existe chez une espèce de Cricetinae.

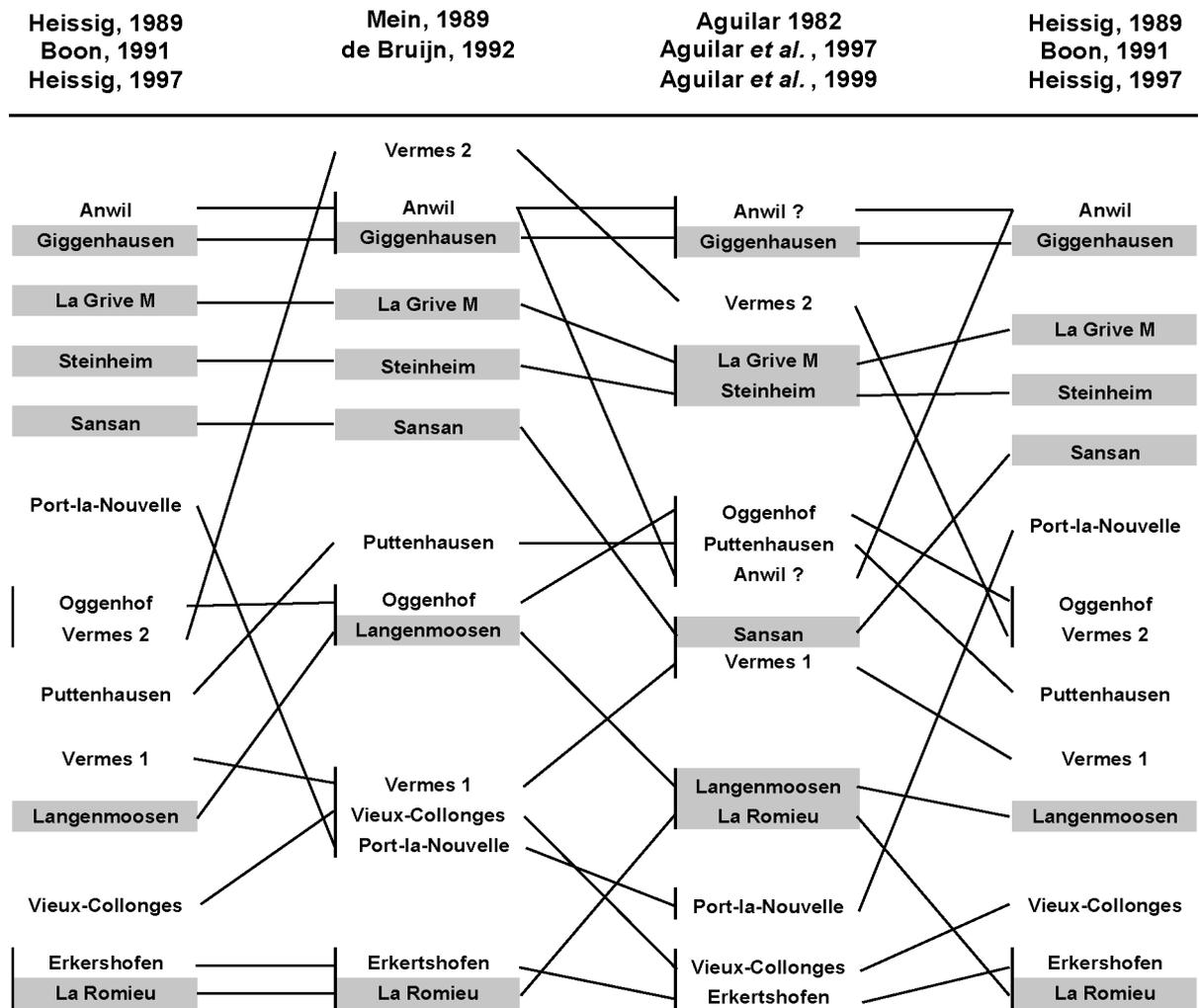
Alors que l'homogénéité des gisements karstiques est discutée (Aguilar et Michaux, 1997; Bolliger, 1997; Denys *et al.*, 1997; Laudet *et al.*, 1997; Sigé et Legendre, 1997), les mêmes données morphologiques et biométriques de cette étude ne permettent pas de mettre en évidence une différence de variabilité entre localités fossiles. Ainsi le matériel des localités karstiques étudiées (La Grive M, Giggenhausen, Vieux-Collonges, CD24, Baixas) ne montre pas plus d'hétérogénéité que celui des autres gisements (Sansan, Chateaufort, Sandelzhausen, Puttenhausen).

### Interprétation phylogénique

L'interprétation des relations phylogéniques au sein du genre *Democricetodon* n'a été que très rarement tentée (Aguilar, 1981; Heissig, 1995; van der Meulen *et al.*, soumis).

Afin de déterminer l'orientation évolutive des caractères morphologiques, la position biochronologique relative des différentes localités doit être prise en compte. Cependant, ces positions biochronologiques relatives font l'objet de discussion entre différents auteurs. Le tableau 46 présente les positions biochronologiques des principaux gisements miocènes moyens selon différents auteurs. Parmi les différences observées, on note que la position relative de certaines localités reste constante : ainsi la succession « La Romieu – Langenmoosen – Sansan – Steinheim – La Grive M – Giggenhausen » reste vraie dans les trois cas. Cette succession de quatre localités pourra donc servir de repère pour fixer l'orientation évolutive de certaines lignées.

Les tableaux 47 à 51 résument le comptage des différents caractères morphologiques pris en compte dans cette interprétation phylogénique. A partir de ces tableaux et des caractères morphologiques décrits précédemment, la figure 11 illustre les différences morphologiques les plus évidentes entre les différentes espèces de *Democricetodon* étudiées.



Tab. 46 – Position chronologique relative des principaux gisements européens d'après différents auteurs : Heissig (1989), Boon (1991) et Heissig (1997); Aguilar (1982) et Aguilar et al. (1997, 1999a) ; Mein (1989) et de Bruijn (1992). Les gisements dont la position chronologique relative ne change pas, entre les différents auteurs, sont représentés en grisé.

M1	0 % <  < 30 % 30 % <  < 70 % 70 % <  < 100 %				antérocone					mésolophe				paracône						
	localité	espèce	N	I II III IV V					I II III IV				I II III IV V VI VII							
La Grive M	<i>D. affinis</i>	208	3	93	3	1	0	0	7	91	2	57	22	22	0	0	0	0		
La Grive L7	<i>D. affinis</i>	223	4	83	7	6	0	0	4	92	4	34	13	53	0	0	0	0		
Vieux-Collonges	<i>D. affinis</i>	28	64	32	4	0	0	0	0	89	11	54	14	32	0	0	0	0		
Bellenberg 2	<i>D. cf. affinis</i>	0																		
Giggenhausen	<i>D. cf. mutilus</i>	1	0	0	100	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0	0	0		
Vermes 2	<i>D. cf. mutilus</i>	8	63	0	38	0	0	0	38	63	0	38	25	38	0	0	0	0		
Puttenhamen	<i>D. mutilus</i>	39	44	33	23	0	0	0	5	82	13	28	23	49	0	0	0	0		
Mohrenhausen	<i>D. mutilus</i>	9	56	33	11	0	0	0	11	89	0	44	11	44	0	0	0	0		
Ebershausen	<i>D. mutilus</i>	11	45	27	27	0	0	0	0	100	0	36	45	18	0	0	0	0		
Vieux-Collonges	<i>D. aff. mutilus</i>	135	77	22	1	0	0	1	2	96	1	72	12	16	0	0	0	0		
Sandelhausen	<i>D. mutilus</i>	8	63	25	0	0	0	0	0	88	13	75	13	13	0	0	0	0		
Vermes 1	<i>D. mutilus</i>	5	80	0	20	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0	0	0		
Edelstetten	<i>D. mutilus</i>	0																		
Langenmoosen	<i>D. mutilus</i>	6	67	17	17	0	0	0	0	0	100	17	50	33	0	0	0	0		
Chateaudon	<i>D. mutilus</i>	14	64	21	14	0	0	0	0	93	7	79	0	21	0	0	0	0		
Bellenberg 2	<i>D. cf. mutilus</i>	4	75	0	25	0	0	0	0	50	50	25	0	75	0	0	0	0		
Bellenberg 1	<i>D. cf. mutilus</i>	8	63	38	0	0	0	0	0	50	50	75	13	0	0	0	13	0		
Ebershausen	<i>D. gracilis</i>	0																		
Ziemetshausen	<i>D. gracilis</i>	4	75	25	0	0	0	0	25	75	0	50	25	25	0	0	0	0		
Puttenhamen	<i>D. gracilis</i>	0																		
Sansan	<i>D. aff. gracilis</i>	104	55	37	9	0	0	0	0	94	6	36	13	52	0	0	0	0		
Vieux-Collonges	<i>D. gracilis</i>	6	100	0	0	0	0	0	0	100	0	83	0	17	0	0	0	0		
Sandelhausen	<i>D. gracilis</i>	10	70	20	10	0	0	0	0	40	60	70	20	10	0	0	0	0		
Vermes 1	<i>D. gracilis</i>	4	0	100	0	0	0	0	0	75	25	100	0	0	0	0	0	0		
Edelstetten	<i>D. gracilis</i>	4	75	0	25	0	0	0	0	50	50	100	0	0	0	0	0	0		
Anwil	<i>D. gaillardi</i>	42	43	19	19	12	0	0	0	21	79	50	17	33	0	0	0	0		
Sansan	<i>D. gaillardi</i>	141	21	28	23	26	1	0	0	31	69	52	18	30	0	0	0	0		
Giggenhausen	<i>D. brevis</i>	6	17	50	33	0	0	0	0	100	0	33	17	50	0	0	0	0		
La Grive M	<i>D. brevis</i>	26	19	31	35	15	0	0	0	4	96	38	8	54	0	0	0	0		
La Grive L7	<i>D. brevis</i>	146	3	68	17	12	0	0	0	4	96	52	8	40	0	0	0	0		
Four n1	<i>D. brevis</i>	3	0	33	67	0	0	0	0	67	33	0	0	100	0	0	0	0		
CD24	<i>D. aff. brevis</i>	45	13	44	20	22	0	0	0	13	87	80	0	18	0	0	2	0		
Anwil	<i>D. aff. brevis</i>	52	42	31	21	6	0	0	2	67	31	17	13	69	0	0	0	0		
Giggenhausen	<i>D. freisingensis</i>	13	46	23	15	15	0	0	0	8	92	15	38	46	0	0	0	0		
La Grive M	<i>D. aff. freisingensis</i>	7	14	0	43	43	0	0	0	14	86	57	0	43	0	0	0	0		
La Grive L7	<i>D. aff. freisingensis</i>	39	3	41	15	41	0	0	0	15	85	23	0	77	0	0	0	0		
Four n1	<i>D. aff. freisingensis</i>	2	0	0	50	50	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0		
CD24	<i>D. aff. freisingensis</i>	400	4	55	23	19	0	0	0	20	80	81	0	20	0	0	0	0		
Vermes 2	<i>D. fourensis</i>	2	0	0	50	50	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0	0	0		
Four n3-4	<i>D. fourensis</i>	5	0	0	0	100	0	0	0	40	60	0	0	100	0	0	0	0		
Four n2	<i>D. fourensis</i>	6	0	17	0	83	0	0	0	17	83	0	0	100	0	0	0	0		
Four n1	<i>D. fourensis</i>	2	0	50	0	50	0	0	0	50	50	0	50	50	0	0	0	0		
CD24	<i>D. fourensis</i>	132	8	46	19	27	0	0	1	17	82	61	0	39	0	0	0	0		

Tab. 47 – Résumé du comptage des principaux morphotypes observables sur les M1 de *Democricetodon* pour l'ensemble des gisements étudiés. Le gisement, le nom de l'espèce et l'effectif sont indiqués en début de ligne. Dans la matrice, le nombre est en pourcentage.

-Antérocone : I-antérocone simple ; II-antérocone déporté du côté labial ; III-début de division de l'antérocone ; IV-nette division de l'antérocone ; V-forte division de l'antérocone avec séparation des cuspides labiale et linguale

-Mésolophe : I-mésolophe absent ; II-mésolophe vestigial ; III-mésolophe de taille intermédiaire ; IV-mésolophe long, atteignant le bordure labiale

-Paracône : I-connexion simple rétroverse ; II-connexion simple rétroverse avec un début de connexion antérieure ; III-connexion double ; IV-connexion simple proverse avec un début de connexion postérieure ; V-connexion simple proverse ; VI-connexion transverse ; VII-connexion absente

# M1

0 % < 30 %  
30 % < 70 %  
70 % < 100 %

localité	espèce	N	métacône							éperon sur antérolophule				antérolophule					
			I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V	VI
La Grive M	<i>D. affinis</i>	208	99	0	1	0	0	0	0	75	0	19	5	0	100	0	0	0	0
La Grive L7	<i>D. affinis</i>	223	100	0	0	0	0	0	0	50	0	47	4	0	100	0	0	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. affinis</i>	28	93	0	0	0	0	4	4	96	4	0	0	0	100	0	0	0	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. affinis</i>	0																	
Giggenhausen	<i>D. cf. mutilus</i>	1	100	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0
Vermes 2	<i>D. cf. mutilus</i>	8	88	13	0	0	0	0	0	88	13	0	0	13	0	88	0	0	0
Puttenhamen	<i>D. mutilus</i>	39	95	0	0	0	3	0	3	82	8	10	0	15	64	13	0	0	0
Mohrenhausen	<i>D. mutilus</i>	9	78	22	0	0	0	0	0	67	22	11	0	0	100	0	0	0	0
Ebershausen	<i>D. mutilus</i>	11	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	18	36	36	0	9	0
Vieux-Collonges	<i>D. aff. mutilus</i>	135	91	0	0	0	0	7	2	73	1	1	0	3	74	0	0	0	0
Sandelhausen	<i>D. mutilus</i>	8	100	0	0	0	0	0	0	88	13	0	0	0	100	0	0	0	0
Vermes 1	<i>D. mutilus</i>	5	100	0	0	0	0	0	0	40	60	0	0	0	100	0	0	0	0
Edelstetten	<i>D. mutilus</i>	0																	
Langenmoosen	<i>D. mutilus</i>	6	83	17	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Chateaufredon	<i>D. mutilus</i>	14	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	79	21	0	0	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. mutilus</i>	4	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Bellenberg 1	<i>D. cf. mutilus</i>	8	86	0	0	0	0	13	0	88	13	0	0	0	100	0	0	0	0
Ebershausen	<i>D. gracilis</i>	0																	
Ziemetshausen	<i>D. gracilis</i>	4	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	25	75	0	0	0
Puttenhamen	<i>D. gracilis</i>	0																	
Sansan	<i>D. aff. gracilis</i>	104	80	8	4	0	0	3	5	99	1	0	0	18	68	13	0	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. gracilis</i>	6	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Sandelzhausen	<i>D. gracilis</i>	10	100	0	0	0	0	0	0	90	10	0	0	0	80	20	0	0	0
Vermes 1	<i>D. gracilis</i>	4	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Edelstetten	<i>D. gracilis</i>	4	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Anwil	<i>D. gaillardi</i>	42	79	14	7	0	0	0	0	0	0	26	74	5	36	52	0	2	0
Sansan	<i>D. gaillardi</i>	141	70	14	6	0	4	1	6	16	14	43	26	3	58	36	0	1	0
Giggenhausen	<i>D. brevis</i>	6	83	0	0	0	0	17	0	0	33	50	17	0	100	0	0	0	0
La Grive M	<i>D. brevis</i>	26	88	8	0	0	4	0	0	12	0	42	46	100	0	0	0	0	0
La Grive L7	<i>D. brevis</i>	146	90	6	3	0	0	0	1	6	5	41	47	40	41	4	0	13	2
Four n1	<i>D. brevis</i>	3	67	0	33	0	0	0	0	33	0	67	0	33	0	67	0	0	0
CD24	<i>D. aff. brevis</i>	45	60	16	9	0	2	13	0	11	9	40	40	20	40	16	0	24	0
Anwil	<i>D. aff. brevis</i>	52	79	13	6	2	0	0	0	33	15	21	31	27	63	4	0	6	0
Giggenhausen	<i>D. freisingensis</i>	13	62	38	0	0	0	0	0	0	0	0	100	15	77	0	0	8	0
La Grive M	<i>D. aff. freisingensis</i>	7	86	0	14	0	0	0	0	0	0	14	86	86	0	0	0	14	0
La Grive L7	<i>D. aff. freisingensis</i>	39	62	36	3	0	0	0	0	3	0	28	69	38	36	5	0	21	0
Four n1	<i>D. aff. freisingensis</i>	2	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	50	50	0	0	0	0
CD24	<i>D. aff. freisingensis</i>	400	75	0	4	0	1	1	0	6	7	33	55	22	60	3	0	15	0
Vermes 2	<i>D. fourensis</i>	2	100	0	0	0	0	0	0	50	50	0	0	0	0	50	50	0	0
Four n3-4	<i>D. fourensis</i>	5	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	80	20	0	0	0	0
Four n2	<i>D. fourensis</i>	6	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	67	0	0	0	33	0
Four n1	<i>D. fourensis</i>	2	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	50	50	0	0	0	0
CD24	<i>D. fourensis</i>	132	89	0	6	0	1	2	3	27	14	59	18	23	67	4	0	6	0

Tab. 48 – Résumé du comptage des principaux morphotypes observables sur les M1 de *Democricetodon* pour l'ensemble des gisements étudiés. Le gisement, le nom de l'espèce et l'effectif sont indiqués en début de ligne. Dans la matrice, le nombre est en pourcentage.

-Métacône : I-connexion simple rétroverse ; II-connexion simple rétroverse avec un début de connexion antérieure ; III-connexion double ; IV-connexion simple proverse avec un début de connexion postérieure ; V-connexion simple proverse ; VI-connexion transverse ; VII-connexion absente

-Eperon sur l'antérolophule : I-éperon absent ; II-éperon vestigial ; III-éperon de taille intermédiaire ; IV-éperon long, atteignant le bordure labiale

-Antérolophule : I-antérolophule connecté lingualemment sur l'antérocône ; II-antérolophule droit, connecté dans l'axe de la dent ; III-antérolophule connecté labialement sur l'antérocône ; IV-début de dédoublement de l'antérolophule ; V-antérolophule double ; VI-déconnexion de l'antérolophule et de l'antérocône

M2		0 % < 30 %				30 % < 70 %				70 % < 100 %										
		mésolophe				paracône							métacône							
localité	espèce	N	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	V	VI	VII
La Grive M	<i>D. affinis</i>	190	0	5	81	15	0	7	91	2	1	0	0	69	0	22	0	1	0	1
La Grive L7	<i>D. affinis</i>	112	0	1	92	7	2	12	87	0	0	0	0	73	12	12	0	2	0	2
Vieux-Collonges	<i>D. affinis</i>	13	0	0	85	15	0	8	92	0	0	0	0	23	8	31	0	31	0	8
Bellenberg 2	<i>D. cf. affinis</i>	0																		
Giggenhausen	<i>D. cf. mutilus</i>	0																		
Vermes 2	<i>D. cf. mutilus</i>	5	0	0	60	40	0	0	100	0	0	0	0	40	0	0	0	0	40	20
Puttenhamen	<i>D. mutilus</i>	32	0	3	81	16	6	0	88	3	3	0	0	31	6	0	0	31	25	6
Mohrenhausen	<i>D. mutilus</i>	4	25	0	50	25	0	0	100	0	0	0	0	50	0	0	0	0	50	0
Ebershausen	<i>D. mutilus</i>	4	0	25	75	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. aff. mutilus</i>	75	0	0	92	8	0	0	88	9	3	0	0	13	0	29	0	29	23	5
Sandelhausen	<i>D. mutilus</i>	7	0	0	100	0	0	14	57	0	0	0	0	0	43	14	0	29	14	0
Vermes 1	<i>D. mutilus</i>	12	0	17	58	25	8	8	75	0	0	8	0	83	0	0	0	8	0	8
Edelstetten	<i>D. mutilus</i>	0																		
Langenmoosen	<i>D. mutilus</i>	20	0	0	30	70	0	0	90	0	10	0	0	35	0	5	0	25	25	10
Chateaufredon	<i>D. mutilus</i>	16	0	0	63	38	0	19	56	0	13	0	0	6	0	0	0	50	44	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. mutilus</i>	8	0	0	63	38	0	0	75	13	13	0	0	38	0	0	0	50	13	0
Bellenberg 1	<i>D. cf. mutilus</i>	10	0	0	40	60	0	0	80	10	0	10	0	20	0	0	0	60	20	0
Ebershausen	<i>D. gracilis</i>	0																		
Ziemetshausen	<i>D. gracilis</i>	6	0	0	83	17	0	0	100	0	0	0	0	67	0	0	0	33	0	0
Puttenhamen	<i>D. gracilis</i>	0																		
Sansan	<i>D. aff. gracilis</i>	39	3	3	72	23	0	0	72	0	23	5	0	8	0	31	5	38	10	8
Vieux-Collonges	<i>D. gracilis</i>	7	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	57	0	0	0	29	0	14
Sandelhausen	<i>D. gracilis</i>	11	0	0	36	64	0	0	73	18	9	0	0	0	0	0	0	73	27	0
Vermes 1	<i>D. gracilis</i>	5	0	0	20	80	20	0	80	0	0	0	0	20	0	0	0	80	0	0
Edelstetten	<i>D. gracilis</i>	4	0	0	50	50	0	0	100	0	0	0	0	50	0	0	0	0	50	0
Anwil	<i>D. gaillardii</i>	72	0	0	18	82	3	8	89	0	0	0	0	36	26	35	0	1	0	1
Sansan	<i>D. gaillardii</i>	26	0	0	15	85	15	0	85	0	0	0	0	35	23	38	0	0	4	0
Giggenhausen	<i>D. brevis</i>	5	0	0	40	60	0	0	100	0	0	0	0	0	20	40	0	0	40	0
La Grive L7	<i>D. brevis</i>	69	0	0	10	90	0	1	99	0	0	0	0	26	30	39	0	3	0	1
La Grive M	<i>D. brevis</i>	10	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	30	10	50	0	10	0	0
Four n1	<i>D. brevis</i>	2	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
CD24	<i>D. aff. brevis</i>	16	0	0	19	81	0	0	94	0	6	0	0	6	31	31	0	6	0	0
Anwil	<i>D. aff. brevis</i>	18	0	0	0	100	0	0	0	0	22	78	0	28	0	0	0	28	44	0
Giggenhausen	<i>D. freisingensis</i>	8	0	0	50	50	0	13	88	0	0	0	0	38	25	38	0	0	0	0
La Grive M	<i>D. aff. freisingensis</i>	3	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0
La Grive L7	<i>D. aff. freisingensis</i>	15	0	0	7	93	0	0	100	0	0	0	0	0	13	87	0	0	0	0
Four n1	<i>D. aff. freisingensis</i>	1	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
CD24	<i>D. aff. freisingensis</i>	17	0	0	24	76	0	0	100	0	0	0	0	24	12	53	0	12	0	0
Vermes 2	<i>D. fourensis</i>	3	0	0	100	0	0	33	33	33	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
Four n3-4	<i>D. fourensis</i>	4	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	50	25	25	0	0
Four n2	<i>D. fourensis</i>	4	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	75	0	25	0	0
Four n1	<i>D. fourensis</i>	1	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
CD24	<i>D. fourensis</i>	104	0	0	27	73	6	0	88	0	7	0	0	34	0	57	0	7	1	1

Tab. 49 – Résumé du comptage des principaux morphotypes observables sur les M2 de *Democricetodon* pour l'ensemble des gisements étudiés. Le gisement, le nom de l'espèce et l'effectif sont indiqués en début de ligne. Dans la matrice, le nombre est en pourcentage.

-Mésolophe : I-mésolophe absent ; II-mésolophe vestigial ; III-mésolophe de taille intermédiaire ; IV-mésolophe long, atteignant le bordure labiale  
 -Paracône : I-connexion simple rétroverse ; II-connexion simple rétroverse avec un début de connexion antérieure ; III-connexion double ; IV-connexion simple proverse avec un début de connexion postérieure ; V-connexion simple proverse ; VI-connexion transverse ; VII-connexion absente  
 -Métacône : I-connexion simple rétroverse ; II-connexion simple rétroverse avec un début de connexion antérieure ; III-connexion double ; IV-connexion simple proverse avec un début de connexion postérieure ; V-connexion simple proverse ; VI-connexion transverse ; VII-connexion absente

m1

0 % < █ < 30 %  
 30 % < █ < 70 %  
 70 % < █ < 100 %

localité	espèce	N	antéroconide					mésolophide				métaconide							ectomésolophide				antérolophulide					
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V	VI	VII	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V	VI
			☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐
La Grive M	<i>D. affinis</i>	200	6	93	1	1	0	2	7	78	14	0	0	0	0	100	0	1	95	0	6	0	0	31	78	2	0	0
La Grive L7	<i>D. affinis</i>	216	8	91	1	0	0	0	2	84	14	0	0	0	0	99	0	1	72	0	23	5	0	20	67	0	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. affinis</i>	13	85	15	0	0	0	23	23	46	8	0	0	0	0	85	0	15	100	0	0	0	0	69	31	0	0	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. affinis</i>	0																										
Giggenhausen	<i>D. cf. mutilus</i>	2	0	100	0	0	0	0	0	50	50	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0
Vermes 2	<i>D. cf. mutilus</i>	5	80	0	20	0	0	0	0	80	20	0	0	20	0	60	0	20	80	0	0	20	0	60	40	0	0	0
Puttenhausen	<i>D. mutilus</i>	39	28	67	3	0	0	0	5	85	10	0	0	0	0	97	0	3	82	8	3	8	0	33	56	0	0	5
Mohrenhausen	<i>D. mutilus</i>	9	22	67	11	0	0	11	33	67	0	0	0	0	0	100	0	0	89	0	0	11	0	22	78	0	0	0
Ebershausen	<i>D. mutilus</i>	2	50	50	0	0	0	0	50	50	0	0	0	0	0	100	0	0	50	50	0	0	0	50	50	0	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. aff. mutilus</i>	90	96	4	0	0	0	2	9	84	4	0	0	0	0	100	0	0	93	4	1	1	0	90	9	0	1	0
Sandelhausen	<i>D. mutilus</i>	4	50	50	0	0	0	0	0	50	50	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	25	75	0	0	0
Vermes 1	<i>D. mutilus</i>	10	100	0	0	0	0	0	0	80	20	0	0	0	0	100	0	0	80	20	0	0	0	100	0	0	0	0
Edelstetten	<i>D. mutilus</i>	4	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	75	0	25	0	0	25	75	0	0	0
Langenmoosen	<i>D. mutilus</i>	13	46	54	0	0	0	0	8	85	8	0	0	0	0	100	0	0	92	8	0	0	0	62	38	0	0	0
Chateaudon	<i>D. mutilus</i>	14	57	43	0	0	0	0	0	93	7	0	0	0	0	86	0	14	86	0	7	7	0	57	43	0	0	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. mutilus</i>	7	29	71	0	0	0	0	0	86	14	0	0	0	0	86	0	14	100	0	0	0	0	71	29	0	0	0
Bellenberg 1	<i>D. cf. mutilus</i>	7	29	43	14	14	0	0	14	86	0	0	0	0	0	86	0	14	86	0	0	14	0	100	0	0	0	0
Ebershausen	<i>D. gracilis</i>	13	0	100	0	0	0	8	23	69	0	0	0	0	0	92	8	0	100	0	0	0	0	23	69	0	0	8
Ziemetshausen	<i>D. gracilis</i>	3	0	100	0	0	0	33	0	67	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	33	67	0	0	0
Puttenhausen	<i>D. gracilis</i>	5	100	0	0	0	0	0	20	80	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Sansan	<i>D. aff. gracilis</i>	86	52	43	5	0	0	0	1	73	27	0	0	1	0	84	0	15	99	1	0	0	0	64	35	0	0	1
Vieux-Collonges	<i>D. gracilis</i>	20	100	0	0	0	0	0	20	75	5	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	70	30	0	0	0
Sandelzhausen	<i>D. gracilis</i>	10	50	50	0	0	0	0	10	90	0	0	0	0	0	100	0	0	90	10	0	0	0	80	20	0	0	0
Vermes 1	<i>D. gracilis</i>	5	100	0	0	0	0	0	40	60	0	0	0	0	0	100	0	0	60	40	0	0	0	100	0	0	0	0
Edelstetten	<i>D. gracilis</i>	4	25	75	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0
Anwil	<i>D. gaillardi</i>	57	32	28	26	7	2	0	0	0	100	0	0	0	0	82	0	18	19	23	9	49	0	26	49	0	16	4
Sansan	<i>D. gaillardi</i>	116	13	35	30	21	1	0	0	5	97	0	0	0	0	91	0	9	25	22	12	41	2	20	59	0	14	2
Giggenhausen	<i>D. brevis</i>	3	100	0	0	0	0	0	0	33	67	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0
La Grive M	<i>D. brevis</i>	42	10	79	12	0	0	0	0	7	93	0	0	0	2	98	0	0	10	2	38	50	5	55	38	0	2	0
La Grive L7	<i>D. brevis</i>	243	6	93	2	1	0	0	0	1	99	0	0	0	4	96	0	0	6	4	6	84	0	70	22	0	6	2
Four n1	<i>D. brevis</i>	1	100	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0
CD24	<i>D. aff. brevis</i>	46	24	61	7	9	0	0	0	4	96	0	0	0	0	93	0	7	43	15	20	22	0	2	59	20	0	20
Anwil	<i>D. aff. brevis</i>	44	48	45	5	2	0	0	2	39	59	0	0	9	18	68	0	0	50	25	7	18	0	5	48	43	0	5
Giggenhausen	<i>D. freisingensis</i>	10	0	20	50	20	0	0	0	0	100	0	0	0	0	90	0	10	0	10	20	70	0	10	30	20	30	0
La Grive M	<i>D. aff. freisingensis</i>	17	0	65	18	18	0	0	0	35	65	0	0	0	0	100	0	0	0	0	94	6	0	0	88	6	6	0
La Grive L7	<i>D. aff. freisingensis</i>	23	0	78	13	9	0	0	0	48	96	0	0	0	0	100	0	0	0	0	4	96	0	0	91	0	9	0
Four n1	<i>D. aff. freisingensis</i>	0																										
CD24	<i>D. aff. freisingensis</i>	371	2	70	19	9	0	0	0	15	85	0	0	0	0	100	0	0	22	24	17	36	0	4	57	18	19	0
Vermes 2	<i>D. fourensis</i>	2	0	50	50	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0
Four n34	<i>D. fourensis</i>	5	0	80	0	20	0	20	0	0	80	0	0	0	0	100	0	0	100	0	0	0	20	40	40	0	0	0
Four n2	<i>D. fourensis</i>	3	0	33	67	0	0	0	33	33	33	0	0	0	0	100	0	0	33	33	33	0	0	100	0	0	0	0
Four n1	<i>D. fourensis</i>	0																										
CD24	<i>D. fourensis</i>	125	13	82	3	2	0	0	0	8	92	0	0	0	0	89	0	11	45	20	26	9	0	97	3	0	0	0

Tab. 50 – Résumé du comptage des principaux morphotypes observables sur les m1 de *Democricetodon* pour l'ensemble des gisements étudiés. Le gisement, le nom de l'espèce et l'effectif sont indiqués en début de ligne. Dans la matrice, le nombre est en pourcentage.

-Antéroconide : I-antéroconide simple ; II-antéroconide déporté du côté lingual ; III-début de division de l'antéroconide ; IV-nette division de l'antéroconide ; V-forte division de l'antéroconide avec séparation des cuspidés labiale et linguale

-Mésolophide : I-mésolophide absent ; II-mésolophide vestigial ; III-mésolophide de taille intermédiaire ; IV-mésolophide long, atteignant le bordure linguale

-Métaconide : I-connexion simple rétroverse ; II-connexion simple rétroverse avec un début de connexion antérieure ; III-connexion double ; IV-connexion simple proverse avec un début de connexion postérieure ; V-connexion simple proverse ; VI-connexion transverse ; VII-connexion absente

-Ectomésolophide : I-crête absente ; II-crête vestigial ; III-crête de taille intermédiaire ; IV-crête longue, atteignant le bordure labiale

-Antérolophulide : I-antérolophulide connecté labialement sur l'antéroconide ; II-antérolophulide droit, connecté dans l'axe de la dent ; III-antérolophulide connecté lingualement sur l'antéroconide ; IV-début de dédoublement de l'antérolophulide ; V-antérolophulide double ; VI-déconnexion de l'antérolophulide et de l'antéroconide

m2		0 % <  < 30 %			30 % <  < 70 %			70 % <  < 100 %		
		mésolophide				ectomésolophide				
		I	II	III	IV	I	II	III	IV	
localité	espèce	N								
La Grive M	<i>D. affinis</i>	207	5	10	81	4	100	0	0	0
La Grive L7	<i>D. affinis</i>	58	10	9	78	3	91	9	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. affinis</i>	8	25	25	50	0	100	0	0	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. affinis</i>	2	0	0	100	0	100	0	0	0
Giggenhausen	<i>D. cf. mutilus</i>	2	0	0	0	100	100	0	0	0
Vermes 2	<i>D. cf. mutilus</i>	5	0	20	80	0	100	0	0	0
Puttenhamen	<i>D. mutilus</i>	49	8	16	73	2	94	2	4	0
Mohrenhausen	<i>D. mutilus</i>	3	33	0	67	0	100	0	0	0
Ebershausen	<i>D. mutilus</i>	4	25	50	25	0	100	0	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. aff. mutilus</i>	72	21	21	58	0	99	1	0	0
Sandelhausen	<i>D. mutilus</i>	7	14	0	86	0	100	0	0	0
Vermes 1	<i>D. mutilus</i>	8	0	0	100	0	100	0	0	0
Edelstetten	<i>D. mutilus</i>	0								
Langenmoosen	<i>D. mutilus</i>	13	0	0	100	0	85	15	0	0
Chateaudon	<i>D. mutilus</i>	15	0	0	93	7	100	0	0	0
Bellenberg 2	<i>D. cf. mutilus</i>	7	0	14	86	0	100	0	0	0
Bellenberg 1	<i>D. cf. mutilus</i>	4	0	0	100	0	100	0	0	0
Ebershausen	<i>D. gracilis</i>	1	0	100	0	0	100	0	0	0
Ziemetshausen	<i>D. gracilis</i>	4	50	0	50	0	100	0	0	0
Puttenhamen	<i>D. gracilis</i>	0								
Sansan	<i>D. aff. gracilis</i>	44	23	16	57	5	100	0	0	0
Vieux-Collonges	<i>D. gracilis</i>	7	0	29	71	0	100	0	0	0
Sandelzhausen	<i>D. gracilis</i>	10	10	20	70	0	100	0	0	0
Vermes 1	<i>D. gracilis</i>	3	0	67	33	0	100	0	0	0
Edelstetten	<i>D. gracilis</i>	0								
Anwil	<i>D. gaillardi</i>	78	0	0	1	99	44	23	0	33
Sansan	<i>D. gaillardi</i>	27	0	0	7	93	26	30	4	41
Giggenhausen	<i>D. brevis</i>	5	0	0	80	20	80	20	0	0
La Grive L7	<i>D. brevis</i>	53	2	2	6	91	43	8	9	40
La Grive M	<i>D. brevis</i>	20	5	15	40	40	55	0	5	40
Four n1	<i>D. brevis</i>	1	0	100	0	0	100	0	0	0
CD24	<i>D. aff. brevis</i>	10	0	0	10	90	100	0	0	0
Anwil	<i>D. aff. brevis</i>	46	0	2	35	63	63	9	2	7
Giggenhausen	<i>D. freisingensis</i>	9	0	0	0	100	11	33	0	56
La Grive M	<i>D. aff. freisingensis</i>	4	0	0	25	75	0	0	0	100
La Grive L7	<i>D. aff. freisingensis</i>	3	0	0	0	100	0	0	0	100
Four n1	<i>D. aff. freisingensis</i>	1	0	0	100	0	100	0	0	0
CD24	<i>D. aff. freisingensis</i>	66	0	0	8	92	92	3	0	5
Vermes 2	<i>D. fourensis</i>	2	0	0	100	0	100	0	0	0
Four n3-4	<i>D. fourensis</i>	7	0	0	43	57	71	0	0	29
Four n2	<i>D. fourensis</i>	4	0	0	100	0	25	0	75	0
Four n1	<i>D. fourensis</i>	1	0	0	100	0	0	100	0	0
CD24	<i>D. fourensis</i>	23	0	0	22	78	83	17	0	0

Tab. 51 – Résumé du comptage des principaux morphotypes observables sur les m2 de *Democricetodon* pour l'ensemble des gisements étudiés. Le gisement, le nom de l'espèce et l'effectif sont indiqués en début de ligne. Dans la matrice, le nombre est en pourcentage.

-Mésolophide : I-mésolophide absent ; II-mésolophide vestigial ; III-mésolophide de taille intermédiaire ; IV-mésolophide long, atteignant le bordure linguale

-Ectomésolophide: I-crête absente ; II-crête vestigial ; III-crête de taille intermédiaire ; IV-crête longue, atteignant le bordure labiale

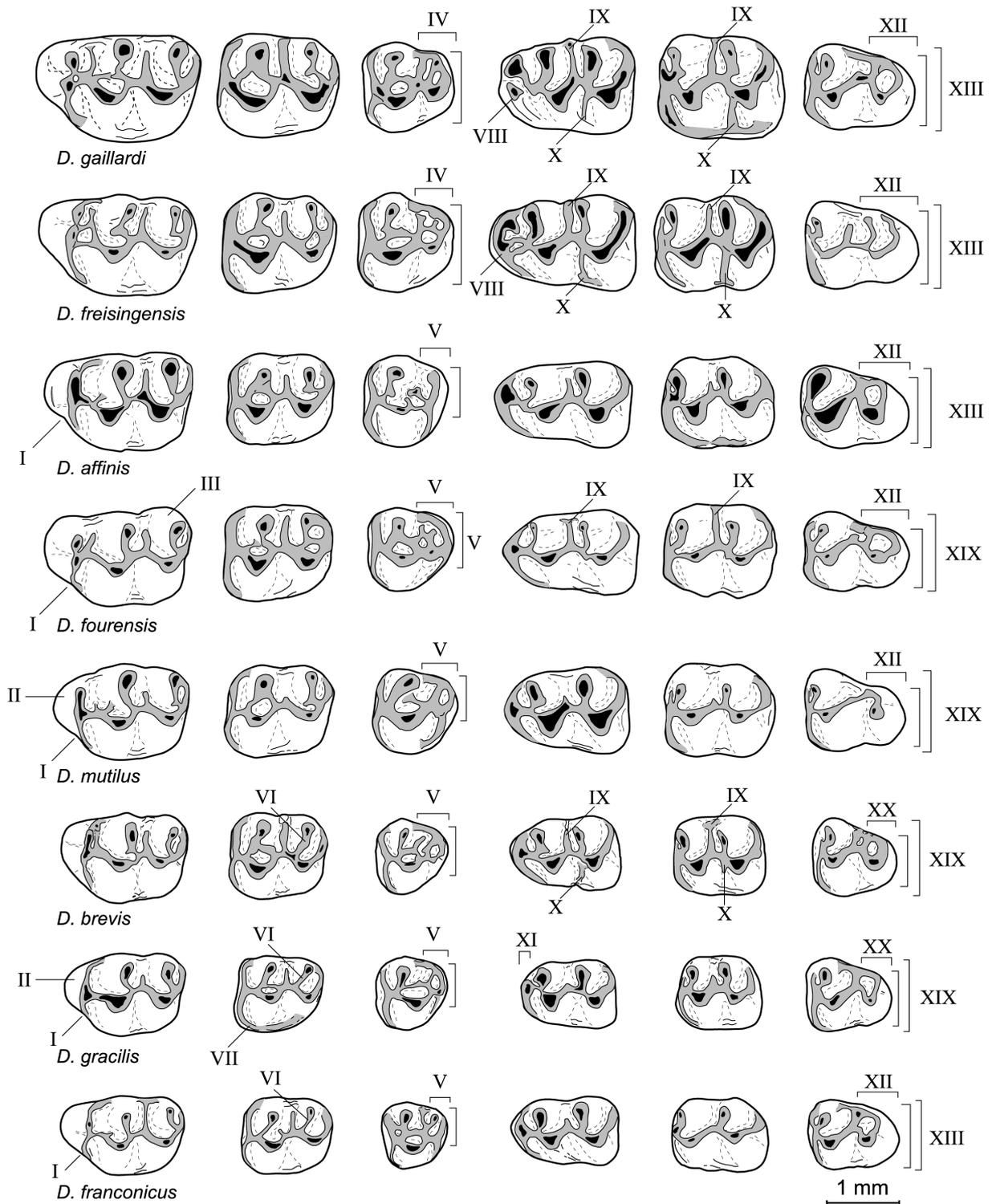


Fig. 11 – Synthèse des différences morphologiques entre les espèces de *Democricetodon* étudiées  
 I-différenciation fréquente de l'antérocone par rapport au protocone ; II-antérocone étroit ; III-métacône très développée, ressortant sur le contour en vue occlusale ; IV-partie postérieure de la M3 fortement développée ; V-partie postérieure de la M3 faiblement développée ; VI-connexion proverse au métacône fréquente ; VII-continuité fréquente entre l'antérolophe lingual et le cingulum ; VIII-forte division de l'antéroconide ; IX-mésolophide long atteignant souvent la bordure linguale ; X-ectomésolophide fortement développé ; XI-antéroconide très court avec un antérolophulide réduit au minimum ; XII-partie postérieure de la m3 allongée ; XIII-partie postérieure de la M3 large en comparaison de la partie antérieure ; XIX-partie postérieure de la M3 étroite en comparaison de la partie antérieure ; XX-partie postérieure de la m3 courte

*D. affinis* (fig. 12)

L'antérocone long et large, les troisièmes molaires avec un hypocône (conide) bien développé et l'allongement de la forme des m1 sont des critères qui suggèrent un lien phylogénique entre *D. cf. affinis* de Bellenberg 2 et *D. affinis* de Vieux-Collonges et de La grive M et L7. Dans ce contexte, ce sont les différences observées entre Vieux-Collonges et La Grive M qui permettent de fixer l'orientation évolutive des caractères morphologiques.

Sur les M1, on remarque une légère augmentation de la division de l'antérocone, une diminution du mésolophe et l'apparition d'un éperon sur l'antérolophule. Sur les m1, on observe une division de l'antéroconide, l'apparition d'un ectomésolophide, une tendance de l'antérolophulide à s'orienter lingualement et à se dédoubler, et peut être également une légère tendance au raccourcissement du mésolophide. Sur les M2, un raccourcissement du mésolophe et sur les m2 un léger raccourcissement du mésolophide.

Quant à la forme des dents, elle change peu. Les principales évolutions sont : un élargissement de l'antérocone et un déplacement lingual par rapport à l'axe de la dent sur les M1, un élargissement de la partie distale des m1. Parallèlement à ce changement de forme, la figure 12 n'illustre aucune augmentation de taille significative.

Dans ce contexte, le *D. cf. affinis* de Bellenberg 2 semble s'intégrer dans la lignée *D. affinis* tant par sa taille que par la forme des 2 dents étudiées toutefois plus de matériel est nécessaire pour vérifier cette hypothèse et estimer la variabilité morphologique.

De même une partie de la population de *D. mutilus* de Langenmoosen montre une ressemblance forte avec *D. affinis*, ce qui semble indiquer une différenciation entre *D. mutilus* et *D. affinis*. Si tel est le cas le même phénomène devrait être observable chez *D. cf. affinis* de Bellenberg 2.

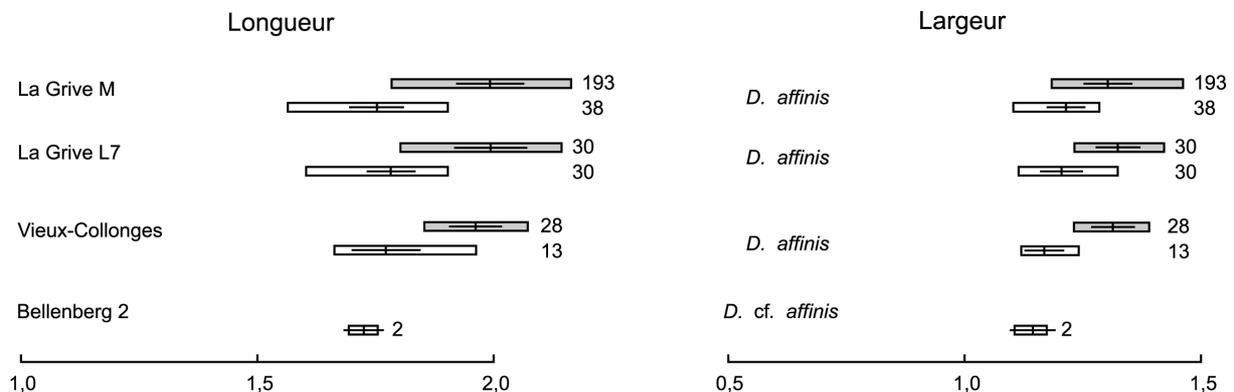


Fig. 12 – Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. affinis*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé.

*D. mutilus* (fig. 13)

Parmi les différents gisements où l'espèce a été reconnue au cours de cette étude, l'orientation évolutive des caractères morphologiques peut être établie en partant des différentes localités de Bavière étudiées par Boon (1991).

De façon générale, la morphologie change peu au cours du temps. Sur les M1, on note toutefois une légère tendance à l'apparition d'une division sur l'antérocone, un raccourcissement du mésolophe, le dédoublement de la connexion au paracône et le développement d'un éperon sur l'antérolophule. Sur les m1, les gisements les plus récents semblent présenter une tendance au dédoublement de l'antéroconide et l'orientation lingual de l'antérolophulide. Sur les M2, les différents caractères

présente une forte variabilité, on note toutefois une diminution du mésolophe. Enfin sur les m2, on observe une diminution notable du mésolophide.

Concernant la forme des dents, elle change également peu, toutefois dans certains gisements, parmi les plus récents, on peut remarquer une plus grande variabilité du développement des hypocônes (conides), se traduisant par un rallongement de ces dents. Toutefois ces observations sont marginales et ne caractérisent pas forcément une tendance au rallongement des troisièmes molaires. La taille, quant à elle, change fortement au cours du temps (fig. 13). La taille augmente fortement entre Bellenberg 1 et Vermes 1 et semble ensuite se stabiliser. Les *D. cf. mutilus* de Vermes 2 et Giggenhausen présentent toutefois des tailles nettement supérieures. On note que dans ce contexte, que les arguments morphologiques et biométriques donnent un âge pour Chateaufredon plus récent que Bellenberg, alors que les *Megacricetodon* indiquent un âge plus ancien (Aguilar *et al.* 1999). Ces âges relatifs contradictoires suggèrent une interprétation prudente quant à la place des populations de Bellenberg au sein de cette lignée.

Dans l'ensemble, l'espèce *D. mutilus* présente une morphologie très proche de *D. gracilis*. Lorsque les deux espèces coexistent, elles se différencient très bien biométriquement cependant ces variations de taille au cours du temps rendent la distinction entre *D. gracilis* et *D. mutilus* difficile lorsque les deux espèces ne coexistent pas au sein de la même localité : un *D. mutilus* ancien et de petite taille reste difficilement différenciable d'un *D. gracilis* de grande taille.

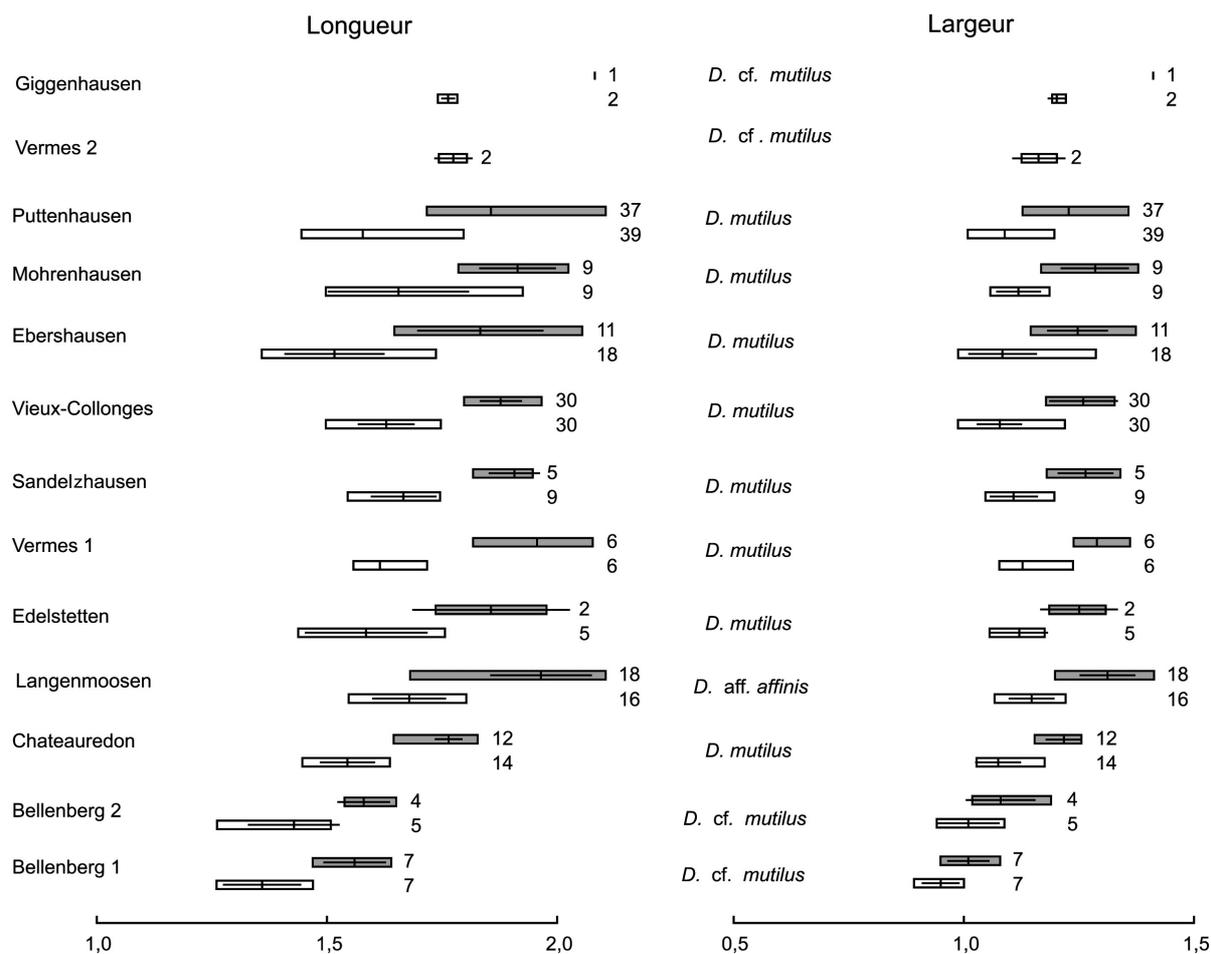


Fig. 13– Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. mutilus*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé

*D. gracilis* (fig. 14)

L'âge relatif des localités de Bavière (Boon, 1991) permet de proposer une polarisation des caractères morphologiques. Cependant les effectifs de *D. gracilis* dans chaque gisements sont faibles et sa morphologie change peu au cours du temps. Sur les M1, on observe toutefois un diminution de mésolophe et un dédoublement de la connexion au paracône ainsi qu'une légère tendance de l'antérolophule à s'orienter labialement. Sur les m1, l'antéroconide se divise légèrement, le mésolophide diminue et l'antérolophulide s'oriente lingualemment. Enfin, sur les M2 et les m2 une légère diminution des mésolophes(ides) est également observable. Enfin, les faibles effectif mesurés ne permettent pas de déterminer avec précision l'évolution de la taille. On note toutefois une forte augmentation de la taille entre Edelstetten et Vieux-Collonges puis une diminution jusqu'à Ebershausen.

La population de *D. cf. gracilis* de Sansan présente une morphologie qui diffère des autres *D. gracilis* par la variabilité des caractères morphologiques. La forme des antérocones et antéroconides est également beaucoup plus variable. Cette variabilité morphologique semble indiquer un début de différenciation qui tendrait vers *D. aff. brevis*. Néanmoins sur le plan biométrique *D. gracilis* de Sansan s'intègre parfaitement dans l'évolution de taille de la lignée (fig. 14).

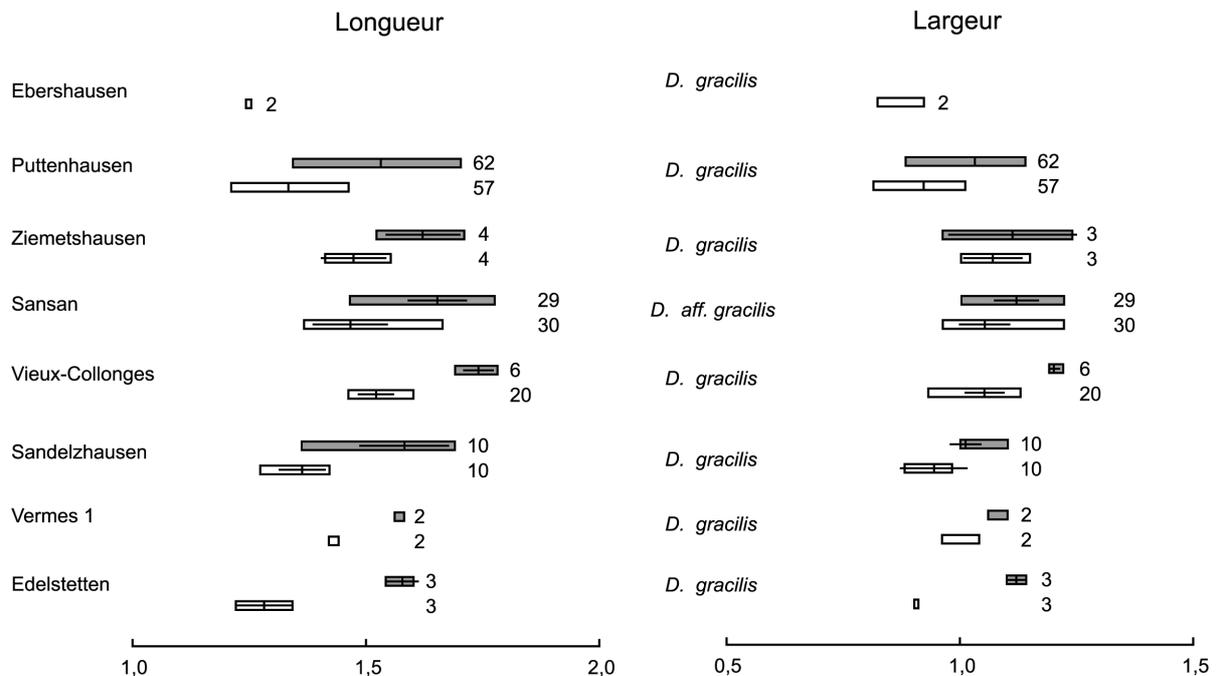


Fig. 14 – Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. gracilis*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé

*D. gaillardi* (fig. 15)

Les populations de *D. gaillardi* de Sansan et Anwil sont particulièrement semblables. La formes des molaires est la même dans les deux gisements, les premières et troisièmes molaires sont à la fois longues et d'aspect massif avec des cuspidés très développées. L'antéroconé est très long et très large, rarement différencié du protocône. A l'inverse sur les m1, l'antéroconide est plutôt court mais également d'aspect massif. Les troisièmes molaires se caractérisent par des hypocônes(conides) très développés, toutefois l'hypoconide de m3 est étroit donnant à la dent une forme triangulaire.

Néanmoins, si la forme ne varie pas entre les deux gisements, quelques différences morphologiques sont observables. Dans cette étude, le matériel de Steinheim n'a pas pu être vu, donc seules deux

localités contiennent l'espèce *D. gaillardi*, l'orientation des caractères morphologiques repose sur l'a priori (non vérifié) que Sansan est bien plus ancien que Anwil. Sur les M1, l'antérocone est moins divisé et le mésolophe plus long à Anwil. On note également que la connexion au métacône est plus complexe à Sansan avec un métalophule qui peut être transverse, proverse ou absent. Sur les m1, l'antéroconide est moins divisé à Anwil mais le mésolophide semble légèrement plus développé. Enfin aucune différence significative n'est observable entre les deux localités sur les M2 et m2. Cette évolution morphologique entre Sansan et Anwil s'accompagne d'une augmentation de taille (fig. 15). On note par ailleurs que la population de *D. romeviensis* de La Romieu telle qu'elle est décrite par Freudenthal (1963) présente des similarités morphologiques avec *D. gaillardi*. Toutefois, l'espèce a été définie sur une m3 ce qui rend difficile la comparaison entre les deux espèces étant donnée la variabilité morphologique de cette molaire. La possibilité que *D. romeviensis* soit l'ancêtre de *D. gaillardi* n'est cependant pas à exclure suivant l'hypothèse d'une augmentation de taille et d'une division des antérocones(conides) au cours du temps.

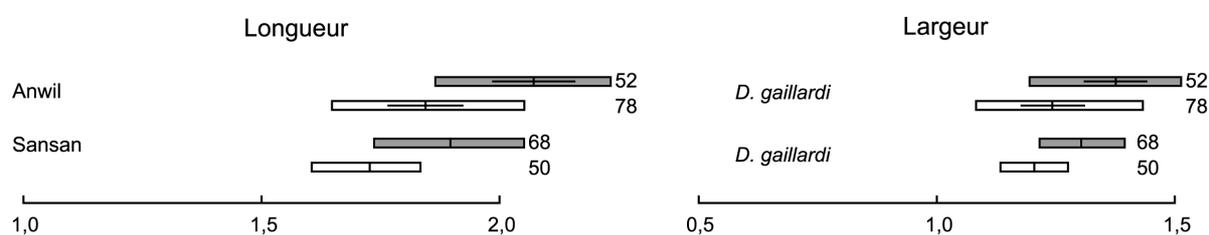


Fig. 15 – Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. gaillardi*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé.

### *D. brevis* (fig. 16)

*D. brevis* présente une morphologie caractéristique que l'on retrouve dans les localités de la région de Lyon ainsi qu'à Giggenhausen. Les troisièmes molaires sont très courtes, comme chez *D. gracilis*, mais souvent plus complexes dans leur topologie. La partie antérieure des premières molaires est également très courte et l'antérocone n'est jamais bien différencié du protocône. L'orientation des caractères morphologiques repose sur la succession de trois localités « Anwil – La Grive M – Giggenhausen ». Dans ce cas l'âge plus ancien de Anwil repose sur les précédentes observations de l'espèce *D. gaillardi* qui suggère un âge plus proche de Sansan. La position chronologique relative de CD24 correspond à l'état morphologique de sa population de *D. aff. brevis* au sein de cette succession. Sur les M1, on observe une légère augmentation de la division de l'antérocone, un allongement du mésolophe et le passage d'une connexion variable à une connexion simple rétroverse pour le métacône. Sur les m1, un fort développement de l'ectomésolophide ainsi qu'un passage d'antérolophulide orienté lingualemment à une orientation droite. Sur les M2, la connexion au paracône passe de proverse à double et la connexion au métacône se dédouble également. Enfin sur les m2, aucun changement significatif ne semble intervenir. La taille évolue fortement entre Anwil et CD24 mais semble ensuite se stabiliser (fig. 16). Toutefois Giggenhausen présente une taille nettement inférieure à La Grive M ainsi que des différences morphologiques qui peuvent être interprétées comme une différenciation géographique de l'espèce *D. brevis* dont la répartition semble assez restreinte.

On peut noter également que la variabilité morphologique observée à Anwil et CD24 est souvent supérieure aux autres populations de *D. brevis*. Or ces deux populations se caractérisent morphologiquement par des formes intermédiaires entre *D. gracilis* et *D. brevis*. Ainsi cette variabilité

peut être interprétée comme le résultat d'une différenciation récente de l'espèce *D. brevis* à partir de l'espèce *D. gracilis*. Les deux dents de *Democricetodon* de petite taille signalées dans le gisement plus ancien de Port-la-Nouvelle (Legendre, 1982) et initialement déterminées comme *D. brevis* présentent une morphologie typique de *D. gracilis* : un antérocone simple, étroit et nettement différencié du protocône sur la M1 et un antéroconide simple sur la m1.

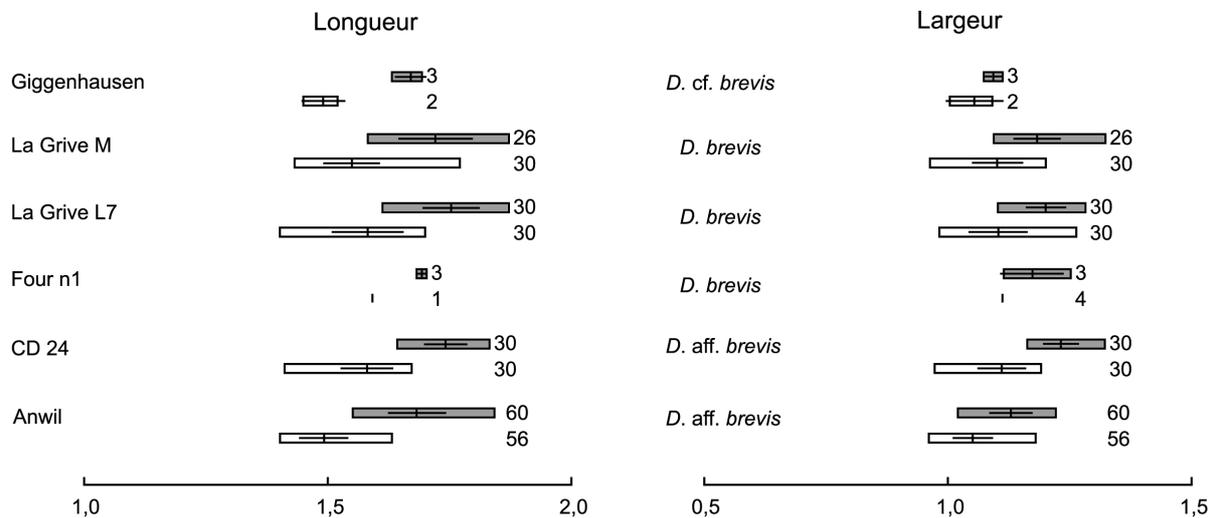


Fig. 16 – Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. brevis*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé

#### *D. freisingensis* (fig. 17)

Comme *D. gaillardi*, cette espèce est un *Democricetodon* de grande taille avec une morphologie complexe par le développement important des crêtes et des cuspides. Cependant, *D. freisingensis* présente quelques différences notables sur le contour de ses molaires par rapport à *D. gaillardi*. Sur les premières molaires, l'antérocone est plus souvent différencié du protocône que chez *D. gaillardi* et l'antéroconide est généralement plus long. Sur les troisièmes molaires, les hypocônes (conides) sont très développés, parfois plus que chez *D. gaillardi*, l'hypoconide des m3 en particulier est souvent plus large. Ainsi d'après la forme des molaires, *D. freisingensis* ne semble pas pouvoir être rattaché à une lignée *D. gaillardi*.

Considérant comme pour *D. brevis* que CD24 est plus ancien que La Grive M, l'orientation des caractères morphologiques est établie selon la succession « CD24 – La Grive M – Giggenhausen ». Sur les M1, on note une augmentation de la division de l'antérocone, un dédoublement de la connexion au paracône et un développement de l'éperon sur l'antérolophule. Sur les m1, on observe une augmentation de la division de l'antéroconide, un allongement du mésolophide et un développement de l'ectomésolophide. Enfin sur les M2 un passage proverse à rétroverse des connexions au métacône et sur les m2 un développement de l'ectomésolophide. Ces changements morphologiques s'accompagnent d'une importante augmentation de taille (fig. 17).

Toutefois la population de Giggenhausen ne s'intègre pas parfaitement dans cette évolution morphologique. En effet la division de l'antérocone est moindre que chez les autres populations de Giggenhausen. On note par ailleurs que *D. freisingensis* présente également une différence avec *D. aff. freisingensis* sur le contour de ses molaires : les premières et troisièmes molaires sont plus allongées chez *D. freisingensis* de Giggenhausen. Cependant, comme pour *D. brevis*, rien ne permet d'exclure

une différenciation géographique de l'espèce. Les effectifs issus de Giggenhausen étant assez faibles plus de matériel est nécessaire pour vérifier la possible appartenance de *D. freisingensis* à cette lignée.

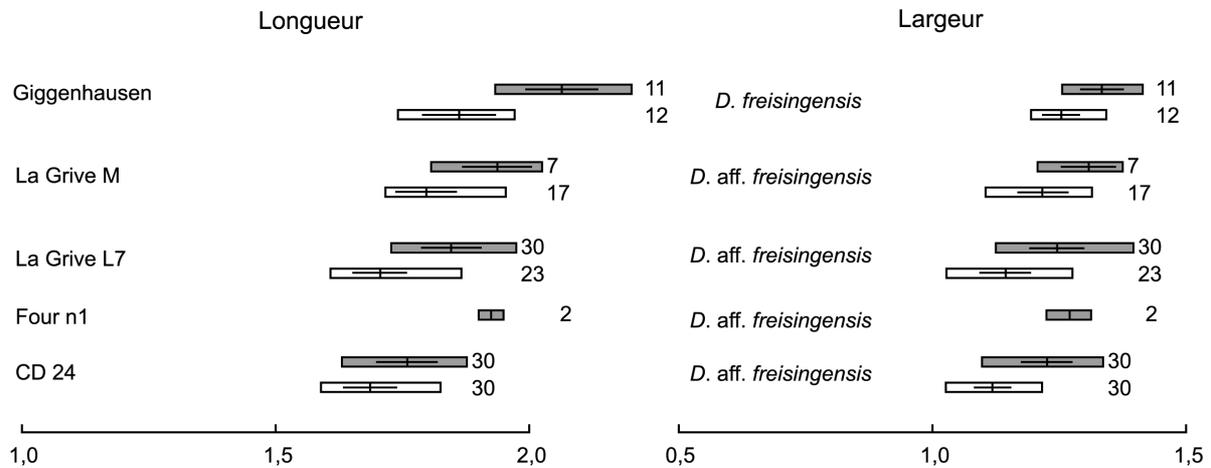


Fig. 17 – Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. freisingensis*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé

#### *D. fourensis* (fig. 18)

L'espèce *D. fourensis* se distingue des autres espèces par un antérocône très développé et divisé, une bordure labiale de la M1 à angle externe et des crêtes et éperons très développés sur les molaires supérieures.

Le peu de matériel disponible pour les localités de Four et de Vermes 2 ne permet pas de fixer l'orientation évolutive des caractères morphologiques avec certitude, néanmoins la très forte similarité permet de proposer une lignée *D. fourensis* partant de la localité CD24 jusqu'à la localité Vermes 2.

Sur les M1, on observe une forte division de l'antérocône, un allongement du mésolophe et une réduction de l'éperon sur l'antérolophule. Sur les m1, on observe une division de l'antéroconide et une légère tendance à la réduction du mésolophide.

En l'absence d'informations sur la polarisation évolutive des caractères morphologiques, la forte division des antérocônes(conides) et le développement des crêtes chez *D. freisingensis* de Giggenhausen seraient compatibles avec une appartenance à cette lignée. Par ailleurs on remarque que la forme des premières et troisièmes molaires chez *D. freisingensis* reste proche de *D. fourensis*, avec un antérocône fortement développé, un angle externe sur la bordure labiale des M1 et des hypocônes(conides) très développés sur les troisièmes molaires.

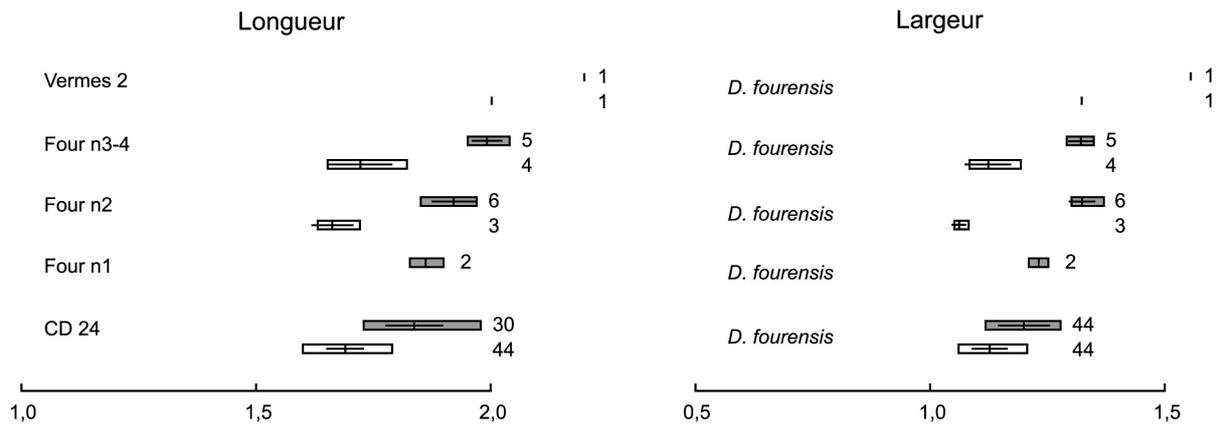


Fig. 18 – Mesurations en mm des premières molaires supérieures (en gris) et inférieures (en blanc) au sein de la lignée *D. fourensis*. Pour chaque population de molaires une barre indique la valeur maximale, minimale, la moyenne ainsi que l'écart type associé

De manière générale, *D. fourensis* et *D. gaillardi*, sont des *Democricetodon* de grande taille présentant un très fort développement des antérocones (conides) sur les premières molaires et un fort développement également des hypocones (conides) sur les troisièmes molaires. Bien qu'il soit probable que cette forme a évolué au cours du temps, la rareté de ce type de morphologie chez *Democricetodon* amène à penser que ces deux taxons peuvent appartenir à un même ensemble, pouvant être du à un ancêtre commun. Malgré une forme apparemment différente, *D. sudrei* Aguilar et al. 1999 est un autre *Democricetodon* de grande taille, présentant également des antérocones (conides) sur les premières molaires et des hypocones (conides) sur les troisièmes molaires bien développés. Il pourrait ainsi appartenir à ce même ensemble.

#### *D. franconicus*

*D. franconicus* se différencie des autres espèces de *Democricetodon* d'abord par sa forme. Sur la M1, l'antérocone est fin, assez long et très nettement différencié du protocone. Sur la m1, l'antéroconide est court et de forme arrondie, toujours simple. De manière générale, l'individualisation très nette de l'antérocone semble indiquer une affinité avec *D. mutilus* et *D. gracilis* qui partagent le même caractère morphologique.

Une partie du travail réalisée sur les *Democricetodon* du Languedoc-Roussillon (matériel inédit ; Aguilar *in sched*) a également permis de repérer une lignée localisée dans la cette région partant de l'espèce *D. franconicus* pour mener à des formes à morphologie simple et de grande taille. Une telle lignée ne serait par ailleurs pas un cas isolé puisque van der Meulen et al., (article sous presse) propose entre autre une synonymie entre *Democricetodon* et *Fahlbushia* pour les espèces *F. koenigswaldi* (Freudenthal, 1963), *F. darocensis* (Freudenthal, 1963), *F. larteti* (Schaub 1925) et *F. crusafonti* Agustí 1978. En effet, dans le bassin de Calatayud-Teruel, une lignée de Cricetinae partant de *D. franconicus* peut être suivie dans de nombreux niveaux stratigraphiquement superposés et permet de suivre une évolution *D. franconicus*-*D. koenigswaldi*-*D. larteti*-*D. crusafonti*.

L'ensemble des observations faites sur les lignées de *Democricetodon* proposées permet d'établir une interprétation phylogénique de l'évolution du genre au cours du Miocène moyen du nord de l'Europe occidentale (fig. 19). L'évolution du genre *Democricetodon* est déjà évidente en comparant la diversité et la disparité des espèces présentes du début à la fin du Miocène moyen. Au début du Miocène

moyen, les espèces de *Democricetodon* sont généralement de forme simple, assez proches les unes des autres, et de taille petite. A la fin du Miocène moyen, les formes sont beaucoup plus variées et les évolutions de taille peuvent être opposées (*D. brevis* diminue en taille alors que *D. fourensis* augmente fortement en taille).

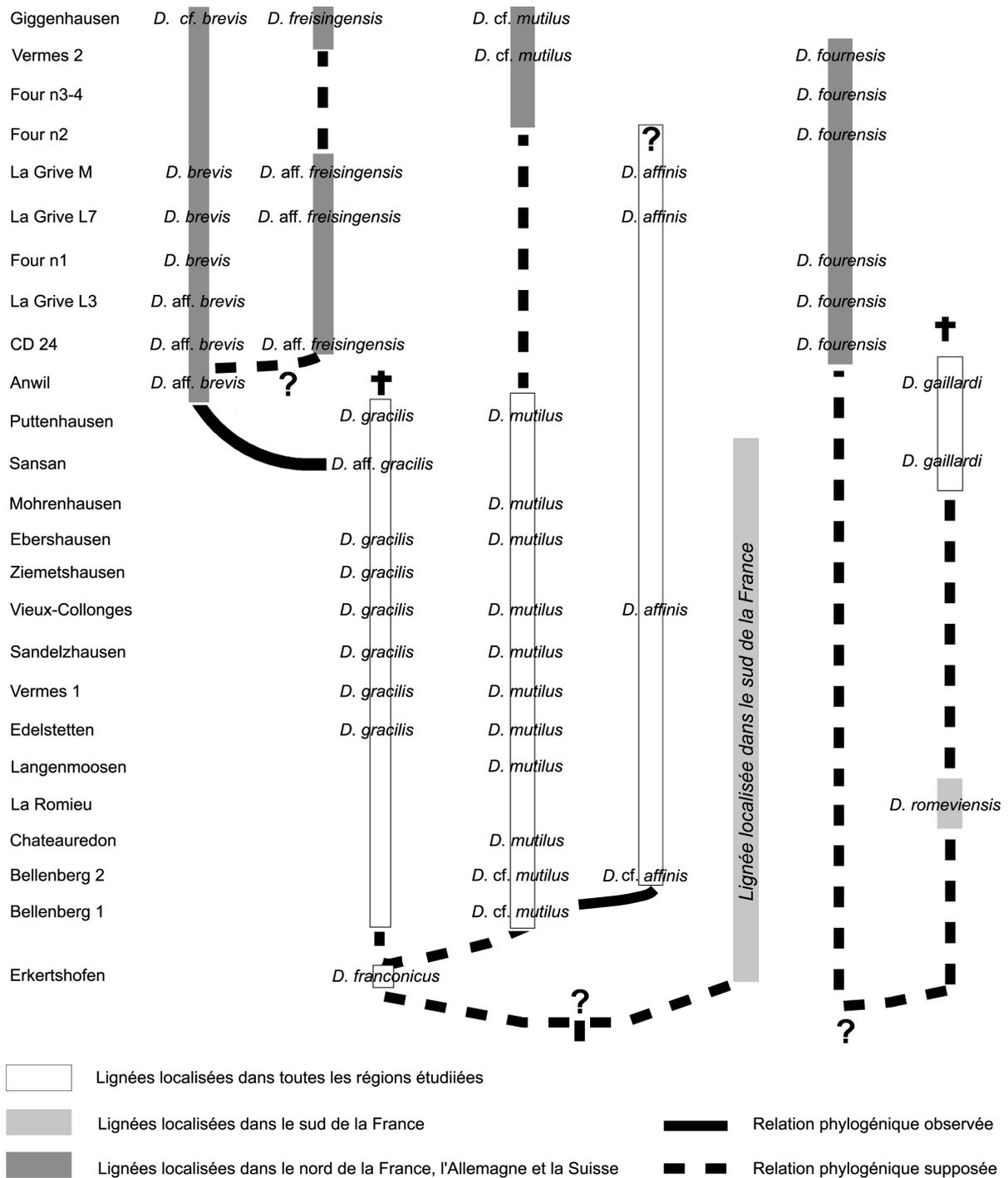


Fig. 19 – Interprétation évolutive du genre *Democricetodon* au Miocène moyen en Europe de l'ouest. Les relations phylogéniques supposées sont uniquement fondées sur les affinités morphologiques des espèces. Pour chaque lignée décrite dans ce travail, la répartition géographique (nord de l'Europe de l'ouest, sud de l'Europe de l'ouest ou toute l'Europe de l'ouest) est indiquée par un couleur blanche ou grisée.

Mais c'est la répartition géographique de ces lignées qui permet d'entrevoir la dynamique du genre *Democricetodon* durant cette période. En effet, cette répartition semble se réduire au cours du temps, et la majorité des nouvelles espèces de *Democricetodon* apparaissant à la fin du Miocène moyen semblent cantonnées au nord de l'Europe occidentale (Centre-Est, Allemagne), alors que le genre *Democricetodon* est rare en Espagne à la même époque. De plus la disparition de certaines espèces de *Democricetodon* (*D. gracilis*, *D. gaillardi*) semble intervenir à la même période (cette période correspondant aux biozones MN 6 et MN 7). On note également une disparition de la plupart des formes simples de *Democricetodon*, les espèces restant dans le nord de l'Europe présentant généralement une tendance à la division des cuspides et à l'allongement des crêtes.

Au final, toutes ces observations indiquent une dynamique du genre *Democricetodon* principalement contrôlée par un facteur paléogéographique, induisant une évolution des paléoenvironnements ainsi qu'une différenciation entre l'environnement du Nord et du Sud de l'Europe à cette période.

Remarques :

- Il semble qu'au terme de leur évolution au sein d'une lignée, la morphologie des *Democricetodon* tend vers des morphologies complexes. Pour cette raison la détermination de certaines formes de *Democricetodon* et leur attribution à une lignée sont rendues difficiles. Ainsi *D. gaillardi* et *D. freisingensis* présentent de nombreux points communs : division des antérocônes et antéroconides, développement maximal des crêtes et des éperons, allongement des dents. Dans ce cas, seules une interprétation évolutive de la systématique et une prise en compte de caractères sur la forme des dents semblent permettre une distinction entre les différentes espèces de *Democricetodon*.
- La disparition des formes simples de *Democricetodon* et la tendance presque générale à la complexification de la morphologie des dents peuvent alors être liées à une évolution environnementale générale et non pas à une tendance évolutive intrinsèque du groupe. La morphologie complexe pouvant alors être interprétée d'un point de vue morpho-fonctionnelle comme une adaptation plus efficace des dents à la mastication dans un nouveau type d'environnement.



## Biochronologie

Les résultats obtenus à partir de l'étude systématique du genre *Democricetodon* suggèrent une révision de l'âge relatif de certaines localités. Dans un premier temps, une révision d'une partie de la faune de rongeurs des gisements de la région de Lyon a été effectuée pour permettre de mieux fixer leur cadre biochronologique. Et dans un deuxième temps le cas de quelques gisements européens est discuté en regard des résultats obtenus sur les *Democricetodon*.

### Région de Lyon

Les différents gisements du Miocène moyen de la région de Lyon, utilisés dans cette thèse, sont présentés ici avec des précisions sur certaines espèces. Des données biométriques et morphologiques sur les Sciuridae, Gliridae, Eomyidae et Cricetinae, issues pour une part de données inédites fournies par P. Mein, permettent de fixer la position chronologique relative de ces localités.

Une synthèse des Cricetinae de la région de Lyon est donnée dans le tableau 52.

	<i>Cricetodon aureus</i>	<i>Cricetodon meini</i>	<i>Cricetodon jotae</i>	<i>Cricetodon albanensis</i>	<i>Cricetodon</i> sp.	<i>Democricetodon gracilis</i>	<i>Democricetodon mutilus</i>	<i>Democricetodon brevis</i>	<i>Democricetodon fourensis</i>	<i>Democricetodon affinis</i>	<i>Democricetodon aff. freisingensis</i>	<i>Eumyarion bifidus</i>	<i>Eumyarion weinrurteri</i>	<i>Eumyarion latior</i>	<i>Renzimys lacombai</i>	<i>Fahlbuschia darocensis</i>	<i>Fahlbuschia larteti</i>	<i>Fahlbuschia</i> sp.	<i>Hispanomys bijugatus</i>	<i>Hispanomys decedens</i>	<i>Lartetomys mirabilis</i>	<i>Karydomys zapfei</i>	<i>Megacricetodon lappi</i>	<i>Megacricetodon bourgeoisi/gersii</i>	<i>Megacricetodon gersii-lemartinelli</i>	<i>Megacricetodon gregarius</i>	<i>Megacricetodon</i> sp.	<i>Megacricetodon collongensis/mino</i>	<i>Megacricetodon minor</i>	<i>Megacricetodon similis</i>	<i>Megacricetodon minutus</i>	<i>Melissiodon dominans</i>	<i>Anomalomys minor</i>	<i>Anomalomys gaudryi</i>	<i>Neocometes similis</i>				
Four n3-4		?																																					
Four n2																																							
La Grive M																																							
La Grive L7																																							
Four n1																																							
La Grive L5																																							
La Grive L3																																							
CD24																																							
Vieux-Collonges	+	+				+	+					+	+										+	+															

présence supposée     
  présence observée

Tab. 52 – Synthèse des 36 espèces de Cricetinae trouvés dans les gisements de la région de Lyon

### Vieux-Collonges

Vieux-Collonges est un remplissage karstique qui se trouve au nord-ouest de Lyon. Actuellement, la faune extraite de cette localité est la plus diversifiée connue dans le Néogène d'Europe (Mein, 1958; Guérin et Mein, 1971; Mein and Freudenthal, 1971), avec 111 espèces de mammifères. Du fait de l'abondance et de la diversité de la faune, de nombreuses espèces coexistent au sein du remplissage karstique, indiquant des âges contradictoires en regard du contexte biochronologique établi (Mein, 1975; de Bruijn *et al.*, 1992). Ainsi l'âge communément admis, reposant sur l'assemblage spécifique au sein du gisement, est nettement plus ancien que La Grive M et recouvre la fin de la biozone MN4 et le début de la biozone MN5. Cette datation, intermédiaire entre deux biozones laisse penser que le remplissage du gisement peut être un mélange issu de différentes périodes. Cependant, l'étude de *D. gracilis*, *D. mutilus* et *D. affinis* nous a déjà indiqué que les variabilités biométrique et morphologique des *Democricetodon* ne sont pas anormales en comparaison d'*Oryzomys flavescens*. Ces trois taxons s'individualisent par ailleurs très nettement d'après leurs mensurations. De plus une étude inédite a été

réalisée sur la population type de *Megacricetodon collongensis* dans le cadre d'un mémoire de maîtrise (Leriche, 2002). Elle a permis de montrer, par une quantification des morphotypes et une analyse biométrique complète, qu'aucun argument ne permet d'appuyer l'hypothèse d'une quelconque hétérogénéité dans la faune de ce gisement.

### Sciuridae

Parmi les Sciuridae, deux espèces que l'on retrouve dans de nombreux autres gisements présentent des caractères morphologiques notables, qui peuvent être comparés aux descriptions données par Cuenca (1988) et Aguilar (2002) afin de préciser l'âge de Vieux-Collonges.

#### *Spermophilinus besana* Cuenca 1988/*bredai* von Meyer 1848

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	12	1,22	1,49	1,37	0,073	12	1,32	1,49	1,39	0,057
P4	16	1,27	1,54	1,41	0,082	16	1,52	1,78	1,62	0,070
M1-2	26	1,42	1,73	1,58	0,083	26	1,64	2,08	1,86	0,100
M3	18	1,80	2,05	1,92	0,077	18	1,64	1,95	1,83	0,077
d4	12	1,22	1,42	1,33	0,065	12	1,00	1,15	1,09	0,051
p4	18	1,37	1,59	1,46	0,070	18	1,10	1,46	1,31	0,086
m1-2	26	1,42	1,78	1,61	0,097	26	1,49	1,98	1,69	0,131
m3	16	1,73	2,18	1,98	0,103	16	1,57	1,93	1,76	0,095

Tab. 53 - Mesures de *Spermophilinus besana* Cuenca 1988 de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit.

D'après Cuenca (1988), la différenciation entre *S. besana* et *S. bredai* au sein de la même lignée se fait sur plusieurs caractères observables sur les molaires. Sur les molaires supérieures (M1 et M2), l'antérolophe est isolé chez *S. besana* et connecté au protocône chez *S. bredai*, le métaconule est également absent chez *S. besana*. Sur les molaires inférieures, l'antérolophide est séparé du protoconide chez *S. besana* et relié chez *S. bredai*, l'entoconide est absent chez *S. besana* et le métalofide peut être complet chez *S. bredai* alors qu'il ne l'est jamais chez *S. besana*. Enfin, la taille de *S. besana* est plus petite que celle de *S. bredai*.

D'après ces observations, Cuenca (1988) propose de rattacher la population de Vieux-Collonges, initialement déterminée comme *S. aff. bredai* par Mein (1958), à la nouvelle espèce *S. besana*. Cependant l'étude du matériel révèle qu'au sein de la population certaines dents présentent une morphologie typique de *S. bredai*. Par ailleurs peu de dents présentent sur les M1 et M2 un antérolophe isolé ou un métalophide absent sur les m1, m2 et m3. Ainsi la population semble plutôt être un intermédiaire entre les espèces *S. besana* et *S. bredai*.

La taille de la population de Vieux-Collonges est proche de la taille de *S. aff. bredai* de Vermes 1 (Engesser *et al.*, 1981) et légèrement inférieure à la taille du *S. bredai* de Sansan (comm. pers. P. Mein). Elle reste par contre nettement inférieure aux tailles de *S. bredai* de La Grive L3, M et L7. Le peu de dents de *Spermophilinus* issues des localités du sud de la France (Aguilar, 2002) ne permet pas de les différencier biométriquement de la population de Vieux-Collonges.

La population de Vieux-Collonges correspond tant morphologiquement que biométriquement à un intermédiaire entre *S. besana* et *S. bredai* telles que les espèces sont définies par Cuenca (1988). La morphologie et la taille se rapprochent par ailleurs de beaucoup des populations de Sansan et Vermes 1, et suggèrent un âge légèrement plus ancien.

#### *Heteroxerus rubricati* Crusafont *et al.* 1955

Au niveau des molaires supérieures, sur les M1 et M2 le métalophe est généralement relié au postérolophe (25/32) contrairement à ce qui est observable chez *H. rubricati* dans le sud de la France

(Aguilar, 2002). Certaines M3 présentent également un protocône fortement développé (4/32). Pour les molaires inférieures, le métalopside peut être complet sur les m1 et m2 (8/32) et sur les m3 (5/32). La majorité des m1 et m2 présentent également un antéroconulide bien développé.

Considérant la morphologie de l'espèce *H. grivensis*, ainsi que l'évolution de l'espèce *H. rubricati* au sein du bassin de Calatayud-Teruel (Cuenca Bescos, 1988) : la tendance à la formation d'une connexion entre le métalopside et le protocône ainsi que la présence d'un antéroconulide bien développé sur les m1 et m2, peuvent être considérées comme des caractères évolués, ce qui confirme un âge miocène moyen pour le gisement (âge équivalent ou plus récent que Corcoles). La différence avec *H. rubricati* du sud de la France réside principalement dans la connexion entre le métalopside et le protocône sur les M1 et M2, qui est généralement observable chez *H. grivensis*.

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	8	1,35	1,55	1,45	-	8	1,46	1,80	1,63	-
P4	24	1,22	1,56	1,40	0,087	24	1,45	1,80	1,53	0,105
M1-2	36	1,44	1,75	1,60	0,081	36	1,68	2,00	1,86	0,088
M3	33	1,45	1,75	1,61	0,078	33	1,51	1,80	1,64	0,083
d4	13	1,20	1,40	1,29	-	13	0,95	1,15	1,04	-
p4	27	1,20	1,55	1,36	0,084	27	1,12	1,37	1,26	0,064
m1-2	32	1,44	1,78	1,58	0,088	32	1,37	1,75	1,56	0,105
m3	32	1,55	2,03	1,75	0,123	32	1,37	1,85	1,55	0,099

Tab. 54 - Mesures de *Heteroxerus rubricati* Crusafont et al. 1955 de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit.

Les mensurations de *H. rubricati* de Vieux-Collonges rentrent parfaitement dans le domaine de variation de l'espèce tel qu'il est défini dans le bassin de Calatayud-Teruel par (Cuenca Bescos, 1988), et semblent équivalentes à ce qui est observable dans le sud de la France pour les gisements de Ste Catherine 8H et 8F, Baixas, Ste Catherine 1 et Lo Fournas 8 (Aguilar, 2002). Cependant le contexte stratigraphique du bassin de Calatayud-Teruel montre que l'évolution de la taille de l'espèce *H. rubricati* ne peut pas être utilisée comme argument biochronologique.

Au final, la morphologie de la population de Vieux-Collonges présente des caractères évolués typiques du Miocène moyen mais ne permet pas une datation plus précise. Seule la liaison entre le métalopside et le protocône suggère un âge plus récent que les gisements du sud de la France, soit un âge au plus équivalent à Lo Fournas 8. Toutefois ce seul caractère morphologique pourrait résulter d'une différenciation géographique et une comparaison plus complète du genre *Heteroxerus* entre les populations du sud de la France et de la région de Lyon est nécessaire pour confirmer cette éventuelle différence d'âge pour Vieux-Collonges.

#### *Heteroxerus* cf. *grivensis* (Major, 1893)

On note également la présence de quelques dents d'un *Heteroxerus* de grande taille, se différenciant clairement de *Heteroxerus rubricati*. La morphologie se rapproche plus de *H. grivensis* de La Grive M mais sa taille reste généralement inférieure.

#### Cricetinae

##### *Megacricetodon collongensis* gr. *C. minor* Mein 1958

Vieux-Collonges est la localité type de l'espèce *M. collongensis*. Elle fut initialement décrite comme une espèce se rattachant au groupe *C. minor* (aujourd'hui *M. minor*) (Mein, 1958). Toutefois malgré la forte ressemblance des deux espèces, Mein (1958) note plusieurs différences entre la population de

Vieux-Collonges et *M. minor* de La Grive M : les m1, m2 et m3 présentent un allongement supérieur à La Grive M et le mésolophide est moins développé à Vieux-Collonges.

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	143	1,38	1,68	1,54	0,075	143	0,86	1,06	0,97	0,049
M2	100	0,96	1,21	1,08	0,059	100	0,83	1,03	0,94	0,047
M3	100	0,65	0,86	0,76	0,048	100	0,69	0,87	0,79	0,038
m1	201	1,24	1,55	1,42	0,073	201	0,76	0,98	0,88	0,046
m2	100	0,99	1,19	1,10	0,046	100	0,82	1,01	0,91	0,048
m3	100	0,83	1,04	0,95	0,048	100	0,69	0,90	0,79	0,047

Tab. 55 - Mesures de *M. collongensis* Mein 1958 de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit.

L'espèce *M. collongensis* est ensuite reconnue dans le sud de la France à Port-la-Nouvelle (Aguilar, 1980) et intégrée au sein de la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis* (Aguilar, 1995). Cependant des différences importantes existent entre *M. collongensis* de Vieux-Collonges et *M. collongensis* de Port-la-Nouvelle et Lo Fournas 1. Sur les m1, l'antéroconide est le plus souvent simple (92/201) mais il peut également présenter un début de division (17/227) ou même être nettement divisé (25/227). Le mésolophide est peu développé en longueur, il peut être court (61/227) ou même absent (27/227). Il est également peu développé sur les m2. Sur les M1, l'antéroconide est toujours nettement divisé, cependant sa forme est dissymétrique avec une cuspide labiale toujours plus développée (plus allongée selon l'axe labial-lingual) que la cuspide linguale, similaire à ce que l'on peut observer sur la population actuelle d'*Oryzomys flavescens*. Cette morphologie de l'antéroconide est également observable chez *M. minor* de La Grive M. Cependant, cette morphologie n'est pas décrite à Port-la-Nouvelle, comme le montre les deux M1 illustrée qui ne présentent pas de développement supérieur de la partie labiale de l'antéroconide. On note également une tendance au développement d'un éperon sur l'antérolophe qui peut être vestigial (2/99), court (3/99) ou même fortement développé (7/99). Enfin, sur les M2, l'éperon sur le paracône est toujours présent, cependant il est rarement fusionné au mésolophe qui est généralement déporté postérieurement du côté du métacône. On note également que la connexion au métacône est le plus souvent rétroverse avec un métalophe connecté sur le postérolophe (88/99), rarement transverse (11/99) et jamais proverse.

Les mensurations de *M. collongensis* de Vieux-Collonges présentent également des minimaux très faibles (nettement inférieurs à ce qui est observable chez les autres populations de *M. collongensis*) qui rentrent dans le domaine de variation de l'espèce *M. minor*. En outre, *M. minor* est présent dans la plupart des gisements français importants du Miocène moyen, alors qu'il est absent à Vieux-Collonges. Ainsi, *M. collongensis* de Vieux-Collonges semble morphologiquement plus proche de *M. minor* dont il pourrait être l'ancêtre et ne semble pas pouvoir être intégré dans la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis* (*sensu* Aguilar, 1995).

#### *Megacricetodon bourgeoisi* Schaub 1925/*gersii* Aguilar 1980

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	40	1,68	1,91	1,76	0,058	40	1,08	1,25	1,14	0,040
M2	22	1,20	1,43	1,31	0,059	22	1,03	1,25	1,11	0,063
M3	9	0,87	0,98	0,91	0,032	9	0,86	0,95	0,90	0,036
m1	28	1,54	1,83	1,67	0,080	28	0,95	1,12	1,03	0,043
m2	34	1,21	1,48	1,35	0,083	34	1,01	1,20	1,09	0,059
m3	10	1,06	1,23	1,15	0,058	10	0,84	1,05	0,94	0,066

Tab. 56 - Mesures de *M. bourgeoisi* Schaub 1925/*gersii* Aguilar 1980 de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit

*M. bourgeoisi* est une espèce rare, on ne la retrouve que dans deux autres gisements français : Artenay et Suèvre (Bulot, 1988), et dans aucun gisement de la région de Lyon ou du Languedoc-Roussillon. A Vieux-Collonges, la population se caractérise comme pour *M. collongensis*, par un éperon sur le paracône des M1, parfois connecté au mésolophe et des mésolophes longs. Par contre, les mésolophides sont plus courts et certaines m1 présentent une tendance à la division de l'antéroconide. On peut également observer deux M2 avec un sinus, de forme particulière, étiré vers la partie proximale de la dent, qui n'est pas décrit dans la diagnose de l'espèce (Schaub, 1925). Ces caractères morphologiques correspondent à la morphologie de *M. gersii* au sein de la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis* (Aguilar, 1995). Ainsi, la population attribuée initialement à *M. bourgeoisi* présente plus de similarités morphologiques avec l'espèce *M. gersii*. Une comparaison plus détaillée avec les populations de *M. gersii* du sud de la France permettrait de confirmer cette nouvelle détermination qui suggère un âge proche de Lo Fournas 10 tant sur le plan morphologique que biométrique. Faute d'une comparaison plus poussée avec *M. bourgeoisi*, la détermination de cette population de Vieux-Collonges reste à confirmer, elle est nommée ici *M. gersii*/*M. bourgeoisi*.

*Megacricetodon lappi* (Mein, 1958)

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	100	2,07	2,64	2,35	0,136	100	1,35	1,78	1,37	0,093
M2	100	1,47	1,90	1,69	0,102	100	1,37	1,74	1,54	0,091
M3	100	0,99	1,42	1,21	0,110	100	1,06	1,46	1,24	0,099
m1	100	1,90	2,48	2,21	0,147	100	1,20	1,56	1,37	0,094
m2	100	1,49	1,92	1,70	0,106	100	1,29	1,65	1,46	0,103
m3	100	1,27	1,73	1,51	0,130	100	1,07	1,43	1,25	0,094

Tab. 57 - Mesures de *M. lappi* (Mein 1958) de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit

*M. lappi* est également une espèce rare, elle est toutefois abondante dans le gisement de Vieux-Collonges. Une comparaison avec d'autres populations de *M. lappi* permettrait de préciser l'âge de la localité.

*Democricetodon mutilus* Fahlbusch 1964

Comme nous l'indique l'étude précédemment réalisée, la morphologie est différente de celle de Bellenberg et Chateaudon et semble plus proche de *D. mutilus* de Vermes 1 et Sandelzhausen. La taille de la population de Vieux-Collonges est également grande, nettement plus grande que ce qui est observable à Bellenberg et Chateaudon. En conséquence, cette population de *Democricetodon* suggère un âge plus récent que celui habituellement admis pour le gisement de Vieux-Collonges, plus proche de l'âge de Vermes 1 ou Sandelzhausen.

*Democricetodon gracilis* (Schaub 1925)

Le nombre de dents de cette espèce au sein du gisement ne permet pas d'obtenir une image de la variabilité au sein de la population. Toutefois l'étude morphologique montre une similitude morphologique avec les gisements Sandelzhausen et Sansan. Par ailleurs les mensurations de cette population sont supérieures à la plupart des autres populations de *D. gracilis*. Cette population suggère donc, comme pour *D. mutilus*, un âge récent pour Vieux-Collonges sans permettre plus de précision.

*Democricetodon affinis* (Schaub 1925)

Cette population présente peu de différences avec la population type de La Grive M, tant sur le plan morphologique que biométrique. Par ailleurs, l'orientation évolutive des caractères morphologiques établie entre Langenmoosen et La Grive M montre que le *D. affinis* Vieux-Collonges présente une

forme intermédiaire entre les deux gisements. Cette population indique donc un âge plus récent que Langenmoosen pour Vieux-Collonges et également un âge beaucoup plus proche de La Grive M que ce qui est habituellement admis.

### Gliridae

Quatre espèces de Gliridae sont étudiées en raison des informations biochronologiques, parfois contradictoires, qu'elles peuvent fournir.

#### *Pseudodryomys ibericus* de Bruijn 1965

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	5	1,00	1,10	1,05	0,047	5	1,17	1,30	1,22	0,050
M2	5	1,03	1,08	1,05	0,019	5	1,26	1,33	1,30	0,031
m1	4	1,21	1,24	1,23	0,013	4	1,09	1,13	1,11	0,017
m2	9	1,17	1,25	1,22	0,033	9	1,12	1,24	1,17	0,052
m3	2	1,03	1,10	1,07	0,049	2	1,09	1,11	1,10	0,014

Tab. 58 - Mesures de *P. ibericus* de Bruijn 1965 de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit

La population de Vieux-Collonges ne montre pas de différence notable avec les illustrations de *P. aff. ibericus* de Port-la-Nouvelle (Aguilar, 1980), toutefois les mensurations de Vieux-Collonges sont légèrement plus petites. Faute de plus de matériel attribué à cette espèce dans les gisements français, *P. ibericus* indique un âge miocène moyen, proche de Port-la-Nouvelle.

#### *Armantomys* sp.

Le genre *Armantomys* est principalement connu en Espagne pour la fin du Miocène inférieur et le Miocène moyen, toutefois on le trouve également dans le gisement français de Liet (bassin Aquitain) : *A. aragonensis* (Duranthon et Cahuzac, 1997). Ce gisement est daté de la biozone MN6, indiquant que le genre *Armantomys* est présent en France au Miocène moyen, à un âge proche de celui de Sansan.

#### *Nievella* sp.

*Nievella mayri* Daams 1976 est la seule espèce connue pour le genre *Nievella* définie à partir de quelques dents dans le gisement de Cetina de Aragon en Espagne (Daams, 1976; Daams, 1999a). Le genre a également été reconnu dans les gisements de Goldigen Tobel et Trub-Sältenach en Suisse (Kälin, 1997). Ainsi le genre semble être typique du Miocène inférieur, toutefois son extension biochronologique et géographique reste mal connue.

Les trois M1 trouvées à Vieux-Collonges (1,42 x 1,70 ; 1,46 x 1,78 ; 1,41 x 1,77) possèdent une couronne haute avec des vallées très marquées en forme de V. Mais elles présentent également des différences par rapport au type illustré par Daams (1976) : la morphologie est plus simple avec une absence de crête antérieure accessoire ainsi qu'une absence d'une centrolophe postérieure. Par ailleurs, la taille des dents de Vieux-Collonges est légèrement inférieure à celle de Cetina de Aragon. Ainsi, la hauteur de la couronne et la taille semblent compatibles avec l'appartenance au genre *Nievella*, toutefois les différences observées ne permettent pas de préciser la détermination jusqu'à l'espèce. Les dents trouvées à Vieux-Collonges ne permettent donc pas de préciser l'âge du gisement et ne sont pas incompatibles avec un âge Miocène moyen.

La population de Vieux-Collonges, initialement déterminée comme *E. sansaniensis* (Mein, 1958), se caractérise par des molaires supérieures dont les crêtes sont nombreuses mais rarement complètes.

Sur les M1, les dents ont en moyenne 10 ou 11 crêtes, mais le nombre de crêtes complètes par dent n'est que de 4 (23/29) ou 5 (6/29). Par ailleurs les M1 de Vieux-Collonges ressemblent beaucoup à

celles de Sansan qui possèdent le même nombre de crêtes par dent, bien que d'une taille inférieure (moy : 1,14 x 1,15).

*Eomuscardinus cf. vallesiensis* Hartenberger 1966

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
P4	9	0,59	0,66	0,62	0,025	9	0,66	0,80	0,73	0,053
M1	29	0,94	1,22	1,07	0,075	29	1,01	1,24	1,10	0,057
M2	18	0,97	1,17	1,06	0,059	18	1,08	1,35	1,18	0,064
M3	6	0,73	0,82	0,78	0,037	5	0,98	1,11	1,04	0,050
p4	9	0,58	0,70	0,63	0,037	9	0,59	0,72	0,66	0,045
m1	23	0,90	1,12	1,00	0,055	23	0,85	1,10	0,98	0,066
m2	27	0,98	1,23	1,06	0,058	27	0,92	1,11	1,02	0,046
m3	9	0,82	1,00	0,93	0,054	9	0,82	1,12	0,91	0,090

Tab. 59 - Mesures de *E. vallesiensis* Hartenberger 1966 de Vieux-Collonges d'après P. Mein, inédit

Sur les M2, les dents ont souvent 11 crêtes, certaines ne possèdent que 4 crêtes complètes (1/18), 5 (1/18) 6 (11/18), ou maximum 7 crêtes complètes (6/18). A l'inverse des M1, les m1 de Sansan présentent des différences importantes : aucune dent ne possède moins de 7 crêtes complètes dans la population de Sansan, et certaines dents peuvent posséder jusqu'à 9 crêtes complètes. Les M2 de Sansan sont également nettement plus grandes (moy : 1,14 x 1,26). Ainsi par son nombre de crêtes complètes sur les M2, la population de Vieux-Collonges semble plus proche du *E. cf. vallesiensis* de La Grive M, dont la taille est également plus proche. La différence de la population de Vieux-Collonges par rapport à la population type de Can Llobateres (Hartenberger, 1966) réside principalement dans le nombre de crêtes des molaires supérieures et la taille, mais la morphologie d'ensemble reste simple par le nombre de crêtes complètes, contrairement à l'espèce *E. sansaniensis*. Il n'est donc pas possible de préciser l'âge de Vieux-Collonges par rapport à Sansan, par contre la population de *E. vallesiensis* est proche de celle de La Grive M tant morphologiquement que biométriquement ce qui pourrait impliquer un âge plus proche entre les deux localités que ce qui est habituellement admis.

Eomyidae

*Ligerimys florancei* Stehlin et Schaub 1951

Comme le précisent Escarguel et Aguilar (1997), l'espèce *L. florancei* est rare et l'estimation de sa variabilité spécifique est difficile. La population de Vieux-Collonges ne fait pas exception à la règle puisqu'elle est représentée par un faible nombre de dents (Huguéney et Mein, 1968). Parmi les caractères typiques de l'espèce, on note sur les M1-2 un protocône très allongé et séparé de l'hypocône par un sinus court et profond, l'absence de mésolophe ainsi qu'un protolophe oblique orienté vers l'avant. Sur les m1-2, il n'y a aucun antérolophide partant du métacône et la crête longitudinale présente une position très linguale délimitant ainsi un hypolophulide court. L'ensemble de ces caractères correspondent à une morphologie évoluée au sein de la lignée *L. antiquus* Fahlbusch 1970-*L. florancei* Stehlin et Schaub 1951, proche de ce qui est observable dans les gisements de Lo Fournas 1, Ste Catherine 8 et Lo Fournas 8.

La taille de *L. florancei* de Vieux-Collonges (Huguéney and Mein, 1968) est par ailleurs équivalente aux mesures issues de ces trois mêmes gisements.

*Pentabuneomys rhodanicus* (Huguéney et Mein 1968)

L'espèce *P. rhodanicus* a été définie dans la localités de Vieux-Collonges. Cependant les dents attribuées à cette espèce sont rares et les seules localités où *P. rhodanicus* a été retrouvé sont datées de

---

la fin du Miocène inférieur (biozone MN3) : Serre de Verges, Ste Catherine 3 (Aguilar *et al.*, 1999b) et Goldingen Tobel (Kälin, 1997; Engesser, 1999). La comparaison de l'illustration de la population des gisements suisses donnée par Engesser (1999) avec les dents issues de Vieux-Collonges permet toutefois de mettre en évidence quelques différences morphologiques.

La m2 illustrée par Engesser (1999) présente un antérolophe très développé tant du côté labial que lingual et une crête longitudinale longue, oblique et non rectiligne, caractères qui diffèrent de la description de la population de Vieux-Collonges (Hugueney et Mein, 1968). La p4 illustrée par Hugueney et Mein (1968) possède également un antérolophe très développé qui est absent de l'illustration de la population suisse.

Enfin, les M3 présentent une morphologie plus simple à Vieux-Collonges avec l'absence de la crête longitudinale entre protocône et hypocône ainsi que l'absence de mésolophe, un antérolophe peu développé et un postérolophe parfois absent.

Plus de comparaisons, avec des effectifs supplémentaires sont nécessaires pour confirmer que ces différences n'entrent pas dans le domaine de la variation spécifique de l'espèce, les différences observées pourraient alors être interprétées comme des changements évolutifs allant vers une simplification de la morphologie et indiquant un âge différent pour la population de Vieux-Collonges.

#### *Keramidomys thaleri* Hugueney et Mein, 1968

L'espèce *K. thaleri* est la seule représentante du genre *Keramidomys*. Outre le gisement de Vieux-Collonges où elle a été défini, elle a également été décrite dans les gisements de Langenmoosen en Allemagne (Fejfar, 1972), Obergänserndorf et Teiritzberg en Autriche (Daxner-Höck, 1998) et Tobel Hombrechtikon en Suisse (Engesser, 1999). De fait, l'espèce présente une faible répartition chronologique et semble caractéristique de la biozone MN5. Une comparaison serait néanmoins nécessaire pour préciser la position de la population de Vieux-Collonges dans la lignée *K. thaleri* Hugueney et Mein, 1968-*K. carpathicus* (Schaub et Zapfe 1953).

#### Discussion

Dans l'ensemble la faune confirme l'âge Miocène moyen de Vieux-Collonges. Les seuls deux taxons qui sont généralement miocène inférieur (*Nievella* sp. et *Pentabuneomys rhodanicus*) nécessitent une étude de plus de matériel pour confirmer la détermination ou pour définir les changements qui affectent la morphologie au cours du temps. Ils ne constituent donc pas un argument pour rapprocher l'âge de la localité du Miocène inférieur. D'autres taxons tels que *Spermophilinus besana/bredai*, *Heteroxerus rubricati* et *Ligerimys florancei* suggèrent, par leur morphologie évoluée au sein de chaque lignée, un âge plus récent que l'âge couramment admis, proche de l'âge de Sansan. Enfin, certains taxons, tels que *Pseudodryomys ibericus* et *Eomuscardinus cf. vallesiensis* indiquent un âge miocène moyen plus large se situant entre Port-la-Nouvelle et Sansan.

L'étude détaillée des *Democricetodon* permet un peu de précision sur la datation du gisement. Elle suggère un âge intermédiaire entre Langenmoosen et Sansan, proche des localités de Sandelzhausen et Vermes 1.

Pour finir, une étude plus approfondie des *Megacricetodon* est nécessaire pour confirmer que *M. collogensis* de Vieux-Collonges n'appartient pas à la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis* telle que définie par Aguilar (1995). De même, une étude de la population type de *M. bourgeoisi* est nécessaire pour confirmer que la population de *M. bourgeoisi* de Vieux-Collonges puisse être rattachée à l'espèce *M. gersii*. Si elle se confirmait, une telle révision des *Megacricetodon* indiquerait alors un âge entre Ste Catherine 8 et Ste Catherine 1 ce qui est compatible avec l'âge indiqué par *Democricetodon*.

On note également la présence de deux taxons éocènes dans la liste faunique : *Palaeophyllophora* indet. et *Protadelomys lugdunensis*. Ces deux taxons indiquent l'existence probable d'un polyphasage au sein du remplissage, toutefois les éléments miocènes et éocènes se différencient clairement et ne constituent donc pas un mélange.

Ce gisement reste donc celui qui possède la faune la plus ancienne sur la région de Lyon, même si on considère un âge proche de celui de Sansan.

Liste faunique de Vieux-Collonges: (Guérin et Mein, 1971 ; Ginsburg, 2002) : faune complète inédite  
Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Marsupialia	
<i>Amphiperatherium frequens</i>	(von Meyer 1848)
Lipotyphla	
<i>Amphechinus</i> indet.	
<i>Erinaceus</i> indet.	
<i>Galerix aurelianensis</i>	Ziegler 1990
<i>Mioechinus</i> indet.	
<i>Plesiodimylus</i> cf. <i>chantrei</i>	Gaillard 1897
<i>Asthenoscapter meini</i>	Hutchison 1974
<i>Proscapanus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Talpa minuta</i>	Blainville 1840
<i>Scaptonyx edwardsi</i>	Gaillard 1899
<i>Lartetium collongensis</i>	Mein 1958?
<i>Lartetium dehmi</i>	(Viret et Zapfe 1952)
<i>Miosorex</i> cf. <i>grivensis</i>	(Depéret 1982)
<i>Blarinella robusta</i>	(Baudelot 1967)
<i>Dinosorex sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Paenelimnoecus crouzeli</i>	Baudelot 1972
Chiroptera	
<i>Megaderma lugdunensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Rhinolophus</i> aff. <i>delphinensis</i>	Gaillard 1899
<i>Rhinolophus</i> sp.	
<i>Asellia mariaetheresae</i>	Mein 1958
<i>Hipposideros collongensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Hipposideros</i> sp.	
<i>Palaeophyllophora</i> indet.	
<i>Eptesicus campanensis</i>	Baudelot 1970
<i>Eptesicus noctuloides</i>	(Lartet 1851)
<i>Miniopterus fossilis</i>	Zapfe 1950
Pholidota	
<i>Necromanis franconica</i>	(Quenstedt 1886)
Lagomorpha	
<i>Lagopsis penai</i>	(Royo 1928)
<i>Prolagus</i> cf. <i>oeningensis</i>	(König 1825)
<i>Prolagus vasconiensis</i>	Viret 1930
Rodentia	
<i>Aliveria</i> indet.	
* <i>Heteroxerus</i> cf. <i>grivensis</i>	(Major 1893)
* <i>Heteroxerus rubricati</i>	Crusafont Villalta et Truyols 1956
<i>Palaeosciurus fissurae</i>	(Dehm 1950)
* <i>Spermophilinus besana/bredai</i>	Cuenca Bescos 1988/von Meyer 1848
<i>Blackia miocaenica</i>	Mein 1970
<i>Miopetaurista diescalidus</i>	Daams 1977
<i>Miopetaurista lappi</i>	(Mein 1958)
<i>Armantomys</i> sp.	
<i>Bransatoglis astaracensis</i>	(Baudelot 1970)
* <i>Eomuscardinus</i> cf. <i>vallesiensis</i>	Hartenberger, 1966
<i>Glirudinus undosus</i>	Mayr 1979

<i>Microdyromys complicatus</i>	de Bruijn 1966
<i>Microdyromys Koenigswaldi</i>	de Bruijn 1966
<i>Microdyromys monspeliensis</i>	Aguilar 1977
<i>Miodyromys aegercii</i>	Baudelot 1972
<i>Myoglis meini</i>	(de Bruijn 1966)
* <i>Nievella</i> sp.	
<i>Paraglrirulus werenfelsi</i>	Engesser 1972
<i>Pseudodryomys</i> aff. <i>robustus</i>	de Bruijn 1967
<i>Pseudodryomys ibericus</i>	de Bruijn 1966
<i>Pseudodryomys simplicidens</i>	de Bruijn 1966
<i>Eomyops</i> sp.	
* <i>Keramidomys thaleri</i>	Huguene y et Mein 1968
* <i>Ligerimys florancei</i>	Stehlin et Schaub 1951
<i>Pentabuneomys rhodanicus</i>	(Huguene y et mein 1968)
<i>Protadelomys lugdunensis</i>	Hartenberger 1966
<i>Cricetodon aureus</i>	Mein et Freudenthal 1971
<i>Cricetodon meini</i>	Freudenthal 1963
<i>Fahlbuschia darocensis</i>	(Freudenthal 1963)
* <i>Megacricetodon bourgeoisi/gersii</i>	(Schaub 1925)/Aguilar 1980
* <i>Megacricetodon collongensis</i>	(Mein 1958)
* <i>Megacricetodon lappi</i>	(Mein 1958)
<i>Melissiodon dominans</i>	Dehm 1950
* <i>Democricetodon mutilus</i>	Fahlbusch 1964
* <i>Democricetodon affinis</i>	(Schaub, 1925)
* <i>Democricetodon gracilis</i>	Fahlbusch, 1964
<i>Eumyarion bifidus</i>	(Fahlbusch 1964)
<i>Eumyarion weinfurteri</i>	(Schaub et Zapfe 1953)
<i>Neocometes similis</i>	Fahlbusch 1966
<i>Lartetomys mirabilis</i>	Mein et Freudenthal 1971
<i>Karydomys zapfei</i>	(Mein et Freudenthal 1971)
<i>Anomalomys minor</i>	Fejfar 1972
Carnivora	
<i>Meiniogale getti</i>	(Mein, 1958)
<i>Pseudarctos</i> indet.	
<i>Hemicyon stehlini</i>	Hürzeler 1944
<i>Ursavus elmensis</i>	Stehlin 1917
<i>Ischyriictis mustelinus</i>	(Viret 1933)
<i>Ischyriictis zibethoides</i>	(Blainville 1850)
<i>Trocharion albanense</i>	Major 1903
<i>Paralutra</i> indet.	
<i>Proputorius pusillus</i>	(Viret 1951)
<i>Martes burdigaliensis</i>	de Beaumont 1974
<i>Martes cadeoti</i>	Mein 1958
<i>Martes collongensis</i>	Roth et Mein 1987
<i>Martes delphinensis</i>	Depéret 1892
<i>Martes filholi</i>	Depéret 1887
<i>Martes munki</i>	Roger 1900
<i>Palaeogale minuta</i>	Gervais 1859
<i>Semigenetta sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Viverrictis</i> aff. <i>modica</i>	Gaillard 1899
<i>Leptoplesictis aurelianensis</i>	(Schlosser 1888)
<i>Plioviverrops gervaisi</i>	de Beaumont et Mein 1972
<i>Protictitherium crassum</i>	(Depéret 1892)
<i>Protictitherium gaillardi</i>	(Major 1903)
<i>Pseudaelurus quadridentatus</i>	(Blainville 1843)
<i>Pseudaelurus turnauensis</i>	(Hoernes 1882)
Perissodactyla	
<i>Moropus</i> indet.	
Rhinocerotidae indet.	

Artiodactyla

<i>Hyotherium soemmeringi</i>	von Meyer 1829
<i>Albanohyus pygmaeus</i>	(Depéret 1892)
<i>Taucanamo sansaniense</i>	(Lartet 1851)
<i>Cainotherium miocaenicum</i>	Crusafont Villalta et Truyols 1955
<i>Palaeomeryx kaupi</i>	von Meyer 1834
<i>Micromeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
<i>Euprox furcatus</i>	(Hensel 1859)
<i>Lagomeryx</i> indet.	
<i>Procervulus dichotomus</i>	(Gervais 1859)
<i>Eotragus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)

**CD24** (Chemin départemental 24 - Isère)

Ce remplissage karstique proche de La Grive M a été initialement étudié par Berthet (1997) puis par Mein et Ginsburg (2002). Ce gisement est aujourd'hui inaccessible suite à la construction d'une route.

Sciuridae*Heteroxerus cf. rubricati* Crusafont et al. 1955

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
P4	18	1,39	1,63	1,53	0,053	18	1,64	1,87	1,74	0,061
M1-2	29	1,66	1,86	1,74	0,050	29	1,91	2,15	2,02	0,069
M3	17	1,66	1,84	1,72	0,052	17	1,69	1,93	1,81	0,055
p4	22	1,41	1,69	1,58	0,083	19	0,98	1,60	1,46	0,193
m1-2	51	1,72	2,07	1,88	0,084	50	1,65	2,01	1,81	0,083
m3	22	1,83	2,04	1,93	0,057	22	1,55	1,90	1,78	0,090

Tab. 60 - Mesures de *Heteroxerus cf. rubricati* Crusafont et al. 1955 de CD24 d'après P. Mein, inédit.

La morphologie de cette population de *Heteroxerus* est proche de celle de La Grive L3. Sur les M1 et M2 le métalophe est parfois relié au postérolophe (18/37) et le protocônule est le plus souvent fortement développé. Pour les molaires inférieures, le métaconide peut être complet sur les m1 et m2 (21/44) et sur les m3 (14/21). L'antéroconulide est toujours bien développé. Sur le plan biométrique, les tailles sont équivalentes à celle de La Grive L3 suggérant, comme la morphologie, un âge équivalent à La Grive L3.

Gliridae*Eomuscardinus sansaniensis*

Seules trois dents ont été découvertes qui présentent peu de crêtes incomplètes. Faute de plus de matériel pour une comparaison, la population de CD24 ne peut pas être différencié de celle de Sansan ou de La Grive L3.

Cricetinae*Megacricetodon gregarius* (Schaub 1925)

Seules deux dents de *M. gregarius* ont été trouvées dans cette localité (Berthet, 1997): 1 M1 (1,78 x 1,16) et 1 m1 (1,85 x 1,12). Leur morphologie ainsi que leur taille rentre dans le domaine de variation des populations de La Grive M, L7 que de La Grive L3.

*Democricetodon* aff. *brevis* (Schaub 1925)

La morphologie de cette population se caractérise par une forte variabilité de la forme des dents au sein de laquelle sont visibles des formes typiques de *D. brevis*, quelques formes typiques de *D. gracilis* et beaucoup de formes intermédiaires. Ainsi, cette population se présente comme l'étape

d'une différenciation récente à partir de l'espèce *D. gracilis*. De fait, la morphologie de cette population indique un âge intermédiaire entre les populations les plus récentes de *D. gracilis* et la population type de *D. brevis*, soit intermédiaire entre Sansan et La Grive M.

*Democricetodon* aff. *freisingensis* Fahlbusch 1964

Cette population présente quelques différences avec les autres *Democricetodon* aff. *freisingensis* de la région de Lyon qui suggèrent un âge plus ancien que La Grive M et Four pour CD24.

*Democricetodon* *fourensis* Maridet *et al.* 2000

L'orientation évolutive morphologique et biométrique de l'espèce est connue grâce à la stratification au sein du remplissage karstique de Four. Elle permet de confirmer un âge pour CD24 plus vieux que pour Four.

Discussion

Dans le cas de cette localité se sont principalement les *Democricetodon* qui permettent de fixer l'âge relative du remplissage. *D.* aff. *brevis* indique un âge intermédiaire entre Sansan et La Grive M et *D. fourensis* confirme un âge plus vieux que Four n1. Par ailleurs on note que les *Democricetodon* sont très proches de ceux de La Grive L3 ce qui semble indiquer un âge proche pour les deux localités.

Liste faunique de CD24 : (Mein and Ginsburg, in press)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Lipotyphla

<i>Atelerix depereti</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1865)
<i>Plesiodimylus chantrei</i>	Gaillard 1897
<i>Proscapanus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Dinosorex</i> aff. <i>sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Miosorex grivensis</i>	(Depéret 1892)

Lagomorpha

<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)

Rodentia

* <i>Spermophilinus bredai</i>	(von Meyer 1848)
* <i>Eomuscardinus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Miodyromys</i> cf. <i>aegercii</i>	Baudelot 1972
<i>Microdyromys complicatus</i>	de Bruijn 1966
* <i>Megacricetodon gregarius</i>	(Schaub 1925)
<i>Megacricetodon</i> cf. <i>similis</i>	Fahlbusch 1964
* <i>Democricetodon fourensis</i>	Maridet <i>et al.</i> 2000
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>brevis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>freisingensis</i>	Fahlbusch 1964
<i>Eumyarion latior</i>	(Schaub et Zapfe 1953)
<i>Anomalomys gaudryi</i>	Gaillard 1900

Carnivora

<i>Gaillardina transitoria</i>	Mein et Ginsburg, 2002
--------------------------------	------------------------

Artiodactyla

<i>Miocomeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
---------------------------------	-------------

**La Grive L3**

Le gisement de La Grive L3 est un remplissage de fente karstique proche de La Grive M et à quelques mètres de La Grive L7. Le remplissage a pourtant fourni une faune différente des autres localité de La

Grive-St-Alban dont quelques espèces de Sciuridae, Gliridae et Cricetinae sont présentées ici. On note que contrairement aux autres localités de la région, ce remplissage est constitué d'une argile plus claire qui semble indiquer des conditions environnementales différentes lors du dépôts.

### Sciuridae

#### *Spermophilinus besana* Cuenca 1988/*bredai* von Meyer 1848

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	32	1,44	1,73	1,60	-	32	1,39	1,91	1,65	-
P4	32	1,37	1,85	1,64	-	32	1,54	2,25	1,87	-
M1-2	32	1,54	2,32	1,82	-	32	1,93	2,40	2,09	-
M3	32	1,91	2,35	2,17	-	32	1,68	2,22	2,03	-
d4	32	1,32	1,56	1,48	-	32	1,05	1,44	1,23	-
p4	32	1,46	1,95	1,68	-	32	1,34	1,83	1,52	-
m1-2	32	1,59	2,08	1,80	-	32	1,54	2,25	1,91	-
m3	32	2,00	2,51	2,20	-	32	1,71	2,20	2,00	-

Tab. 61 - Mesures de *Spermophilinus besana* Cuenca 1988/*bredai* von Meyer 1848 de La Grive L3 d'après P. Mein, inédit.

Comme pour la population de Vieux-Collonges, celle de La Grive L3 présente des caractères propres aux deux espèces *S. besana* et *S. bredai* (*sensu* Cuenca, 1988). On note néanmoins que la taille est plus importante dans La Grive L3 ce qui indique un âge plus récent au sein de la lignée *S. besana* Cuenca 1988-*S. bredai* von Meyer 1848 (Cuenca Bescos, 1988). Si on compare ces tailles avec celles de la population de *S. bredai* de La Grive M, on constate qu'elles sont souvent inférieures pour La Grive L3, ce qui suggère un âge plus vieux ou équivalent à celui de La Grive M.

#### *Heteroxerus cf. rubricati* Crusafont et al. 1955

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	33	1,55	1,78	1,65	-	33	1,40	1,60	1,51	-
P4	33	1,35	1,61	1,51	-	33	1,51	1,88	1,71	-
M1-2	32	1,65	1,85	1,72	-	32	1,88	2,20	2,01	-
M3	33	1,56	1,90	1,73	-	33	1,68	1,98	1,82	-
d4	33	1,35	1,52	1,45	-	33	0,93	1,15	1,08	-
p4	32	1,42	1,64	1,54	-	32	1,35	1,54	1,62	-
m1-2	33	1,61	1,93	1,76	-	33	1,51	1,90	1,71	-
m3	32	1,73	2,08	1,91	-	32	1,66	1,76	1,85	-

Tab. 62 - Mesures de *Heteroxerus cf. rubricati* Crusafont et al. 1955 de La Grive L3 d'après P. Mein, inédit.

La morphologie de cette population de *Heteroxerus* est proche de celle de Vieux-Collonges, toutefois elle présente une évolution sur les proportions de certains caractères morphologiques. Sur les M1 et M2 le métalophe est moins souvent relié au postérolophe (15/32) et le protocône est plus souvent fortement développé (13/33). Pour les molaires inférieures, le métaconide peut être complet sur les m1 et m2 (10/33) et sur les m3 (21/32). Les dents sans antéroconulide sont rares. Comparativement à Vieux-Collonges, cette morphologie présente des caractères plus évolués, proche de ce qui est observable dans les localités de Valdemoros 1A, 3D, 3E, Villafeliche 4A et Valalto dans le bassin de Calatayud-Teruel (Cuenca Bescos, 1988). A La Grive L3, cette morphologie s'associe à une forte augmentation de taille en comparaison de Vieux-Collonges. La taille est par ailleurs supérieure à ce qui est observable dans les gisements du sud de la France (Aguilar, 2002) et supérieure aux tailles de *H. rubricati* du bassin de Calatayud-Teruel, sans atteindre celles de *H. grivensis*.

L'ensemble des données morphologiques et biométriques suggèrent donc un âge nettement plus récent que Vieux-Collonges, plus récent également que les gisements de la région Languedoc-Roussillon (Ste Catherine 8H et 8F, Baixas, Ste catherine 1 et Lo Fournas 8). Comparativement aux gisements d'Espagne la population de La Grive L3 présente également une morphologie évoluée, d'un âge

probablement proche des niveaux de Valalto. Cependant, la population de La Grive L3 ne permet pas de préciser l'âge en comparaison du *Heteroxerus* de La Grive M qui appartient vraisemblablement à une autre lignée.

### Gliridae

#### *Eomuscardinus sansaniensis* (Lartet 1851)

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
P4	1	-	-	0,66	-	1	-	-	0,88	-
M1	4	1,27	1,39	1,33	-	4	1,24	1,36	1,28	-
M2	3	1,22	1,34	1,28	-	3	1,27	1,42	1,34	-
M3	1	-	-	0,98	-	1	-	-	1,20	-
p4	1	-	-	0,63	-	1	-	-	0,71	-
m1	2	1,07	1,15	1,11	-	2	1,15	1,15	1,15	-
m2	5	1,17	1,29	1,23	-	5	1,07	1,33	1,23	-

Tab. 63 - Mesures de *Eomuscardinus sansaniensis* (Lartet 1851) de La Grive L3 d'après P. Mein, inédit.

Comme les *Eomuscardinus* de Vieux-Collonges et Sansan, les molaires comportent un nombre important de crêtes, entre 9 et 14 par dent. Sur les M1, le nombre de crêtes complètes peut être de 4 (3/4) ou de 5 (1/4) ce qui diffère peu de ce qui observable dans les populations de Vieux-Collonges et Sansan. Par contre, sur les M2 le nombre de crêtes complètes est important, il peut être de 7 (1/3), 8 (1/3) ou 9 (1/3). Cette morphologie des M2 correspond à ce qui est observable chez *E. sansaniensis* de Sansan.

Par contre les tailles de la population de La Grive L3 sont supérieures à ce qui est observable chez celle de Sansan. De fait, malgré le faible nombre de dents, on peut supposer un âge plus récent si on suppose une augmentation de taille au cours du temps pour l'espèce *E. sansaniensis*.

### Cricetinae

#### *Megacricetodon* cf. *gregarius* (Schaub 1925)

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	100	1,65	1,97	1,80	0,069	100	1,01	1,28	1,16	0,047
M2	102	1,18	1,35	1,27	0,040	102	1,01	1,20	1,10	0,039
M3	1	-	-	0,80	-	1	-	-	0,83	-
m1	100	1,60	1,89	1,74	0,056	100	0,96	1,14	1,06	0,042
m2	12	1,24	1,41	1,31	0,050	12	1,00	1,17	1,09	0,054
m3	12	0,98	1,19	1,10	0,058	12	0,78	0,96	0,90	0,52

Tab. 64 - Mesures de *Megacricetodon* cf. *gregarius* (Schaub 1925) de La Grive L3, d'après P. Mein, inédit.

Initialement déterminée comme *M. aff. ibericus* (Mein et Ginsburg, 2002), la population de La Grive L3 présente une morphologie proche de *M. gregarius* de La Grive M et L7. Sur les M1, l'antérocone est le plus souvent nettement divisé (39/46), le mésolophe est court, le plus souvent absent (24/45) et la présence d'un éperon sur le paracône est rare (8/45). Sur les m1, l'antéroconide n'est jamais simple, présente parfois un début de division (2/45), il est généralement nettement divisé (42/45) et peut même être trilobé (1/45). Le mésolophide est le plus souvent absent (34/45), mais il peut également être vestigial (9/45) ou long (2/45).

Les tailles de la population de La Grive L3 sont inférieures à celle de La Grive M et L7 suggérant ainsi un âge plus ancien.

L'étude sur le contour des premières molaires (cf. Chapitre morphométrie) fournit également plusieurs arguments pour conforter cette hypothèse. En effet, les populations de La Grive L3 et L5 s'intègrent parfaitement au sein de l'évolution biométrique de l'espèce qui se caractérise par une évolution de taille régulière. Ensuite la comparaison de l'ensemble des contours étudiés montre que ces deux populations possèdent des formes très proches de *M. gregarius* de La Grive M, La Grive L7 et Four n2

et différentes des autres espèces de *Megacricetodon*. Pour finir, le changement de forme entre les contours de La Grive L3 et L5 d'une part, et La Grive L7 et M d'autre part, intervient durant une période de bouleversements climatique et environnemental qui peut expliquer l'évolution rapide de la forme des dents à la fin du Miocène moyen.

#### *Hispanomys bijugatus* Mein et Freudenthal 1971

Deux espèces de *Hispanomys* ont été trouvées dans le remplissage de La Grive L3 : *H. bijugatus* Mein et Freudenthal 1971a et *H. decedens* (Schaub 1925). L'espèce *H. bijugatus* n'est présente que dans les gisements de La Grive L3 et La Grive L5, alors que l'espèce *H. decedens* est également présente à La Grive M et L7. La présence de *H. bijugatus* dans le remplissage de La Grive L3 peut être interprétée comme l'apparition d'une deuxième espèce dans la région, ce qui impliquerait un âge plus récent que La Grive M et L7. Néanmoins on ne peut pas exclure que l'absence de *H. bijugatus* à La Grive M et L7 soit due à un phénomène d'exclusion écologique, ainsi la présence de l'espèce *H. bijugatus* confirme un âge fin Miocène moyen mais ne permet pas de préciser l'âge de la localité.

#### *Renzimys lacombai* Freudenthal et Daams 1988

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	11	2,57	2,75	2,68	0,063	11	1,74	1,87	1,79	0,046
M2	5	1,97	2,09	2,02	0,057	5	1,72	1,78	1,74	0,023
M3	3	1,41	1,55	1,48	0,070	3	1,37	1,51	1,45	0,070
m1	6	2,15	2,35	2,26	0,082	6	1,31	1,52	1,46	0,077
m2	7	1,99	2,14	2,04	0,055	7	1,59	1,70	1,64	0,050
m3	3	1,65	1,72	1,68	0,036	3	1,35	1,43	1,39	0,040

Tab. 65 - Mesures de *Renzimys lacombai* Freudenthal et Daams 1988 de La Grive L3, d'après Freudenthal and Mein (1989).

Initialement déterminée comme *Fahlbuschia* aff. *crusafonti* Agustí 1978, la population de La Grive L3 présentait déjà plusieurs différences qui la distinguaient de l'espèce type de San Quirze ainsi que de *F. larteti* de La Grive M (Freudenthal et Mein, 1989).

En effet, le *F. crusafonti* de San Quirze et le *F. larteti* de La Grive M présentent des caractères communs à l'ensemble des *Fahlbuschia* et qui ne sont pas observables chez *M. aff. crusafonti* de La Grive L3 : l'antérocone des M1 est simple, arrondi, large et mal différencié du protocône, l'antéroconide des m1 est court et aligné dans l'axe de la dent, enfin les m3 présentent une partie postérieure large.

A l'inverse, la population de La Grive L3 présente un antérocone étroit et différencié du protocône, avec une nette tendance à la division, pouvant être simple (5/11), déporté du côté labial (3/11), avec un début de division (2/11) ou même nettement divisé (1/11). Sur les m1 l'antéroconide est long et l'antéroconide est généralement dissymétrique, orienté du côté labial enfin les m3 présentent une partie postérieure longue et étroite qui confère à la dent une forme triangulaire.

La tendance à la division de l'antérocone sur les M1 semble correspondre à la diagnose du genre *Renzimys* (Lacomba, 1983; Lacomba, 1988) dont la division de l'antérocone est un des caractères diagnostiques principaux en comparaison de *Fahlbuschia*. Par ailleurs l'ensemble des autres caractères morphologiques de cette population de La Grive L3 sont compatibles avec la définition du genre *Renzimys* et également avec la description donnée de l'espèce *Renzimys lacombai* (Freudenthal et Daams, 1988).

Toutefois l'étude de cette population confirme les observations faite à partir de l'étude de *Oryzomys flavescens*, montrant une forte variabilité de la division de l'antérocone. Dans ce cas, la division de

---

l'antérocône sur les première molaires supérieures de Cricetidae de peut pas être considérée comme un bon caractère diagnostique.

Conformément à l'étude réalisée dans le bassin de Catalayud-Teruel par Van der Meulen, Peláez-Campomanes et Daams (sous press), *F. crusafonti* et *F. larteti* appartiennent à une même lignée qui se caractérise par une forte augmentation de taille au cours du temps. Cependant *R. lacombai* appartient à une autre lignée, plus grande qui coexiste avec la première et qui se caractérise elle aussi par une forte augmentation de taille au cours du temps. Dans ce contexte, *R. lacombai* indiquerait un âge beaucoup plus vieux pour le remplissage de La Grive L3, proche de l'âge du gisement de l'espèce type : Regajo 2 (Freudenthal et Daams, 1988) correspondrait à un âge soit équivalent à La Grive M, soit légèrement inférieur (van der Meulen *et al.*, sous presse).

#### *Democricetodon* aff. *brevis* (Schaub 1925)

Cette population de *Democricetodon* présente une morphologie et une taille proche de celle de CD24 ce qui suggère un âge proche pour La Grive L3.

#### *Democricetodon fourensis* Maridet *et al.* 2000

Morphologiquement, cette population est proche de celle de CD24 ou Four. Toutefois, dans un contexte d'augmentation de taille, on constate que les mensurations des dents sont intermédiaires entre CD24 et Four ce qui suggère également un âge intermédiaire.

#### Discussion

L'âge de ce gisement était initialement considéré comme plus récent que La Grive M (Mein, 1984; Mein et Ginsburg, 2002). Parmi la faune certains éléments tels que *S. besana/bredai*, *M. gregarius*, *D. brevis*, *D. fourensis* indiquent un âge relatif à La Grive M plus vieux ou équivalent, et qui contredisent un âge plus récent. D'autres éléments de la faune tels que *H. cf. rubricati*, *E. sansaniensis*, *R. lacombai* ne donnent pas d'indication relative à La Grive M mais suggèrent un âge soit proche soit plus récent que Sansan. Ainsi l'ensemble de ces indications semble converger vers un âge relatif pour La Grive L3 intermédiaire entre Sansan et La Grive M. Plus précisément sur la région de Lyon, *D. fourensis* indique un âge intermédiaire entre CD24 et Four n1.

#### Liste faunique de La Grive L3 : (Mein et Ginsburg, 2002)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Primates	
<i>Pliopithecus antiquus chantrei</i>	Blainville 1839
Lipotyphla	
<i>Atelerix depereti</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Atelerix karsticus</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Lartetium ziegléri</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1865)
<i>Galerix stehlini</i>	(Gaillard 1929)
<i>Plesiodimylus chantrei</i>	Gaillard 1897
<i>Metacordylodon schlosseri</i>	(Andreae 1904)
<i>Proscapanus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Urotrichus dolichochoir</i>	(Gaillard 1899)
<i>Talpa minuta</i>	Blainville 1840
<i>Miosorex grivensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Blarinella robusta</i>	(Baudelot 1967)
<i>Paenelimnoecus crouzeli</i>	Baudelot 1972
Chiroptera	

<i>Megaderma</i> cf. <i>vireti</i>	Mein 1964
<i>Rhinolophus delphinensis</i>	Gaillard 1899
<i>Rhinolophus grivensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Myotis antiquus</i>	Gaillard 1899
Lagomorpha	
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)
Rodentia	
* <i>Spermophilinus besana/bredai</i>	Cuenca 1988/(von Meyer 1848)
* <i>Heteroxerus</i> cf. <i>rubricati</i>	Crusafont <i>et al.</i> 1955
Sciuridae indet.	
<i>Myoglis meini</i>	(de Bruijn 1966)
* <i>Eomuscardinus</i> cf. <i>vallesiensis</i>	(Hartenberger 1966)
<i>Muscardinus hispanicus</i>	de Bruijn 1966
<i>Glirudinus undosus</i>	Mayr 1979
<i>Bransatoglis astaracensis</i>	(Baudelot 1970)
<i>Miodyromys</i> cf. <i>aegercii</i>	Baudelot 1972
<i>Miodyromys hamadryas</i>	(Major 1899)
<i>Microdyromys complicatus</i>	de Bruijn 1966
<i>Keramidomys pertesunatoi</i>	Hartenberger 1967
<i>Cricetodon</i> sp.	
<i>Hispanomys bijugatus</i>	Mein et Freudenthal 1971
* <i>Fahlbuschia crusafonti</i>	Agusti 1978
<i>Megacricetodon</i> cf. <i>similis</i>	Fahlbusch 1964
* <i>Megacricetodon</i> cf. <i>gregarius</i>	(Schaub 1944)
* <i>Democricetodon fourensis</i>	Maridet <i>et al.</i> 2000
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>brevis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>freisingensis</i>	Fahlbusch 1964
<i>Eumyarion latior</i>	(Schaub et Zapfe 1953)
<i>Anomalomys gaudryi</i>	Gaillard 1900
Carnivora	
<i>Amphicyon major</i>	Blainville 1841
<i>Agnotherium grivense</i>	(Viret 1929)
<i>Ursavus primaevus</i>	(Gaillard 1899)
<i>Martes filholi</i>	(Depéret 1887)
<i>Martes munki</i>	Roger 1900
<i>Martes delphinensis</i>	Depéret 1892
<i>Ischyrictis mustelinus</i>	(Viret 1933)
<i>Grivamephitis meini</i>	de Beaumont 1973
<i>Trocharion albanense</i>	Major 1903
<i>Semigenetta sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Viverrictis modica</i>	Gaillard 1899
<i>Leptoplesictis aurelianensis</i>	(Schlosser 1888)
<i>Protictitherium gaillardi</i>	(Major 1903)
<i>Thalassictis certa</i>	(Major 1903)
<i>Pseudaelurus quadridentatus</i>	(Blainville 1843)
<i>Pseudaelurus turnauensis</i>	(Hoernes 1882)
Proboscidea	
<i>Gomphotherium angustidens</i>	(Cuvier 1817)
<i>Deinotherium levius</i>	(Jourdan 1861)
Perissodactyla	
<i>Anchitherium aurelianense</i>	(Cuvier 1812)
Artiodactyla	
<i>Albanohyus pygmaeus</i>	(Depéret 1892)
<i>Taucanamo grandaevum</i>	Fraas 1870
<i>Listriodon splendens</i>	von Meyer 1846
<i>Parachleuastochoerus steinheimensis</i>	Fraas 1870
<i>Palaeomeryx eminens</i>	von Meyer 1847
<i>Micromeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
<i>Euprox furcatus</i>	(Hensel 1859)

**La Grive L5**

Ce remplissage karstique se trouve à quelques mètres des localités de La Grive L3 et L7. La faune extraite, bien que beaucoup moins abondante, présente de fortes similarités avec le remplissage de La Grive L3. Faute d'une étude plus approfondie sur ce gisement, l'âge supposé est équivalent à celui de la Grive L3.

Liste faunique de La Grive L5 : (Mein et Ginsburg, 2002)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

## Primates

*Dryopithecus fontani* Lartet 1956

## Lipotyphla

*Postpalerinaceus intermedius* (Gaillard 1899)  
*Galerix socialis* (von Meyer 1865)  
*Galerix stehlini* (Gaillard 1929)  
*Plesiodimylus chantrei* Gaillard 1897  
*Proscapanus sansaniensis* (Lartet 1851)  
*Urotrichus dolichochoir* (Gaillard 1899)  
*Talpa minuta* Blainville 1840  
*Asthenoscapter meini* Hutchison 1974  
*Heterosorex delphinensis* Gaillard 1915  
*Miosorex grivensis* (Depéret 1892)  
*Crusafontina endemica* Gibert 1974

## Chiroptera

*Megaderma gaillardi* (Trouessart 1898)  
*Rhinolophus delphinensis* Gaillard 1899  
*Myotis antiquus* Gaillard 1899

## Lagomorpha

*Prolagus oeningensis* (König 1825)  
*Lagopsis verus* (Hensel 1846)  
*Eurolagus fontannesii* (Depéret 1887)

## Rodentia

*Lagrivea vireti* Mein et Ginsburg, 2002  
*Miopetaurista neogrivensis* (Mein 1970)  
*Spermophilinus bredai* (von Meyer 1848)  
 \**Heteroxerus huerzeleri* ? Stehlin et Schaub 1951  
*Myoglis meini* (de Bruijn 1966)  
*Eomuscardinus sansaniensis* (Lartet 1851)  
*Muscardinus hispanicus* de Bruijn 1966  
*Miodyromys* cf. *aegercii* Baudelot 1972  
*Miodyromys hamadryas* (Major 1899)  
*Hispanomys decedens* Schaub 1925  
*Hispanomys bijugatus* Mein et Freudenthal 1971  
 \**Fahlbuschia crusafonti* Agusti 1978  
*Megacricetodon minutus* (Daxner-Höck 1967)  
 \**Megacricetodon* cf. *gregarius* (Schaub 1944)  
*Democricetodon brevis* (Schaub 1925)  
 \**Democricetodon* aff. *freisingensis* Fahlbusch 1964  
 \**Democricetodon fourensis* Maridet *et al.* 2000  
*Eumyarion latior* (Schaub et Zapfe 1953)  
*Anomalomys gaudryi* Gaillard 1900

## Carnivora

*Agnotherium grivense* (Viret 1929)  
*Plithocyon armagnacensis* Ginsburg 1955  
*Hemicyon goeriachensis* (Toula 1884)

<i>Martes filholi</i>	Depéret 1887
<i>Martes munki</i>	Roger 1900
<i>Martes delphinensis</i>	Depéret 1892
<i>Ischyricteis mustelinus</i>	(Viret 1933)
<i>Grivamephitis meini</i>	de Beaumont 1973
<i>Semigenetta sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Viverrictis modica</i>	Gaillard 1899
<i>Thalassictis certa</i>	(Major 1903)
<i>Pseudaelurus lorteti</i>	Gaillard 1899
<i>Pseudaelurus turnauensis</i>	(Hoernes 1882)
Proboscidea	
<i>Deinotherium levius</i>	(Jourdan 1861)
Perissodactyla	
<i>Phyllotillon</i> nov. sp.	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Anchitherium aurelianense</i>	(Cuvier 1812)
<i>Alicormops simorrensis</i>	(Lartet 1861)
<i>Lartetotherium sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
Artiodactyla	
<i>Albanohyus pygmaeus</i>	(Depéret 1892)
<i>Listriodon splendens</i>	von Meyer 1846
<i>Parachleuastochoerus steinheimensis</i>	Fraas 1870
<i>Palaeomeryx eminens</i>	von Meyer 1847
<i>Miocromeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
<i>Euprox furcatus</i>	(Hensel 1859)
<i>Eotragus clavatus</i>	(Gervais 1850)
<i>Protragocerus chantrei</i>	(Depéret 1887)

#### Four

Ce gisement est un remplissage karstique stratifié de la région lyonnaise (Maridet et al., 2000). Le remplissage comporte 4 niveaux fossilifères, n1 à n4, les deux derniers niveaux présentent des faunes non différenciables et sont traités ensemble : n3-4. Bien que le matériel extrait soit peu abondant, la faune issue de ce premier niveau se différencie du reste du remplissage par sa composition.

#### niveau n1

##### Cricetinae

*Megacricetodon gersii* Aguilar 1982- *lemartinelli* Aguilar 1995

*M. gersii-lemartinelli* est représenté par un faible nombre de dents au sein du premier niveau de Four (Maridet et al., 2000). Toutefois, la morphologie des dents permet de suggérer un âge intermédiaire entre les localités de Lo Fournas 10 et Lo Fournas 2 dans la région Languedoc-Roussillon (biozone MN6)

*Fahlbuschia* cf. *larteti* Schaub 1925

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	11	2,22	2,44	2,33	0,070	11	1,49	1,64	1,56	0,047
M2	17	1,64	1,87	1,77	0,056	17	1,47	1,61	1,53	0,039
M3	4	1,22	1,28	1,25	0,022	4	1,22	1,34	1,28	0,043
m1	15	1,92	2,14	2,03	0,064	15	1,32	1,51	1,39	0,064
m2	13	1,71	1,93	1,85	0,068	13	1,39	1,53	1,49	0,047
m3	6	1,40	1,52	1,45	0,050	6	1,21	1,29	1,25	0,030

Tab. 66 - Mesures de *Fahlbuschia larteti* Schaub 1925 de Four n1, d'après Maridet et al., 2000

Le genre *Fahlbuschia* n'est présent que dans le premier niveau du remplissage karstique de Four (n1). Sur les M1, l'antérocone est simple, il n'y pas d'éperon sur l'antérophe, le mésophe est soit absent soit vestigial et le cingulum lingual est peu développé. Sur les m1, l'antéroconide est simple, le

---

métaconide tend à développer une deuxième connexion reliée à l'antéroconide, le mésolophide est le plus souvent absent, aucune crête mésolabiale de l'hypoconide n'est observable et le cingulum labial est très peu développé.

La morphologie simple de cette population est caractéristique de l'espèce *Fahlbuschia larteti*, toutefois quelques différences sur le développement des mésolophes(ides) et des cingulums peuvent être notées en comparaison de la population type de La Grive M. En outre, la taille est également plus petite qu'à La Grive M. D'après l'étude des *Fahlbuschia* réalisée dans le bassin de Calatayud-Teruel (van der Meulen *et al.*, sous presse), l'évolution depuis l'espèce *D. franconicus* se caractérise par une augmentation de taille, ainsi les mensurations et la morphologie de la population de Four n1 suggèrent un âge proche de La Grive M, mais plus ancien.

#### *Democricetodon brevis* (Schaub 1925)

Bien que l'effectif de cette population soit très faible, il permet de reconnaître une forme typique de *D. brevis* comparable à celle de La Grive M. L'âge suggéré est donc plus récent que CD24, La Grive L3 et Anwil.

#### Discussion

L'ensemble des indications biochronologiques fournies par la faune de rongeurs suggère un âge plus vieux que La Grive M. Toutefois, certains éléments tels que *F. cf. larteti* et *D. brevis* indiquent un âge plus proche de La Grive M que de La Grive L3 et CD24. *D. fourensis* confirme par ailleurs un âge plus récent pour Four n1 que pour La Grive L3 et CD24.

#### **niveaux n2 et n3-4**

##### *Megacricetodon gregarius* (Schaub 1925)

Bien que l'effectif de cette population soit peu important, il permet de reconnaître une morphologie typique de l'espèce *M. gregarius*. Les mensurations données par Maridet *et al.* (2000) ne permettent pas une différenciation biométrique claire par rapport aux populations de La Grive M et L7.

#### **niveaux indéterminés**

##### *Cricetodon cf. jotae* Freudenthal 1973

Trois dents de *Cricetodon* ont été trouvées lors des premières fouilles du gisement (1 m1 : 2,87 x 1,80 ; 1 m2 : 2,25 x 1,60 ; 1 m3 : 2,25 x 1,55), dont le niveau de provenance exacte n'est pas connu. La morphologie est compatible avec l'appartenance à l'espèce *C. jotae*, toutefois on note sur la m1 une connexion proverse à l'entoconide et une taille importante pour les trois dents en comparaison de la population de *Cricetodon cf. jotae* de La Grive L7. Bien que le niveau de provenance de ces trois dents soit inconnu, les deux arguments morphologique et biométrique pourraient indiquer un âge plus récent que La Grive L7, donnant ainsi une indication sur l'âge plafond de l'ensemble des niveaux de Four.

#### Discussion

La stratification du remplissage karstique indique déjà un âge plus récent que Four n1. Toutefois le temps écoulé entre deux niveaux fossilifères reste inconnu. D'après sa taille, *D. fourensis* permet toutefois de mettre en évidence une différence de temps plus importante entre n1 et n2 qu'entre n2 et n3-4.

Parmi les Cricetinae, *Democricetodon fourensis* et *Megacricetodon gregarius* ne permettent pas de préciser l'âge de ces niveaux par rapport à La Grive M. Seul *Cricetodon jotae* semble indiquer un âge

légèrement plus récent que La Grive M. Au final les niveaux n2 à n4 de Four sont d'un âge soit équivalent soit légèrement plus récent que La Grive M.

Liste faunique de Four n1: (Maridet *et al.*, 2000)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Lipotyphla	
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1965)
<i>Plesiodimylus chantrei</i>	(Gaillard 1897)
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Talpa minuta</i>	Blainville 1840
Lagomorpha	
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)
<i>Lagopsis verus</i>	(Hensel 1846)
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
Rodentia	
* <i>Megacricetodon gersii-M. lemartinelli</i>	Aguilar 1982-Aguilar 1995
* <i>Democricetodon cf. brevis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon aff. freisingensis</i>	Fahlbusch 1964
* <i>Democricetodon fourensis</i>	Maridet <i>et al.</i> 2000
* <i>Fahlbuschia cf. larteti</i>	(Schaub 1925)

Liste faunique de Four n2: (Maridet *et al.*, 2000) ; (Ginsburg *et al.*, 2001)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Lipotyphla	
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1965)
<i>Plesiodimylus chantrei</i>	(Gaillard 1897)
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Talpa Minuta</i>	Blainville 1840
Lagomorpha	
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)
<i>Lagopsis verus</i>	(Hensel 1846)
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
Rodentia	
<i>Megacricetodon minor</i>	(Lartet 1851)
* <i>Megacricetodon gregarius</i>	(Schaub 1925)
<i>Megacricetodon sp.</i>	
* <i>Democricetodon fourensis</i>	Maridet <i>et al.</i> 2000
Carnivora	
<i>Magerictis sp.</i>	

Liste faunique de Four n3-4: Maridet *et al.*, 2000

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Lipotyphla	
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1965)
<i>Plesiodimylus chantrei</i>	(Gaillard 1897)
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Talpa minuta</i>	Blainville 1840
Lagomorpha	
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)
<i>Lagopsis verus</i>	(Hensel 1846)
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
Rodentia	
<i>Megacricetodon minor</i>	(Lartet 1851)
* <i>Megacricetodon gregarius</i>	(Schaub 1925)

---

*Megacricetodon* sp.  
\**Democricetodon fourensis* Maridet *et al.* 2000

Four niveau indéterminé: (Maridet *et al.*, 2000 ; Ginsburg *et al.*, 2001)  
Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Lipotyphla	
<i>Desmanella</i> indet.	
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1965)
<i>Miosorex grivensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Plesiodymylus chantrei</i>	(Gaillard 1897)
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Talpa minuta</i>	Blainville 1840
Lagomorpha	
<i>Eurolagus fontannesi</i>	(Depéret 1887)
<i>Lagopsis verus</i>	(Hensel 1846)
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
Rodentia	
* <i>Spermophilinus bredai</i>	(von Meyer 1848)
<i>Keramidomys</i> sp.	
<i>Microdyromys complicatus</i>	de Bruijn 1968
<i>Miodyromys aegercii</i>	Baudelot 1972
* <i>Eomuscardinus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Muscardinus</i> sp.	
Cricetinae indet.	
* <i>Cricetodon</i> cf. <i>jotae</i>	Freudenthal 1973
<i>Megacricetodon minor</i>	(Lartet 1851)
* <i>Megacricetodon gregarius</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon</i> cf. <i>brevis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>freisingensis</i>	Fahlbusch 1964
* <i>Democricetodon fourensis</i>	Maridet <i>et al.</i> 2000
* <i>Fahlbuschia</i> cf. <i>larteti</i>	(Schaub 1925)
<i>Lartetomys</i> nov. sp.	
<i>Anomalomys gaudryi</i>	Gaillard 1902
<i>Neocometes brunonis</i>	Schaub <i>et Zapfe</i> 1953
Carnivora	
<i>Rhodanictis</i> indet.	
Artiodactyla	
<i>Albanohyus pygmaeus</i>	(Depéret 1982)
<i>Euprox furcatus</i>	(Hensel 1859)
<i>Micromeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
<i>Palaeomeryx eminens</i>	von Meyer 1847

## La Grive L7

Ce remplissage karstique a fourni une faune très riche (97 espèces de mammifères) et semblable à celle de La Grive M par sa composition. Pour cette raison, la différenciation biochronologique entre les deux localités est difficile.

### Sciuridae

*Spermophilinus bredai* von Meyer 1848

La population de La Grive L7 présente toutes les caractéristiques morphologiques de l'espèce *S. bredai*. On note également une meilleure différenciation biométrique des premières et deuxième molaires. Sa taille est également supérieure à celle de Vieux-Collonges et La Grive L3, ce qui indique un âge clairement plus récent.

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	32	1,49	1,76	1,60	0,073	32	1,50	1,92	1,65	0,101
P4	54	1,47	1,84	1,65	0,092	54	1,74	2,13	1,92	0,092
M1	41	1,73	1,90	1,82	0,052	41	2,02	2,34	2,19	0,089
M2	25	1,92	2,01	1,96	0,022	25	2,11	2,43	2,32	0,087
M3	35	2,04	2,44	2,20	0,101	35	1,90	2,26	2,07	0,091
d4	36	1,44	1,63	1,54	0,059	36	1,17	1,49	1,32	0,084
p4	52	1,55	1,95	1,72	0,078	52	1,32	1,82	1,55	0,117
m1	46	1,65	2,17	1,85	0,110	46	1,68	2,09	1,90	0,095
m2	30	2,00	2,48	2,23	0,119	30	2,01	2,49	2,12	0,106
m3	25	2,07	2,70	2,35	0,155	25	1,95	2,24	2,09	0,092

Tab. 67 - Mesures de *Spermophilinus bredai* von Meyer 1848 de La Grive L7 d'après P. Mein, inédit.*Heteroxerus grivensis* (Major, 1893)

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	12	1,75	1,93	1,85	-	12	1,60	1,83	1,72	-
P4	9	1,62	1,90	1,74	-	9	1,95	2,15	2,05	-
M1-2	33	1,82	2,10	1,96	-	33	2,05	2,32	2,45	-
M3	17	1,80	2,10	1,98	-	17	1,90	2,20	2,09	-
d4	11	1,54	1,70	1,59	-	11	1,17	1,42	1,27	-
p4	10	1,60	1,90	1,73	-	10	1,54	1,78	1,62	-
m1-2	32	1,83	2,18	1,98	-	32	1,73	2,20	1,95	-
m3	17	2,10	2,30	2,21	-	17	1,80	2,18	2,04	-

Tab. 68 - Mesures de *Heteroxerus grivensis* (Major, 1893) de La Grive L7 d'après P. Mein, inédit.

Au niveau des molaires supérieures, sur les M1 et M2 le métalophe n'est pas toujours relié au protocône (19/32). La plupart des M3 présente un protocône fortement développé (15/17). Pour les molaires inférieures, le métalophide est souvent complet sur les m1 et m2 (20/32) mais plus rarement sur les m3 (4/17). On note que l'antéroconulide n'est pas toujours bien développé sur les m1 et m2. La morphologie de cette population correspond à l'espèce *H. grivensis* et ne présente pas de différence notable par rapport à la population type de La Grive M. La taille de cette population est également nettement supérieure aux populations de *Heteroxerus* issues de Vieux-Collonges et de La Grive L3.

Gliridae*Eomuscardinus vallesiensis* Hartenberger 1966

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
P4	39	0,54	0,71	0,63	0,035	39	0,66	0,88	0,76	0,048
M1	27	1,00	1,20	1,11	0,055	27	1,00	1,17	1,09	0,047
M2	31	1,05	1,18	1,11	0,033	31	1,15	1,34	1,23	0,041
M3	32	0,73	0,94	0,84	0,049	32	0,95	1,14	1,06	0,045
p4	10	0,53	0,63	0,59	0,028	10	0,59	0,71	0,65	0,042
m1	30	0,95	1,12	1,01	0,041	30	0,93	1,12	0,99	0,049
m2	30	0,95	1,17	1,08	0,041	30	1,04	1,22	1,14	0,045
m3	24	0,83	1,04	0,96	0,059	24	0,85	1,03	0,95	0,050

Tab. 69 - Mesures de *E. vallesiensis* Hartenberger 1966 de La Grive L7 d'après P. Mein, inédit.

L'étude des premières molaires supérieures de la population de *Eomuscardinus* de La Grive L7 montre une population proche de celle de La Grive M. Sur les M1, le nombre de crêtes par dent est généralement de 7. Le nombre de crêtes complètes par M1 peut être de 4 (40/100) ou de 5 (60/100). Sur les M2, le nombre de crêtes complètes peut être de 5 (8/100), 6 (75/100) ou 7 (17/100), jamais plus contrairement à ce qui est observable à La Grive L3 et Sansan. Cette population, présente donc une morphologie plus simple que *E. sansaniensis* de Sansan et La Grive L3 sur les M2, et peut être attribuée à l'espèce *E. vallesiensis*.

Si, la morphologie de La Grive L7 est proche de celle de Vieux-Collonges et de La Grive M, on note toutefois quelques différences avec Vieux-Collonges. Ainsi le nombre de crêtes par M1 tend à baisser à La Grive L7 tandis que le nombre de crêtes complètes tend à augmenter. Sur les M2, on constate également une augmentation du nombre de crêtes complètes à La Grive L7. Ces changements morphologiques s'accompagnent d'une augmentation de taille. Ces éléments morphologiques et biométriques permettent de fixer un âge pour La Grive L7 beaucoup plus proche de La Grive M que de Vieux-Collonges.

### Cricetinae

#### *Fahlbuschia larteti* Schaub 1925

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	39	2,31	2,52	2,41	0,057	39	1,50	1,74	1,62	0,058
M2	50	1,66	1,91	1,80	0,061	50	1,46	1,69	1,60	0,046
M3	16	1,14	1,33	1,27	0,050	16	1,25	1,45	1,38	0,055
m1	48	1,92	2,16	2,07	0,060	48	1,30	1,48	1,39	0,040
m2	52	1,75	2,00	1,88	0,056	52	1,42	1,63	1,51	0,040
m3	30	1,35	1,56	1,46	0,058	30	1,29	1,44	1,36	0,039

Tab. 70 - Mesures de *F. larteti* Schaub 1925 de La Grive L7.

Sur les M1, l'antérocone est le plus souvent simple mais peut présenter une tendance à la division, il peut y avoir dans quelques cas un éperon vestigial sur l'antérolophe, le mésolophe varie de absent à long et le cingulum lingual peut sur certaines dents développer un style. Sur les m1, l'antéroconide est simple, le métaconide présente souvent une deuxième connexion reliée à l'antéroconide, le mésolophide est le plus souvent présent sous forme vestigiale, quelques rares crêtes mésolabiales de l'hypoconide sont observables et le cingulum labial présente un développement important pouvant former un style bordier.

La morphologie de cette population est simple et très proche de la population type de La Grive M. Elle est également intermédiaire entre celles de Four n1 et de La Grive M, ce qui suggère un âge intermédiaire, mais plus proche de La Grive M d'après la morphologie.

#### *Megacricetodon gregarius* (Schaub 1925)

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	81	1,68	2,10	1,87	0,070	81	1,03	1,27	1,16	0,051
M2	37	1,26	1,49	1,39	0,056	37	1,05	1,23	1,14	0,042
M3	22	0,74	1,01	0,89	0,073	22	0,84	1,04	0,93	0,048
m1	46	1,65	1,93	1,78	0,067	46	0,95	1,15	1,03	0,048
m2	39	1,21	1,53	1,37	0,062	39	1,01	1,16	1,11	0,037
m3	39	0,97	1,21	1,11	0,044	39	0,85	0,99	0,93	0,032

Tab. 71 - Mesures de *Megacricetodon gregarius* (Schaub 1925) de La Grive L7, d'après P. Mein, inédit.

La population de La Grive L7 présente une morphologie typique de *M. gregarius*. Sur les M1, l'antérocone est le plus souvent nettement divisé (38/40), le mésolophe est court, le plus souvent absent (22/40) et la présence d'un éperon sur le paracone est fréquente (19/40). Sur les m1, l'antéroconide est le plus souvent divisé, mais de façon moins nette qu'à La Grive L3, il peut également être simple (7/44). Le mésolophide est le plus souvent vestigial (21/44) ou absent (16/44), parfois moyen (7/44).

#### *Democricetodon affinis* (Schaub 1925)

Cette population de *D. affinis* ne montre pas de différence morphologique ou biométrique significative par rapport à La Grive M. Elle indique donc un âge très proche pour les deux localités sans permettre plus de précision

*Democricetodon brevis* (Schaub 1925)

La morphologie de cette population est très proche de la population type de La Grive M. On note toutefois une division légèrement plus faible de l'antérocone de la M1 qui indique un âge plus vieux de La Grive M. Dans un contexte de diminution de taille entre La Grive M et Gigggenhausen, la taille légèrement supérieure à La Grive L7 indiquerait également un âge un peu plus vieux que La Grive M.

*Democricetodon* aff. *freisingensis* Fahlbusch 1964

Cette population et celle de La Grive M sont très semblables. La seule différence entre les deux populations est biométrique et indique un âge plus vieux pour La Grive L7 dans un contexte d'augmentation de taille.

Discussion

L'ensemble de la faune de La Grive L7 est similaire à celle de La Grive M, indiquant déjà un âge très proche entre les deux localités. L'étude détaillée de certains Sciuridae, Gliridae et Cricetinae permet de préciser la position biochronologique relative des deux localités. D'une part, *S. bredai*, *M. gregarius*, *D. affinis*, *D. brevis* confirment un âge plus récent que La Grive L3, CD24 et Four n1. D'autre part, *S. bredai*, *M. gregarius*, *D. brevis* et *D. aff. freisingensis* concordent pour suggérer un âge plus récent de La Grive M par rapport à La Grive L7.

Liste faunique de La Grive L7: (Mein et Ginsburg, 2002)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

Primates

*Crouzelia rhodanica* Ginsburg et Mein 1980

Lipotyphla

*Atelerix depereti* Mein et Ginsburg, 2002

*Atelerix rhodanicus* Mein et Ginsburg, 2002

*Postpalerinaceus intermedius* (Gaillard 1899)

*Galerix socialis* (von Meyer 1865)

*Galerix stehlini* (Gaillard 1929)

*Plesiodimylus gaillardi* Mein et Ginsburg, 2002

*Plesiodimylus chantrei* Gaillard 1897

*Metacordylodon schlosseri* (Andreae 1904)

*Proscapanus sansaniensis* (Lartet 1851)

*Urotrichus dolichochoir* (Gaillard 1899)

*Talpa minuta* Blainville 1840

*Asthenoscapter meini* Hutchison 1974

*Dinosorex* aff. *sansaniensis* (Lartet 1851)

*Miosorex grivensis* (Depéret 1892)

*Blarinella robusta* (Baudelot 1967)

*Paenelimnoecus crouzeli* Baudelot 1972

Crocidurinae indet.

Soricinae indet.

Creodonta

Creodonta indet.

Chiroptera

*Megaderma* cf. *vireti* Mein 1964

*Rhinolophus delphinensis* Gaillard 1899

*Rhinolophus grivensis* (Depéret 1892)

---

<i>Rhinolophus</i> sp.	
<i>Hipposideros collongensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Hipposideros aguilari</i>	Legendre 1982
<i>Asellia mariaetheresae</i>	Mein 1958
<i>Miniopterus fossilis</i>	Zapfe 1950
<i>Paleptesicus priscus</i>	(Zapfe 1950)
<i>Miostrellus campanensis</i>	Baudelot 1970
<i>Miostrellus noctuloides</i>	(Lartet 1851)
<i>Hanakia antiquus</i>	(Gaillard 1899)
<i>Myotis murinoides</i>	(Lartet 1851)
<i>Plecotus sanctialbani</i>	(Viret 1950)
Lagomorpha	
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)
Rodentia	
<i>Albanensia albanensis</i>	(Major 1893)
<i>Miopetaurista gaillardi</i>	(Mein 1970)
<i>Forsythia gaudryi</i>	(Gaillard 1899)
<i>Blackia miocaenica</i>	Mein 1970
<i>Palaeosciurus ultimus</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Tamias allobrogensis</i>	Mein et Ginsburg, 2002
* <i>Spermophilinus bredai</i>	(von Meyer 1848)
* <i>Heteroxerus grivensis</i>	(Major 1893)
* <i>Heteroxerus</i> cf. <i>rubricati</i>	Crusafont <i>et al.</i> 1955
<i>Myoglis meini</i>	(de Bruijn 1966)
<i>Eomuscardinus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
* <i>Eomuscardinus</i> cf. <i>vallesiensis</i>	(Hartenberger 1966)
<i>Glirudinus undosus</i>	Mayr 1979
<i>Bransatoglis astaracensis</i>	(Baudelot 1970)
<i>Miodymys</i> cf. <i>aegercii</i>	Baudelot 1972
<i>Miodymys hamadryas</i> ?	(Major 1899)
<i>Microdymys complicatus</i>	de Bruijn 1966
<i>Microdymys Koenigswaldi</i>	de Bruijn 1966
<i>Eomyops oppligeri</i>	Engesser 1990
<i>Keramidomys pertesunatoi</i>	Hartenberger 1967
<i>Cricetodon albanensis</i>	Mein et Freudenthal 1971
<i>Cricetodon</i> cf. <i>jotae</i>	Mein et Freudenthal 1971
<i>Fahlbuschia larteti</i>	(Schaub 1925)
* <i>Megacricetodon gregarius</i>	(Schaub 1925)
<i>Megacricetodon minor</i>	(Lartet 1851)
* <i>Democricetodon affinis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon brevis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>freisingensis</i>	Fahlbusch 1964
<i>Eumyarion latior</i>	(Schaub et Zapfe 1953)
<i>Anomalomys gaudryi</i>	Gaillard 1900
Carnivora	
<i>Pseudocyon sansaniensis</i>	Lartet 1951
<i>Ursavus primaevus</i>	(Gaillard 1899)
<i>Viretius goeriachensis</i>	(Toula 1884)
<i>Martes filholi</i>	Depéret 1887
<i>Martes delphinensis</i>	Depéret 1892
<i>Gaillardina transitoria</i>	(Gaillard 1899)
<i>Rhodanictis depereti</i>	Major 1903
<i>Grivamephitis pusilla</i>	(Major 1903)
<i>Proputorius pusillus</i>	(Viret 1951)
<i>Trochotherium cyamoides</i>	Fraas 1870
<i>Trocharion albanense</i>	Major 1903
<i>Semigenetta sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Viverrictis modica</i>	Gaillard 1899
<i>Leptoplesictis aurelianensis</i>	(Schlosser 1888)

<i>Protititherium crassum</i>	(Depéret 1892)
<i>Protictitherium gaillardi</i>	(Major 1903)
<i>Plioviverrops gaudryi</i>	de Beaumont et Mein 1972
<i>Pseudaelurus turnauensis</i>	Depéret 1892
Perissodactyla	
<i>Anchitherium aurelianense</i>	(Cuvier 1812)
Artiodactyla	
<i>Albanohyus pygmaeus</i>	(Depéret 1892)
<i>Taucanamo grandaevum</i>	Fraas 1870
<i>Listriodon splendens</i>	Stehlin 1899
<i>Parachleuastochoerus steinheimensis</i>	Fraas 1870
<i>Palaeomeryx eminens</i>	von Meyer 1847
<i>Miocomeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
<i>Euprox furcatus</i>	(Hensel 1859)
<i>Eotragus clavatus</i>	(Gervais 1850)

### La Grive M

Le remplissage karstique de La Grive M a fourni une faune à la fois riche (94 espèces de mammifères) et abondante. De fait, ce gisement sert aujourd'hui de référence pour la biozone MN7/8 (de Bruijn *et al.*, 1992). Les espèces analysées ici sont les mêmes que pour La Grive L7 afin d'illustrer les arguments qui permettent la différenciation temporelle des deux localités.

#### Sciuridae

##### *Spermophilinus bredai* von Meyer 1848

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	21	1,37	1,70	1,57	-	21	1,45	1,75	1,65	-
P4	26	1,45	1,90	1,65	-	26	1,65	2,10	1,89	-
M1	16	1,70	1,95	1,84	-	16	2,13	2,32	2,21	-
M2	16	1,78	2,05	1,92	-	16	2,10	2,55	2,31	-
M3	25	2,03	2,45	2,21	-	25	1,93	2,20	2,05	-
d4	23	1,40	1,65	1,51	-	23	1,05	1,42	1,22	-
p4	28	1,45	1,90	1,66	-	28	1,60	2,10	1,88	-
m1	20	1,55	1,88	1,77	-	20	1,70	2,05	1,81	-
m2	20	1,70	2,10	1,88	-	20	1,80	2,27	2,04	-
m3	26	2,15	2,60	2,31	-	26	1,83	2,35	2,02	-

Tab. 72 - Mesures de *Spermophilinus bredai* von Meyer 1848 de La Grive L7 d'après P. Mein, inédit.

La morphologie ne diffère pas de ce qui est observé à La Grive L7. Les tailles de cette population sont soit équivalentes soit légèrement supérieures à celles de La Grive L7, ce qui suggère un âge identique ou peut être légèrement plus récent.

##### *Heteroxerus grivensis* (Major, 1893)

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
D4	10	1,73	1,88	1,81	-	10	1,55	1,78	1,69	-
P4	14	1,64	1,85	1,72	-	14	1,95	2,18	2,05	-
M1-2	31	1,80	2,13	1,93	-	31	2,15	2,48	2,29	-
M3	17	1,70	2,18	2,02	-	17	1,88	2,07	2,18	-
d4	13	1,52	1,70	1,63	-	13	1,17	1,32	1,24	-
p4	7	1,56	1,80	1,67	-	7	1,50	1,66	1,62	-
m1-2	32	1,78	2,32	2,00	-	32	1,85	2,22	1,99	-
m3	13	2,08	2,37	2,21	-	13	1,83	1,22	1,02	-

Tab. 73 - Mesures de *Heteroxerus grivensis* (Major, 1893) de La Grive M d'après P. Mein, inédit.

La Grive M est la localité type de l'espèce *H. grivensis*. Sa comparaison avec la population de La Grive L7 ne permet pas de mettre en évidence de différence morphologique notable. On note

néanmoins que les tailles de La Grive M sont légèrement plus grandes qu'à La Grive L7, ce qui dans la logique d'une augmentation de taille depuis l'espèce *H. rubricati*, indique un âge légèrement plus récent.

### Gliridae

#### *Eomuscardinus vallesiensis* Hartenberger 1966

La population de *E. vallesiensis* de La Grive M est très proche morphologiquement et biométriquement de celle de La Grive L7. Sur les M1, le nombre de crêtes par dent est de 7, toutefois on note une légère tendance à l'augmentation du nombre de crêtes complètes. Le nombre de crêtes complètes peut être de 4 (36/100), de 5 (58/100), de 6 (4/100) ou même de 7 (2/100). Sur les M2, on peut également voir la même tendance s'exprimer par le nombre de crêtes complètes, qui peut être de 5 (3/56), de 6 (13/56) ou le plus souvent de 7 (40/56). La taille de la population de La Grive M est également légèrement supérieure à celle de La Grive L3.

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
P4	4	0,66	0,85	0,73	0,082	4	0,76	0,95	0,84	0,089
M1	53	1,01	1,18	1,10	0,047	53	0,97	1,18	1,09	0,046
M2	59	1,05	1,26	1,14	0,043	49	1,15	1,37	1,24	0,054
M3	17	0,78	1,05	0,93	0,069	17	1,04	1,22	1,11	0,059
p4	2	0,61	0,63	0,62	-	2	0,61	0,68	0,65	-
m1	11	0,98	1,15	1,03	0,054	11	0,93	1,22	1,02	0,076
m2	8	1,03	1,25	1,11	0,070	8	1,10	1,29	1,17	0,062
m3	1	-	-	0,88	-	1	-	-	0,88	-

Tab. 74 - Mesures de *E. vallesiensis* Hartenberger 1966 de La Grive M d'après P. Mein, inédit

Cette population confirme la tendance évolutive déjà observée sur les molaires supérieures entre Vieux-Collonges et La Grive L7 : une baisse du nombre de crêtes associée à une augmentation du nombre de crêtes complètes ainsi qu'une augmentation de la taille. Dans ce contexte, les différences entre La Grive M et La Grive L7 ne peuvent être mises en évidence que par des effectifs importants et suggèrent un âge proche mais légèrement plus récent pour La Grive M.

### Cricetinae

#### *Fahlbuschia larteti* Schaub 1925

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	50	2,33	2,61	2,47	0,074	50	1,53	1,81	1,66	0,055
M2	50	1,75	2,01	1,88	0,062	50	1,52	1,79	1,64	0,055
M3	50	1,20	1,40	1,30	0,047	50	1,32	1,51	1,42	0,048
m1	50	1,94	2,22	2,09	0,063	50	1,36	1,50	1,43	0,036
m2	50	1,72	2,02	1,87	0,054	50	1,48	1,62	1,54	0,033
m3	50	1,35	1,65	1,53	0,054	50	1,26	1,50	1,39	0,050

Tab. 75 - Mesures de *F. larteti* Schaub 1925 de La Grive M.

*F. larteti* de La Grive M est la population type de l'espèce. Aucune différence morphologique n'est notable par rapport à la population de La Grive L7. La seule différence est donc biométrique, avec une taille légèrement supérieure à La Grive M qui suggère un âge un peu plus récent.

#### *Megacricetodon gregarius* (Schaub 1925)

La population type de La Grive M présente peu de différences morphologiques par rapport à celle de La Grive L7. Sur les M1, l'antérocone est le plus souvent nettement divisé (37/40), le mésolophe est

court, souvent absent (15/40) et la présence d'un éperon sur le paracône est très fréquente (39/40). Sur les m1, l'antéroconide est toujours divisé mais souvent moins nettement qu'à La Grive L3. Le mésolophide est le plus souvent absent (22/47) ou vestigial (18/47) et peut être parfois de longueur moyenne (7/47).

	n	Lmin	Lmax	Lmoy	ET	n	lmin	lmax	lmoy	ET
M1	50	1,77	2,01	1,91	0,058	50	1,06	1,34	1,22	0,058
M2	50	1,22	1,39	1,51	0,062	50	1,06	1,24	1,16	0,041
M3	50	0,82	1,01	0,92	0,049	50	0,85	1,04	0,97	0,045
m1	44	1,70	1,95	1,83	0,056	44	1,00	1,16	1,10	0,036
m2	44	1,30	1,48	1,39	0,036	44	1,07	1,26	1,18	0,040
m3	44	1,02	1,22	1,14	0,047	44	0,88	1,09	0,98	0,038

Tab. 76 - Mesures de *Megacricetodon gregarius* (Schaub 1925) de La Grive M, d'après P. Mein, inédit

## Discussion

La faune étudiée confirme un âge très proche de La Grive L7, plus récent que La Grive L3, CD24 et Four n1.

## Liste faunique de La Grive M: (Mein et Ginsburg, 2002)

Le matériel revu dans le cadre de cette thèse est marqué par un astérisque : \*

### Lipotyphla

<i>Atelerix rhodanicus</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Postpalerinaceus intermedius</i>	(Gaillard 1899)
<i>Galerix socialis</i>	(von Meyer 1865)
<i>Galerix stehlini</i>	(Gaillard 1929)
<i>Lanthanotherium robustum</i>	Viret 1940
<i>Plesiodimylus chantrei</i>	Gaillard 1897
<i>Plesiodimylus gaillardi</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Metacordylodon schlosseri</i>	(Andreae 1904)
<i>Proscapanus sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Scaptonyx edwardsi</i>	Gaillard 1899
<i>Urotrichus dolichochoir</i>	(Gaillard 1899)
<i>Talpa minuta</i>	Blainville 1840
<i>Asthenoscapter meini</i>	Hutchison 1974
cf. <i>Scapoloides</i> sp.	
<i>Dinosorex</i> aff. <i>sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
« <i>Allosorex</i> » <i>gracilidens</i>	Viret et Zapfe 1952
<i>Miosorex grivensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Blarinella robusta</i>	(Baudelot 1967)
<i>Paenelimnoecus crouzeli</i>	Baudelot 1972

### Chiroptera

<i>Megaderma</i> cf. <i>vireti</i>	Mein 1964
<i>Rhinolophus delphinensis</i>	Gaillard 1899
<i>Rhinolophus grivensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Rhinolophus</i> sp.	
<i>Hipposideros collongensis</i>	(Depéret 1892)
<i>Asellia mariaetheresae</i>	Mein 1958
<i>Miniopterus fossilis</i>	Zapfe 1950
<i>Miniopterus zapfei</i>	Zapfe 1950
<i>Paleptesicus priscus</i>	(Zapfe 1950)
<i>Miostrellus campanensis</i>	(Baudelot 1970)
<i>Miostrellus noctuloides</i>	(Lartet 1851)
<i>Hanakia antiquus</i>	(Gaillard 1899)
<i>Myotis</i> cf. <i>boyeri</i>	Mein 1964
<i>Myotis murinoides</i>	(Lartet 1851)
<i>Plecotus sanctialbani</i>	(Viret 1950)

<i>Otonycteris</i> sp.	
<i>Tadarida engesseri</i>	Rachl 1983
Lagomorpha	
<i>Prolagus oeningensis</i>	(König 1825)
<i>Lagopsis verus</i>	(Hensel 1846)
<i>Eurolagus fontannesii</i>	(Depéret 1887)
Rodentia	
<i>Albanensia albanensis</i>	(Major 1893)
<i>Miopetaurista gaillardi</i>	(Mein 1970)
<i>Forsythia gaudryi</i>	(Gaillard 1899)
<i>Blackia miocaenica</i>	Mein 1970
<i>Hylometes debruijini</i>	Mein et Ginsburg, 2002
<i>Palaeosciurus ultimus</i>	Mein et Ginsburg, 2002
* <i>Spermophilinus bredai</i>	(von Meyer 1848)
* <i>Heteroxerus grivensis</i>	(Major 1893)
<i>Myoglis meini</i>	(de Bruijn 1966)
* <i>Eomuscardinus</i> cf. <i>vallesiensis</i>	(Hartenberger 1966)
<i>Paraglrulus werenfelsi</i>	Engesser 1972
<i>Glirudinus undosus</i>	Mayr 1979
<i>Bransatoglis astaracensis</i>	(Baudelot 1970)
<i>Miodymys</i> cf. <i>aegercii</i>	Baudelot 1972
<i>Miodymys hamadryas</i> ?	Major 1899
<i>Microdymys complicatus</i>	de Bruijn 1966
<i>Microdymys koenigswaldi</i>	de Bruijn 1966
<i>Eomyops oppligeri</i>	Engesser 1990
<i>Keramidomys pertesunatoi</i>	Hartenberger 1967
<i>Cricetodon albanensis</i>	Mein et Freudenthal 1971
<i>Hispanomys decedens</i> ?	Schaub 1925
* <i>Fahlbuschia larteti</i>	(Schaub 1925)
<i>Fahlbuschia</i> sp.	
* <i>Megacricetodon gregarius</i>	(Schaub 1925)
<i>Megacricetodon minor</i>	(Lartet 1851)
* <i>Democricetodon affinis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon brevis</i>	(Schaub 1925)
* <i>Democricetodon</i> aff. <i>freisingensis</i>	Fahlbusch 1964
<i>Eumyarion latior</i>	(Schaub et Zapfe 1953)
<i>Neocometes brunonis</i>	Schaub et Zapfe 1953
<i>Anomalomys gaudryi</i>	Gaillard 1900
Carnivora	
<i>Amphicyon major</i>	Blainville 1841
<i>Plithocyon armagnacensis</i> ?	Ginsburg 1955
<i>Ursavus primaevus</i>	(Gaillard 1899)
<i>Viretius goeriachensis</i>	(Toula 1884)
<i>Martes filholi</i>	Depéret 1887
<i>Martes munki</i>	Roger 1900
<i>Martes delphinensis</i>	Depéret 1892
<i>Ischyriactis mustelinus</i>	(Viret 1933)
<i>Rhodanictis depereti</i>	(Major 1903)
<i>Grivamephitis pusilla</i>	(Major 1903)
<i>Trochotherium cyamoides</i>	Fraas 1870
<i>Trocharion albanense</i>	Major 1903
<i>Sansanosmilus jourdani</i>	(Filhol 1883)
<i>Semigenetta sansaniensis</i>	(Lartet 1851)
<i>Viverrictis modica</i>	Gaillard 1899
<i>Jourdanictis grivensis</i>	Viret 1951
<i>Leptoplectis aurelianensis</i>	(Schlosser 1888)
<i>Protictitherium gaillardi</i>	(Major 1903)
<i>Pseudaelurus quadridentatus</i>	(Blainville 1843)
<i>Pseudaelurus lorteti</i>	Gaillard 1899
<i>Pseudaelurus turnauensis</i>	(Hoernes 1882)

Proboscidea	
<i>Zygodolophodon cf. turicensis</i> ?	(Schinz 1824)
Perissodactyla	
<i>Anchitherium aurelianense</i>	(Cuvier 1812)
<i>Brachypotherium brachypus</i>	(Lartet 1837)
Artiodactyla	
<i>Albanohyus pygmaeus</i>	(Depéret 1892)
<i>Taucanamo grandaevum</i>	Fraas 1870
<i>Palaeomeryx eminens</i>	von Meyer 1847
<i>Micromeryx flourensianus</i>	Lartet 1851
<i>Euprox furcatus</i>	(Hensel 1859)

### Autres régions

L'évolution de forme et de taille au sein des lignées proposées met en évidence quelques problèmes concernant l'âge relatif de trois localités : Anwil, Puttenham et Vermes 2.

#### Anwil

L'âge de Anwil est discuté : considéré à l'origine comme plus récent que La Grive M (Engesser, 1972; de Bruijn *et al.*, 1992; Bolliger, 1998), son âge a ensuite été remis en question (Aguilar *et al.*, 1999a). L'étude des *Democricetodon* permet de mettre en évidence la similarité avec la faune de Sansan. D'abord pour les *D. gaillardii* proches aussi bien morphologiquement que biométriquement et ensuite pour plusieurs points morphologiques communs entre *D. aff. brevis* de Anwil et *D. cf. gracilis* de Sansan. La deuxième observation repose sur la comparaison entre *D. aff. brevis* et le *D. brevis* typiques de La Grive M qui indique un âge plus récent pour La Grive M. Ainsi Anwil serait d'un âge intermédiaire entre Sansan et La Grive M d'après les *Democricetodon*.

#### Puttenham

Comme le montre le tableau 46, l'âge relatif de Puttenham par rapport à Sansan est discutée. Toutefois, la morphologie de *D. mutilus* de Puttenham (cf. chapitre Systématique) présente des caractères évolués au sein de la lignée : un antérocone présentant une division marquée, une double connexion fréquente et un développement de l'éperon sur l'antérolophule sur les M1 (tab. 44) ; une division de l'antéroconide et un développement de la crête mésolabiale de l'hypoconide sur les m1 (tab. 47). Ces caractères permettent de proposer un âge plus récent pour Puttenham que pour Sansan, ce qui correspond avec l'âge équivalent à Anwil proposé par Aguilar *et al.* (1999) à partir des *Megacricetodon*. On note par ailleurs que la même observation peut être faite dans la lignée *D. gracilis*, bien que les effectifs disponibles ne permettent pas une importante précision biochronologique.

#### Vermes 2

Deux âges sont proposés pour Vermes 2 : Heissig (1997) propose un âge ancien, plus vieux que Sandelzhausen ; et Mein (1989), de Bruijn (1992) et Aguilar *et al.* (1999a) proposent un âge plus récent que La Grive M.

L'étude réalisée du *D. cf. mutilus* de Vermes 2, montre de fortes similitudes avec *D. cf. mutilus* de Giggenhausen. En outre, quelques dents de *D. fougensis* de grandes tailles sont également présentes dans le gisement, indiquant un âge plus récent que Four n1. Ainsi, l'étude des *Democricetodon* confirme un âge récent pour la localité de Vermes 2, probablement plus récent que La Grive M et proche de Giggenhausen.



## Etude morphométrique du genre *Megacricetodon*

### Bilan des connaissances

Le genre *Megacricetodon* a fait l'objet de plusieurs travaux (Fahlbusch, 1964; Aguilar, 1980; Daams et Freudenthal, 1988; Bolliger, 1994; Aguilar, 1995; Aguilar *et al.*, 1999a) et plusieurs lignées ont été établies parmi lesquelles *M. collongensis* (Mein 1958)-*M. gersii* Aguilar 1982-*M. lemartinelli* Aguilar 1995-*M.ournasi* Aguilar 1995-*M. roussillonensis* Aguilar *et al.* 1986 en région Languedoc-Roussillon (Aguilar, 1980; Aguilar *et al.*, 1999a), *M. bavaricus* Fahlbusch 1964-*M. aff. bavaricus* Fahlbusch 1964-*M. germanicus* Aguilar 1980 (Boon, 1991; Heissig, 1997; Aguilar *et al.*, 1999a) dans les molasses péri-alpines et *M. gregarius* (Schaub 1925) sur la région Centre-Est avec *M. aff. ibericus* (Schaub 1944) qui est considéré dans cette étude comme un *M. gregarius* ancêtre de la forme de La Grive M (Schaub 1925) conformément aux observations réalisées dans la chapitre précédent.

Les précédentes études sur l'évolution du genre *Megacricetodon* ont pris en compte principalement la morphologie des dents et les données biométriques. Cette étude morphométrique sur le contour des premières molaires supérieures propose de quantifier un aspect du changement de forme au sein de ces trois lignées de *Megacricetodon*, considéré comme un caractère évolutif au même titre que les autres caractères morphologiques. Les données concernant chacune des espèces incluses dans l'étude sont présentées dans le tableau 77. La quantification du changement de forme entre localités en regard de l'âge de ces localités a pour but d'observer les rythmes évolutifs chez le genre *Megacricetodon* dans trois régions distinctes. Au final la comparaison entre les trois régions permettra de comprendre si les vitesses d'évolution morphologique (sur le contour) répondent à un stimulus à grande échelle ou bien si des particularités régionales s'expriment.

### Age des localités

Afin de pouvoir aborder les vitesses évolutives de changement de forme, il est nécessaire de quantifier le temps qui sépare deux localités. Pour fixer un âge absolu aux localités prises en compte dans cette étude, deux repères sont disponibles : l'âge de Beaulieu à -17,5 Ma (Aguilar *et al.*, 1996) et l'âge de Sansan à -15 Ma (Sen, 1997), ainsi que le calage magnétostratigraphique des biozones MN proposé par Sen (1997). Ensuite pour chacune des régions, l'âge relatif des localités est issu des études évolutives réalisées sur chacune des lignées considérées (Aguilar, 1980; Boon, 1991; Heissig, 1997; Aguilar *et al.*, 1999a). L'âge relatif des gisements de la région de Lyon est issu de l'étude présenté dans ce manuscrit (cf. Biochronologie). Partant des âges de Beaulieu, Sansan et du calage magnétostratigraphique, il est alors possible de proposer une estimation de l'âge des localités. Sauf pour des localités trop proches pour être clairement différenciées dans le temps, pour l'ensemble des estimations qui suivent on considérera que la limite de résolution temporelle entre deux localités qui sont distinguées par des stades évolutifs dans une lignée représentée dans deux localités, est d'au moins 300 000 ans (Aguilar et Michaux, 1987). Pour les besoins de cette étude, une différenciation temporelle doit être faite entre toutes les localités afin de fixer l'ordre chronologique des différentes populations et de les différencier dans le traitement statistique. Une différence de 100 000 ans, inférieure au temps nécessaire pour différencier biochronologiquement deux localités, est donc affectée aux localités dont l'âge est supposé équivalent.

Au sein de la région Languedoc-Roussillon, la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis* donne une position relative des différentes localités (Aguilar, 1995). Dans le cas des localités Luc-sur-Orbieu, Lo Fournas 8 et Ste Catherine 1, aucune évolution morphologique ou biométrique significative ne

permet une différenciation temporelle. D'après la moyenne de ces trois populations, qui doit s'orienter vers une augmentation, il semble que l'ordre de ces trois localités puisse être établi (Luc-sur-Orbieu, Lo Fournas 8 puis Ste Catherine 1). En effet, sur les 8 jeux de données biométriques comparées (longueur et largeur sur les m1, m2, M1 et M2), 7 cas sont compatibles avec cette succession. De la même manière, les localités Lo Fournas 10 et 10b ainsi que les localités Fournas 8H et 8F qui ne peuvent pas être temporellement séparées, seront traitées dans cet ordre pour les mêmes raisons. La localité de Beaulieu donne un âge plancher pour les localités traitées dans cette étude. Ainsi un âge peut être fixé pour les premières localités de la région qui succèdent chronologiquement à Beaulieu : Port-la-Nouvelle -17,0 Ma, Ste Catherine 8H -16,5 Ma et Ste Catherine 8F -16,4 Ma. Ces deux dernières localités étant très proches temporellement, elles n'ont été séparées ici que de 100 000 ans.

			Ma	A	P	n
<i>Languedoc-Roussillon</i>						
Lo Fournas 3	LF3	<i>M. roussillonensis</i>	-13,0	1,99	5,37	47
Lo Fournas 2	LF2	<i>M. fournasi</i>	-13,9	1,74	5,05	59
Cases-de-Pène	CDP	<i>M. fournasi</i>	-14,2	1,71	5,00	20
Lo Fournas 10	LF10	<i>M. lemartinelli</i>	-14,5	1,57	4,80	15
Lo Fournas 10b	LF10B	<i>M. lemartinelli</i>	-14,6	1,45	4,61	8
Ste Catherine 1	SC1	<i>M. gersii</i>	-14,9	1,38	4,50	36
Lo Fournas 8	LF8	<i>M. gersii</i>	-15,0	1,37	4,50	50
Luc-sur-Orbieu	LSO	<i>M. gersii</i>	-15,1	1,30	4,38	14
Baixas	BXS	<i>M. collongensis-gersii</i>	-15,7	1,22	4,21	44
Ste Catherine 8F	SC8F	<i>M. collongensis</i>	-16,2	1,28	4,35	6
Ste Catherine 8H	SC8H	<i>M. collongensis</i>	-16,3	1,26	4,31	10
Port la Nouvelle	PLN	<i>M. collongensis</i>	-16,6	1,25	4,29	15
<i>Région Centre-Est</i>						
Four-n2	FOU2	<i>M. gregarius</i>	-12,7	1,77	5,09	10
La Grive M	LGM	<i>M. gregarius</i>	-13,0	1,75	5,05	57
La Grive L7	LGL7	<i>M. gregarius</i>	-13,3	1,70	5,01	50
La Grive L5	LGL5	<i>M. aff. ibericus</i>	-13,7	1,63	4,86	3
La Grive L3	LGL3	<i>M. aff. ibericus</i>	-13,8	1,59	4,81	58
<i>Baden-Württemberg et Bavière</i>						
Oggenhof	OGG	<i>M. germanicus</i>	-13,4	2,25	5,76	4
Anwil	ANW	<i>M. germanicus</i>	-13,7	1,87	5,20	18
Rosshaupten	ROSS	<i>M. aff. bavaricus</i>	-15,7	1,84	5,21	12
Langenmoosen	LAN	<i>M. bavaricus</i>	-16,0	1,65	4,91	35
Bellenberg2	BELL2	<i>M. bavaricus</i>	-16,1	1,64	4,90	32
Bellenberg1	BELL1	<i>M. bavaricus</i>	-16,2	1,65	4,90	11

Tab. 77 – Données fauniques, biométriques et chronologiques. Pour chacune des régions, la liste des localités traitées est donnée par ordre chronologique avec les abréviations utilisées dans la suite de l'étude. Les âges de localités sont obtenus ou estimés à partir de Boon (1991) et Heissig (1997) pour la région Baden-Württemberg et Bavière, (Mein et Ginsburg, sous presse) pour la région Centre-Est, (Aguilar, 1995; Aguilar et al., 1986, Aguilar et al. 1999a; Aguilar et al., 1999b) pour la région Languedoc-Roussillon. Ma : âge en millions d'années ; A : aire moyenne contenue dans le contour de la dent en surface occlusale en mm<sup>2</sup> ; P : périmètre moyen des dents, soit la longueur moyenne du contour en mm ; n : effectif.

Ensuite, l'âge de Luc-sur-Orbieu, Lo Fournas 8 et Ste Catherine 1 est établi comme équivalent à Sansan par Aguilar (1995), cela permet de fixer un âge proche de -15 Ma : Luc-sur-Orbieu -15,1 Ma, Lo Fournas 8 -15,0 Ma, Ste Catherine 1 -14,9 Ma. Enfin, Lo Fournas 3 est considéré comme équivalent à La Grive M (Aguilar *et al.*, 1986). Pour les autres localités de la région Languedoc-Roussillon, les estimations sont obtenues à partir d'indications biochronologiques (Aguilar, 1982; Aguilar *et al.*, 1986). Ainsi l'âge de Baixas, intermédiaire entre Ste Catherine 8 et Sansan est fixé à -15,7, pour les autres localités (Lo Fournas 10, 10b, Cases-de-Pène et Lo Fournas 2) un âge

intermédiaire est fixé entre Sansan et Lo Fournas 3, avec un âge proche pour Cases-de-Pène et Lo Fournas 2 (Aguilar *et al.*, 1986).

Dans la région de Lyon, les localités de la Grive L7 et M présentent des faunes très similaires. On peut toutefois différencier ces deux faunes grâce à l'évolution de *Fahlbuschia larteti*, dont l'orientation est donnée par le *F. cf. larteti* de Four n1 (Maridet *et al.*, 2000). Ainsi La Grive L7 présente un âge légèrement plus vieux que La Grive M ce qui implique une différence d'âge d'au moins 300 000 ans. Ces deux localités furent d'abord attribuées à la biozone MN7 (Mein, 1975), elles sont donc aujourd'hui considérées comme correspondant au début de la biozone MN7/8 ce qui permet de proposer une estimation de leur âge d'après la calibration des biozones (Sen, 1997), ce qui donne : La Grive L7 -13,3 Ma et La Grive M -13,0 Ma. Les niveaux supérieurs de Four (n2 et n3-4) contiennent du *M. gregarius* de même que La Grive L7 et M. Un *Cricetodon cf. jotae* de grande taille a également été trouvé dans ces niveaux. Il possède une connexion rétroverse au métaconide qui indique un âge plus récent que La Grive M (cf. chapitre Biochronologie) ce qui permet de proposer un âge de -12,7 Ma.

Enfin les gisements de La Grive L3 et L5 présentent entre eux des faunes similaires indiquant un âge proche. La morphologie et les mensurations de *Spermophilus besana/bredai* et de *Eomuscardinus sansaniensis* suggèrent un âge intermédiaire entre Sansan et La Grive M, et probablement plus proche de Sansan. La position chronologique relative entre La Grive L3 et La Grive L5 est indiquée par la présence de *Renzimys lacombai* qui semble plus évolué à La Grive L5. Toutefois, cet argument ne suffit pas pour distinguer clairement l'âge des deux localités, ainsi un âge de -13,7 Ma pour La Grive L3 et -13,8 Ma pour La Grive L5 est proposé en raison du peu de différences existantes entre les deux faunes. La population de *Megacricetodon* initialement déterminée comme *M. aff. ibericus* (Mein et Ginsburg, sous presse) est ici traitée comme un *M. gregarius* et considérée comme l'ancêtre de *M. gregarius* de La Grive M.

La position chronologique relative des localités des molasses peri-alpines (Heissig, 1997) est obtenue en comparant l'évolution morphologique (division de l'antérocône et allongement des mésolophes(ides) au sein de la lignée *M. bavaricus*-*M. germanicus*). L'âge des localités est plus difficile à estimer. Heissig (1997) indique la localité de Langenmoosen comme marquant la base de la biozone MN5. En utilisant le calage magnétostratigraphique des zones (Agustí *et al.*, 2001), cela permet de proposer un âge de -16 Ma pour cette localité. Cette datation concorde par ailleurs avec le travail de Aguilar (1982) qui indique Langenmoosen comme plus récent que Port-la-Nouvelle. Partant de la datation proposée pour Langenmoosen, un âge peut être proposé pour les localités de Bellenberg 1 et 2 qui précèdent juste Langenmoosen dans le contexte biostratigraphique (Heissig, 1997) : Bellenberg 1 à -16,2 Ma et Belleberg 2 à -16,1 Ma. Ces deux localités ne sont séparées ici que de 100 000 ans en raison de leur forte proximité chronologique (Boon, 1991). Ensuite, Aguilar *et al.* (1999a) proposent un âge équivalent entre Puttenham et Anwil d'après l'évolution de *M. germanicus*, soit un âge plus récent que Sansan ce qui permet de proposer -13,7 Ma. Cette faible différence d'âge entre Sansan et Anwil est par ailleurs corroborée par la similarité de *Democricetodon gaillardi* dans les deux localités. Oggenhof se différencie de Anwil grâce à l'évolution morphologique et biométrique de *M. germanicus*, soit un âge d'au minimum 300 000 ans plus récent. Par ailleurs Aguilar *et al.* (1999a) et Heissig (1997) s'accordent pour lui attribuer un âge équivalent à Collet-Redon soit plus ancien que La Grive M et L7. L'âge de Oggenhof est donc compris entre -13,0 Ma et -13,7 Ma. Faute d'indication supplémentaire un âge moyen de -13,4 Ma sera utilisé dans cette étude. Pour la localité de Rosshaupten comprise entre -16,0 Ma et -14,7 Ma, Heissig (1997) indique une différence d'âge faible par rapport à Langenmoosen, ce qui permet de proposer un âge de -15,7 Ma.

## Résultats de la MANOVA

L'étude du contour standardisé permet de constater une évolution significative de la forme au sein des trois régions considérées. Le tableau 78 donne les résultats du test de Wilks' Lambda montrant la différenciation de forme des différentes localités au sein d'une même région. La région du Baden-Württemberg et Bavière présente également un résultat significatif, mais moins que dans les deux autres régions.

	Wiks' Lambda	ddl 1	ddl 2	p-level	
<i>Languedoc-Roussillon</i>	0,0769879	297	2953	<0,001	***
<i>Région Centre-Est</i>	0,0449263	112	582	<0,001	***
<i>Baden-Württemberg et Bavière</i>	0,0528680	140	395	<0,001	***
<i>Les 3 régions</i>	0,0107849	616	9876	<0,001	***

Tab. 78 – Test de Wilks' Lambda sur les groupes de chacune des MANOVA. Les résultats de l'ensemble des régions sont hautement significatifs (\*\*\*). Les localités des trois régions ont également été traitées ensemble afin de visualiser la proximité des formes entre les trois lignées considérées. Dans ce cas le résultat du test est également hautement significatif.

## Evolution de la taille

### Estimation de la taille

La figure 20 présente la corrélation de l'aire de la surface occlusale, le périmètre du contour de la surface occlusale et le produit de la longueur et de la largeur des dents. La régression linéaire a été effectuée sur l'ensemble des dents (614 dents de toutes régions confondues), elle permet de constater que le périmètre est un bon estimateur de la surface dentaire ( $R^2=0,99$ ) ainsi que le produit des longueur et largeur ( $R^2=0,97$ ).

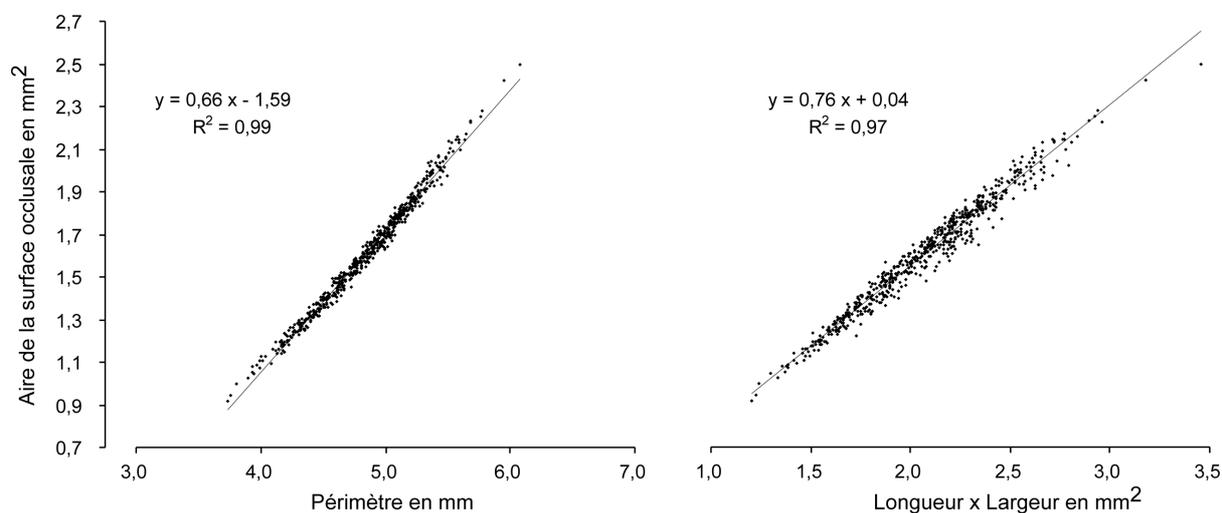


Fig. 20 – Régression linéaire entre l'aire de la surface occlusale des dents, le périmètre de leur contour et le produit des longueurs et largeurs. L'ensemble des 614 dents issues des trois régions sont utilisées. Les coefficients obtenus montrent que le périmètre et le produit longueur/largeur sont deux très bons estimateurs de l'aire de la surface occlusale.

L'évolution de taille de *Megacricetodon* au sein de chacune des lignées étudiées est présentée sur la figure 21. L'évolution de la surface contenue dans le contour ainsi que la longueur du contour sont illustrées afin de vérifier qu'il n'y a pas de complexification forte du contour pendant le changement de taille. Cette évolution de taille permet de mettre en évidence l'évolution particulière dans chaque

région, le coefficient de régression et la pente de la relation entre la taille et le temps sont indiqués pour chaque cas. Les données chronologiques et biométriques sont contenues dans le tableau 77.

*M. collongensis* (Mein 1958)-*M. roussillonensis* Aguilar et al. 1986

L'ensemble des données biométriques est fortement corrélé à l'âge ( $R^2=0,83$ ), démontrant que l'augmentation de taille est bien une fonction du temps. Toutefois la distribution des points autour de la droite de régression montre que cette évolution de taille pourrait être séparée en deux parties. Une partie entre -17 Ma et -15 Ma (Port-la-Nouvelle à Ste Catherine 1) avec une évolution lente de la taille et une partie entre -15 Ma et -13 Ma (Lo Fournas 10b à Lo Fournas 3) avec une accélération de l'augmentation de taille. Une régression linéaire sur cette dernière partie donne une forte corrélation ( $R^2=0,91$ ). La surface contenue dans le contour ainsi que la longueur du contour montrent des résultats similaires indiquant ainsi que l'évolution de forme n'engendre pas de complexification notable du contour.

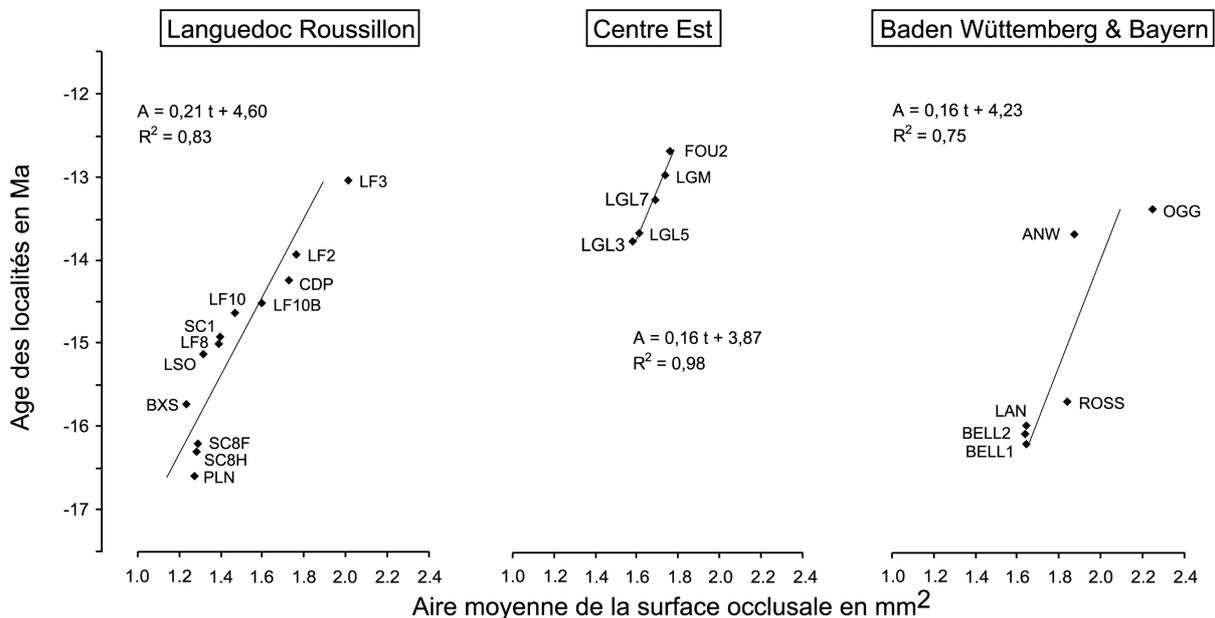


Fig. 21 – Evolution de la taille. Pour chaque lignée, la moyenne de l'aire de la surface occlusale (correspondant à la superficie comprise dans le contour) présentée en fonction du temps. Dans les équations,  $t$  : temps en Ma ;  $A$  : moyenne de l'aire de la surface occlusale des dents pour chaque localités. La liste des abréviations pour chaque localités est donnée dans le tableau 74.

*M. gregarius* (Schaub 1925)

La corrélation entre la taille et le temps est forte ( $R^2=0,98$ ) et indique une augmentation de taille par ailleurs déjà connue pour cette lignée puisque *M. gregarius* présente une taille plus importante dans le gisement de la Grenatière (Aguilar et Magné, 1977). La pente de la régression indique que cette augmentation de taille est assez lente en comparaison des régions Languedoc-Roussillon et du sud de l'Allemagne. L'évolution de la longueur du contour n'indique aucune complexification de la forme au cours du temps.

*M. bavaricus* Fahlbusch 1964-*M. germanicus* Aguilar 1980

La corrélation entre la taille et l'âge semble plus faible que dans les autres régions ( $R^2=0,75$ ). La taille augmente au cours du temps, mais la pente indique une évolution de taille plus rapide que dans les

régions Languedoc-Roussillon et Centre-Est. La différence faible entre l'évolution de la surface et du périmètre ne permet pas de soupçonner une complexification notable de la forme.

### Evolution de la forme

L'analyse canonique associée à la MANOVA permet d'extraire des axes canoniques synthétisant la variabilité des formes des données sur l'ensemble des localités traitées (tab. 79) et au sein de chaque région (tab. 80). Toutefois la contribution des premiers axes à l'explication de la variabilité des données est faible et les trois premiers axes sont nécessaires pour illustrer au moins 50% de la variance dans le cas du traitement par région. Le résultat significatif du test de Wilks' Lambda indique cependant une différence de forme réelle, ainsi la faible explication de forme des premiers axes peu s'expliquer à une évolution de forme complexe impliquant de nombreux paramètres sur le contour. A l'inverse, les études sur la stéphanodontie chez les Muridae (Renaud, 1997; Renaud *et al.*, 1996; Renaud *et al.*, 1999) donnent quant à elles une différenciation nette des différents groupes sur le premier axe, illustrant un changement de forme simple, qui peut se résumer par l'allongement de la dent et l'évolution de forme de l'antérocône(ide).

	CA1	CA2	CA3
<i>Les 3 régions</i>	(45,04%)	(17,22%)	(8,53%)
Lo Fournas 3	-1,277	-0,545	+1,889
Lo Fournas 2	-1,074	+0,060	+0,782
Cases-de-Pène	-0,933	-0,684	-0,031
Lo Fournas 10	-1,381	-0,173	-0,205
Lo Fournas 10b	-0,648	+0,541	-0,316
Ste Catherine 1	-1,600	+0,085	-0,722
Lo Fournas 8	-1,276	+0,047	-0,646
Luc-sur-Orbieu	+0,752	+0,907	+0,535
Baixas	-0,733	+0,155	-0,312
Ste Catherine 8F	-1,300	+0,492	-0,501
Ste Catherine 8H	-1,173	+0,301	-0,583
Port la Nouvelle	-1,435	+0,019	-0,784
Four-n2	+0,912	+0,344	+2,004
La Grive M	+2,418	+2,149	+0,210
La Grive L7	+2,376	+0,802	-0,398
La Grive L5	+3,141	-2,809	-0,260
La Grive L3	+3,170	-2,398	-0,117
Oggenhof	-0,934	-0,205	-0,893
Anwil	+0,843	+0,577	-0,077
Rosshaupten	-1,532	-0,459	-0,003
Langenmoosen	-1,182	-0,106	-0,548
Bellenberg2	-1,221	-0,512	-0,756
Bellenberg1	-1,777	+0,095	-0,052

Tab. 79 – Résultats de l'analyse canonique discriminante sur les trois premiers axes pour l'ensemble des régions. CA1 à CA3 : moyenne des individus du gisement sur les trois premiers axes canoniques de l'analyse discriminante. Pour chaque région, le pourcentage d'explication de la variance sur les axes est indiqué sur la première ligne.

#### *Les 3 régions*

La figure 22 est une projection de l'ensemble des dents de toutes les localités dans un même espace morphologique, sur les deux premiers axes de l'analyse canonique commune (soit plus de 62,3% d'explication de la variance). Les populations de *M. gersii* de Ste Catherine 1, Luc-sur-Orbieu et Lo Fournas 8 ainsi que les populations de *M. gregarius* de La Grive M, La Grive L7 et Four n2 sont

illustrées par des figurés particuliers qui permettent de visualiser leur répartition sur l'espace morphologique.

On constate un fort recouvrement des populations de *M. gersii* de Ste Catherine 1 et Lo Fournas 8, ainsi qu'un fort recouvrement des populations de *M. gregarius* de La Grive M et La Grive L7. Par contre le recouvrement des populations de Four n2 et Luc-sur-Orbieu avec les autres populations est moins important soulignant une vraie différenciation des populations.

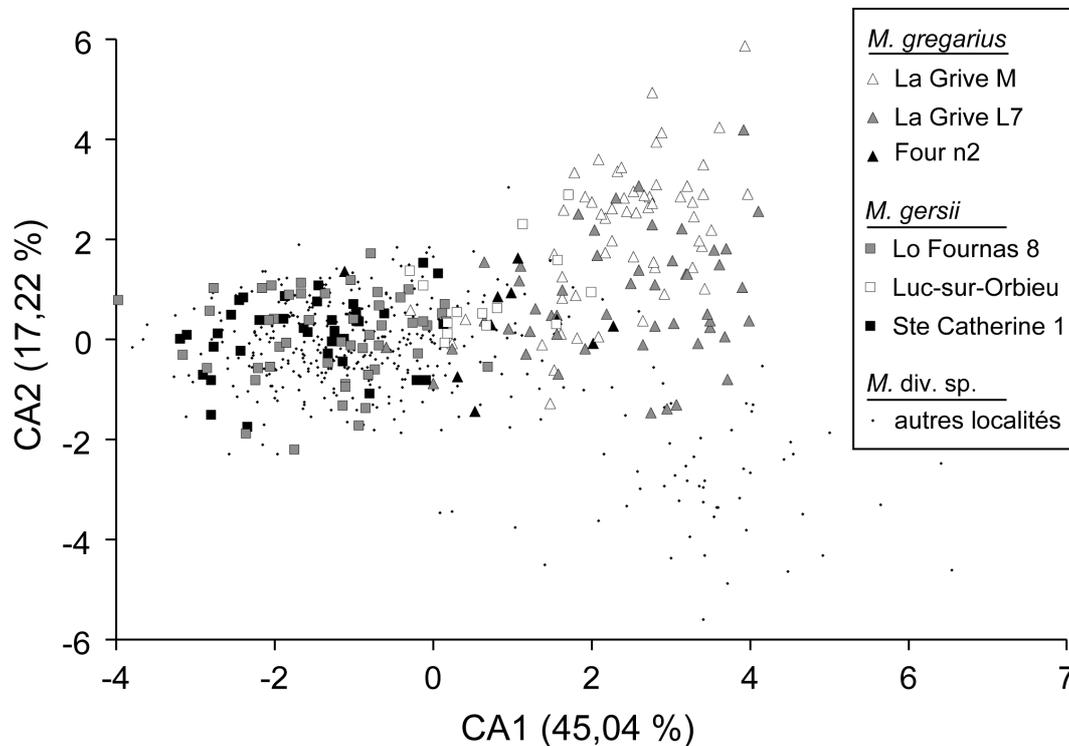


Fig. 22 – Projection de l'ensemble des dents sur les deux premiers axes de l'espace morphologique commun. Les six localités contenant *M. gersii* et *M. gregarius* sont représentées par des figurés particuliers : carré pour *M. gersii* et triangle pour *M. gregarius*, avec des couleurs différentes pour les localités.

La figure 23 présente la moyenne de chaque population sur les axes, dans le même espace morphologique commun que la figure 22. Elle permet de voir que les formes des contours des *Megacricetodon* des lignées *M. collongensis*-*M. roussillonensis* et *M. bavaricus*-*M. germanicus* sont proches. Par contre, l'ensemble des *M. gregarius* se différencie nettement des autres espèces sur le premier axe et montre une morphologie commune au niveau du développement de l'antérocone. Dans ce contexte, *M. gersii* de Luc-sur-Orbieu se différencie nettement des autres *Megacricetodon* de la région Languedoc-Roussillon par un antérocone plus étroit et mieux différencié du protocône ainsi qu'un métacône souvent plus exprimé sur le contour. Cette forme se rapproche plus de *M. gregarius* de Four n2. De la même manière *M. germanicus* de Anwil se distingue nettement du reste de la lignée *M. bavaricus*-*M. germanicus*.

Dans le contexte régional de cette étude Luc-sur-Orbieu, Anwil et Four n2 se distinguent des autres localités sur l'espace morphologique commun. Cette individualisation de Luc-sur-Orbieu peut s'expliquer par une position géographique plus excentrée et plus proche du Bassin aquitain par rapport aux autres localités dans la région Languedoc-Roussillon (fig. 2). De la même manière Anwil est une localité suisse, qui se trouve plus au sud de la Bavière dans les reliefs péri-alpins. Quand à Four n2, la différence morphologique observée ne peut pas s'expliquer par une différenciation géographique. La

différence de forme peut donc être due à une erreur de détermination ou à un changement important de forme au cours du temps, Four n2 étant la localité la plus récente de la séquence.

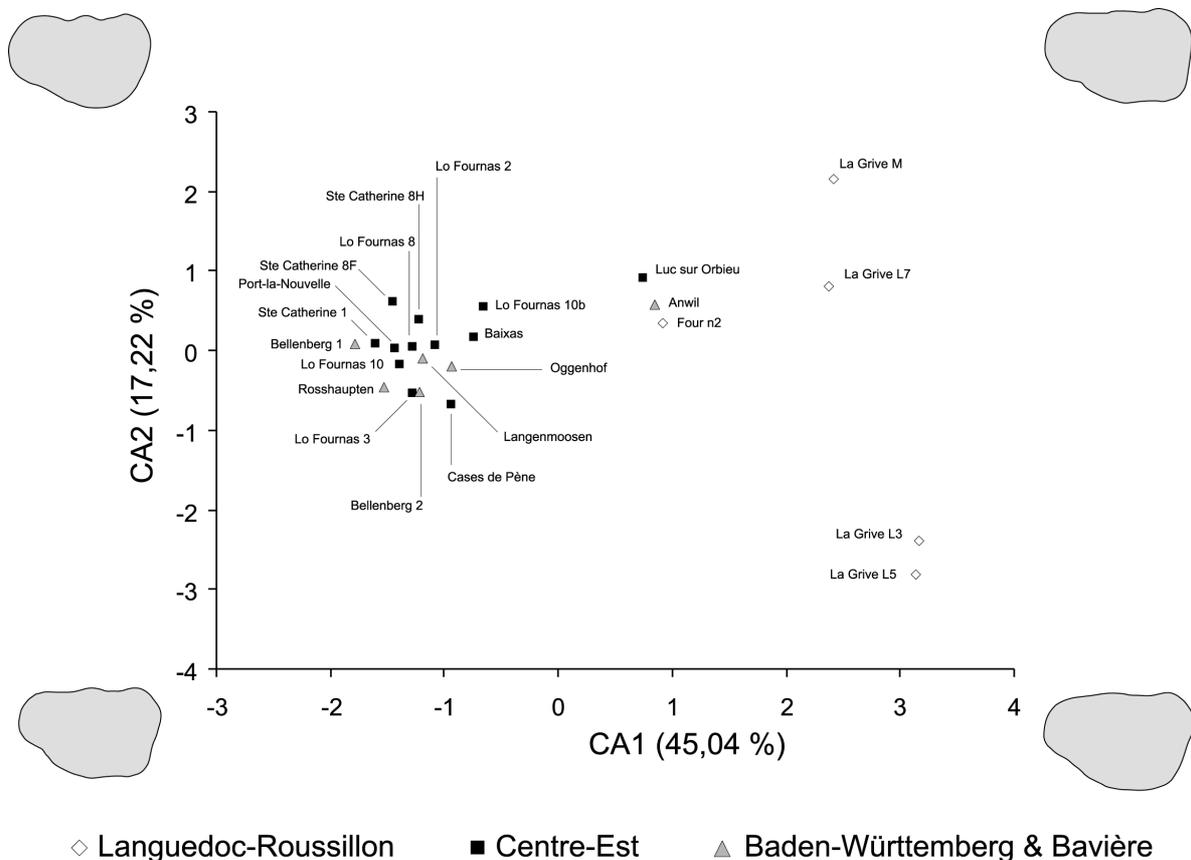


Fig. 23 - Projection de l'ensemble des localités étudiées sur les deux premiers axes de l'espace morphologique commun. A l'exception des gisements de Luc-sur-Orbieu, Anwil et Four n2, on note que les lignées *M. bavaricus*-*M. germanicus* et *M. collongensis*-*M. roussillonensis* présentent une morphologie proche. Par contre la lignée *M. gregarius* se différencie nettement des deux autres sur le premier axe.

### Languedoc-Roussillon

La figure 24 présente le positionnement des différentes localités sur les deux premiers axes canoniques de l'analyse faite sur la seule la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis*. Elle permet de regrouper certains gisements par la forme des premières molaires supérieures. Dans l'ensemble le premier axe canonique résume l'allongement de la dent et le développement de l'antérocône, associés à sa différenciation du protocône. Le deuxième axe résume plutôt, la largeur de la dent et le développement du protocône et de la bordure linguale.

Les localités de Ste Catherine 8F et 8H présentent des morphologies proches, les contours expriment des antérocônes longs et peu différenciés du protocône, la dent est allongée avec un métacône qui ressort clairement sur le contour.

Les localités de Port-la-Nouvelle et Baixas bien que plus anciennes sont regroupées avec les localités de Lo Fournas 8, Lo Fournas 10b et Ste Catherine 1 sur les deux premiers axes. La forme du contour est intermédiaire entre toutes les formes visibles au sein de la lignée. Elle se caractérise par un léger raccourcissement de l'antérocône et un métacône moins développé. On note toutefois que Port-la-Nouvelle et Baixas se distinguent nettement des trois autres localités sur le troisième axe indiquant qu'il y a bien une évolution de la forme entre -17,2 et -15 Ma.

Le gisement de Luc-sur-Orbieu est nettement individualisé des autres localités d'âge proche. Son contour se caractérise par un protocône très développé et un antérocone allongé et étroit. Les gisements de Lo Fournas 10, Cases-de-Pène et Lo Fournas 2 sont également regroupés sur les deux premiers axes. Toutefois le troisième axe montre une différence morphologique notable de Lo Fournas 2. On note également que Lo Fournas 10 est peu éloigné de Lo Fournas 10b. La forme du contour se caractérise par un protocône peu développé un antérocone plus court et bien différencié du protocône, et une dent dans l'ensemble moins allongée. Par ailleurs, les deux populations de Lo Fournas 10 et 10b proviennent d'un même remplissage karstique et soulignent ainsi la continuité de forme entre les différents regroupements.

La localité la plus jeune, Lo Fournas 3 est également isolée, elle présente des dents avec un antérocone court mais large et nettement plus arrondi. La dent est également moins allongée.

	CA1	CA2	CA3
<i>Languedoc-Roussillon</i>	(31,3%)	(19,3%)	(16,1%)
Lo Fournas 3	+1,778	+0,979	-0,444
Lo Fournas 2	+0,851	-0,891	+0,649
Cases-de-Pène	+0,510	-0,682	-0,319
Lo Fournas 10	+0,074	-0,980	-0,596
Lo Fournas 10b	-0,711	-0,516	+0,973
Ste Catherine 1	-0,762	-0,369	-0,649
Lo Fournas 8	-0,781	+0,006	-0,698
Luc-sur-Orbieu	-0,746	+1,877	+1,482
Baixas	-0,729	+0,413	+0,799
Ste Catherine 8F	-1,419	+0,592	-0,306
Ste Catherine 8H	-1,199	+1,030	-1,145
Port la Nouvelle	-0,724	-0,545	+0,458
<i>Région Centre-Est</i>	(49,3%)	(26,5%)	(21,7%)
Four-n2	-1,197	-0,784	+4,253
La Grive M	-1,744	-0,924	-0,624
La Grive L7	-0,336	+1,871	-0,027
La Grive L5	+2,287	-1,055	-0,120
La Grive L3	+2,093	-0,515	-0,089
<i>Baden-Württemberg et Bavière</i>	(54,4%)	(20,0%)	(11,9%)
Oggenhof	+0,306	-2,436	-1,237
Anwil	-3,502	+0,005	+0,151
Rosshaupten	+1,399	-1,163	+0,570
Langenmoosen	+0,430	-0,121	-0,815
Bellenberg2	+0,623	+0,070	+0,875
Bellenberg1	+0,908	+2,326	-0,373

Tab. 80 – Résultats sur les premiers axes de l'analyse discriminante pour chaque région. CA1 à CA3 : moyenne des individus du gisement sur les trois premiers axes canoniques de l'analyse canonique discriminante. Pour chaque région, le pourcentage d'explication de la variance des données pour chaque axe est indiqué sur la première ligne.

#### Centre-Est

Les gisements sont regroupés en trois ensembles sur la figure 25. Le premier axe synthétise le développement de l'antérocone et du métacône sur le contour. Le deuxième axe résume plutôt l'allongement et la largeur de la dent.

Les gisements Four n2 et La Grive M sont regroupés sur les deux premiers axes mais différent sur le troisième axe. En effet, Four n2 est la seule localité de la région Centre-Est avec une valeur positive sur le troisième axe. Ainsi le troisième axe de cet espace morphologique semble correspondre au premier axe de l'espace morphologique global qui différencie les deux localités à partir du développement de la bordure linguale. Alors que les faunes de La Grive L7 et M sont très proches par

leur composition et que leurs âges semblent également proches, le *M. gregarius* de La Grive L7 est individualisé du précédent groupe sur le deuxième axe. Le contour se caractérise par un antérocone plus long, une bordure labiale présentant un angle plus externe que les autres localités et une bordure linguale non arrondie. Pour finir, les localités de La Grive L3 et La Grive L5 sont regroupées ensemble et montrent une forme très différenciée des autres gisements sur l'axe 1. La dent est beaucoup plus courte ainsi que l'antérocone et le métacône s'exprime beaucoup moins sur le contour de la dent.

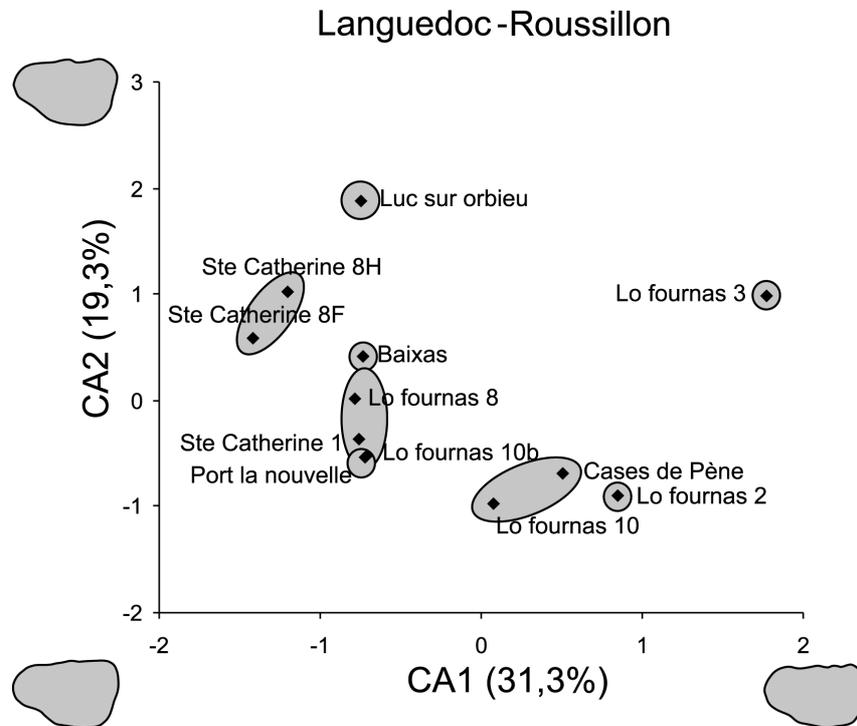


Fig. 24 – Projection des gisements de la lignée *M. collongensis*-*M. roussillonensis* sur les deux premiers axes de l'espace morphologique particulier de la région Languedoc-Roussillon. Les cercles grisés indiquent les groupements de localités proches sur les trois premiers axes.

#### *Baden-Württemberg et Bavière*

Sur la figure 26, les localités peuvent être regroupées en quatre ensembles. Le premier axe sépare les gisements principalement par la différenciation de l'antérocone et du protocône ainsi que par l'allongement général de la dent et de son antérocone. Le deuxième axe résume le développement du protocône et du métacône sur le contour ainsi que la largeur de l'antérocone. Pour cette région, le premier axe résume principalement la différence de forme entre Anwil et les autres localités, alors que le deuxième axe résume les différences morphologiques entre les autres localités. Alors que pour les autres régions, les localités se répartissent sur le premier axe, Anwil est le seul gisement à présenter une valeur différente sur le premier axe de cet espace morphologique ce qui indique un problème de forme qui diffère de ce qui est habituellement observable dans la lignée. Dans ce cas, Anwil présentant un âge intermédiaire au sein, de la lignée, l'éloignement géographique peut expliquer une différenciation morphologique. Si on considère que Anwil présente une différenciation géographique de la forme, c'est le deuxième axe qui devra être observé pour traiter les changements de forme au sein de la région.

Bellenberg 1 est clairement séparé des autres gisements sur le deuxième axe, le contour montre une dent allongée avec un antérocone assez étroit, mal différencié du protocône et la bordure linguale présente une forme arrondie. Les gisements de Bellenberg 2 et Langenmoosen présentent une forme

intermédiaire entre les localités de Bellenberg1 et Oggenhof sur ce même axe. Bellenberg 2 et Langenmoosen présentent sur leur contour des formes proches, l'antérocoène est plus court qu'à Bellenberg1 et reste mal individualisé. Les gisements de Rosshaupten et de Oggenhof se différencient également sur le deuxième axe, ils présentent un antérocoène très large, assez bien différencié du protocône. Le développement du protocône sur la bordure linguale ainsi que le développement du métacoène sur la bordure labiale sont également plus forts. Pour finir, le gisement de Anwil se distingue des 5 autres sur le premier axe par l'allongement de la dent, un antérocoène long et non différencié du protocône ainsi qu'une bordure linguale très arrondie.

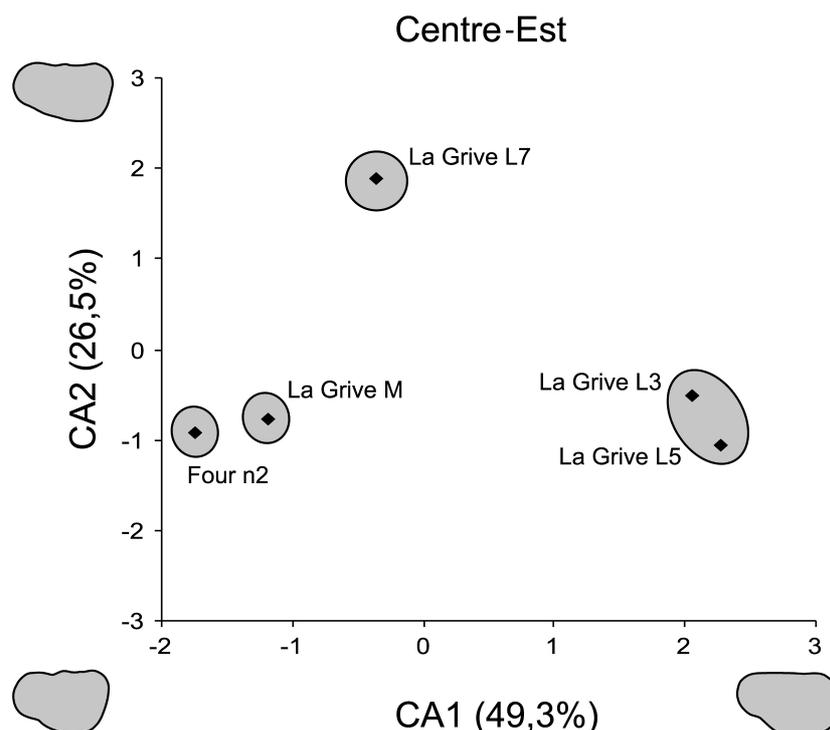


Fig. 25 – Projection des gisements de la lignée *M. gregarius* sur les deux premiers axes de l'espace morphologique particulier de la région Centre-Est. Les cercles grisés indiquent les groupements de localités proches sur les trois premiers axes.

#### Comparaison entre les régions

La figure 27 donne une représentation de l'évolution de forme sur les deux axes principaux au cours du temps, pour chaque espace morphologique régional. L'intégration du temps permet de visualiser la vitesse à laquelle se sont réalisés les changements de forme.

Pour la région Languedoc-Roussillon, l'évolution entre les gisements les plus vieux et les gisements les plus récents se fait principalement selon le premier axe. Toutefois, plusieurs exceptions viennent contrarier cette remarque générale, d'abord le gisement de Luc-sur-Orbieu s'écarte fortement des autres localités. Sa position extrême sur le deuxième axe correspond à des formes que l'on ne retrouve dans aucune autre population qui compose la lignée. Cet écartement de forme de Luc-sur-Orbieu est d'autant plus surprenant qu'il se fait en une période de temps courte (environ 600 000 ans), et peut donc s'expliquer par une différenciation géographique liée à la position proche du Bassin aquitain. Ensuite, les gisements de Lo Fournas 8, Ste Catherine 1 et Lo Fournas 10 montrent un retour à une forme proche de Port-la-Nouvelle sur le deuxième axe.

Dans le région Centre-Est, deux changements de forme importants sont observés. Un premier entre La Grive L3 et La grive L5, qui se réalise en peu de temps. Un autre entre La Grive L7 et La Grive M sur une période de temps plus longue.

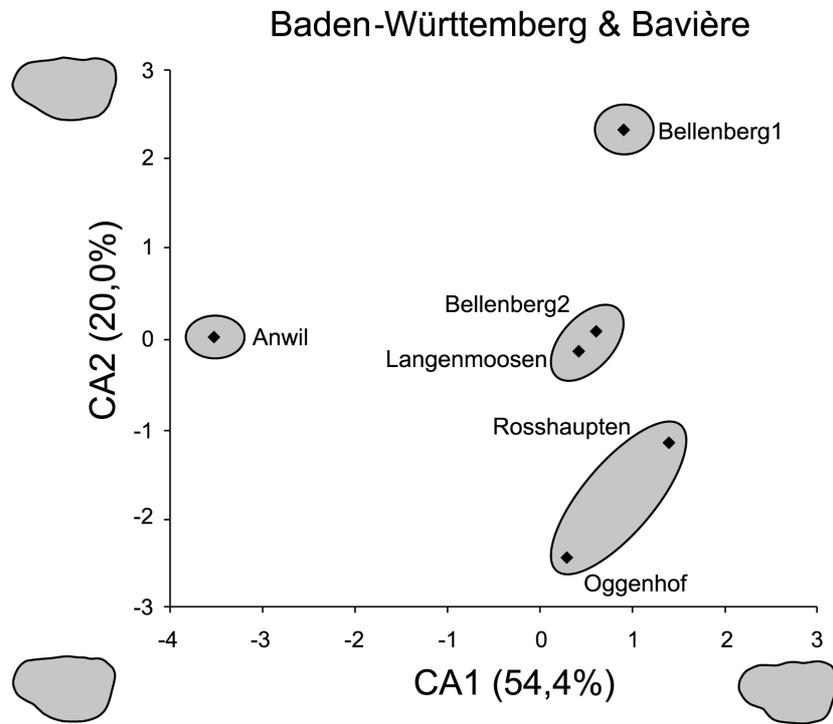


Fig. 26 – Projection des gisements de la lignée *M. bavaricus*-*M. germanicus* sur les deux premiers axes de l'espace morphologique particulier de la région Baden-Württemberg et Bavière. Les cercles grisés indiquent les groupements de localités proches sur les trois premiers axes.

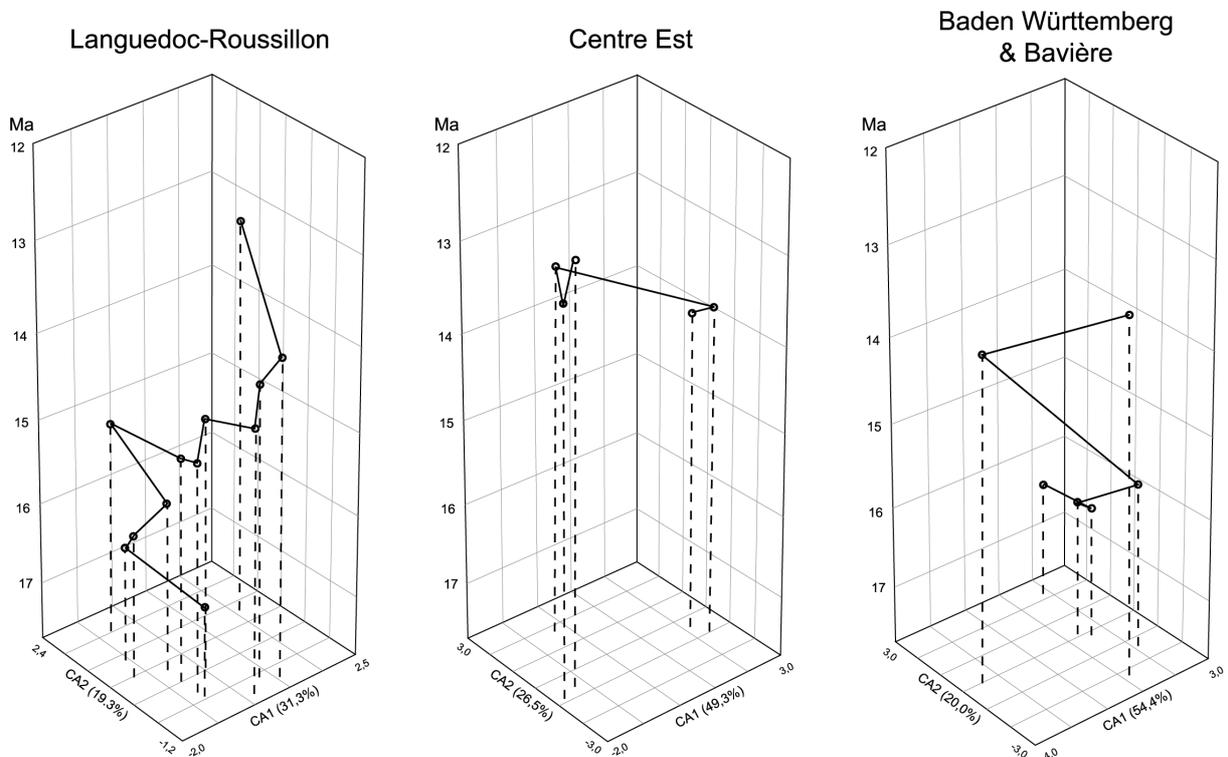


Fig. 27 – Projection des deux premiers axes de chaque lignée en fonction du temps. Cette illustration en trois dimensions permet de mettre en évidence des accélérations de changement de forme dans chacune des région.

Enfin, les changements de forme au cours du temps dans la région Baden-Württemberg et Bavière se déroulent principalement selon le deuxième axe si on exclut la position de Anwil dans l'espace morphologique. Contrairement à la région Languedoc-Roussillon, cette région ne montre pas de retour à des formes anciennes au cours de l'évolution de la lignée. La position de *Megacricetodon* de Anwil diffère notablement des autres localités, toutefois le temps écoulé entre Rosshaupten, Anwil et Oggenhof est long (1 Ma). Ainsi le changement de forme observé n'est pas rapide contrairement à ce qui est visible dans la région Languedoc-Roussillon entre Baixas, Luc-sur-Orbieu et Lo Fournas 8.

### Découplage taille-forme

La figure 28 montre pour chaque région le rapport entre les premiers axes et la taille. Dans ce cas, les trois premiers axes ont été pris en compte afin de totaliser au moins 50% de la variance des données. Le coefficient de régression entre les deux variables est donné dans chaque cas. On constate que le premier axe n'est pas toujours fortement corrélé à la taille. Les deux axes suivants sont par contre clairement indépendants de la taille, sauf dans le cas du deuxième axe de la région Baden-Württemberg et Bavière.

Dans la région Languedoc-Roussillon, la relation entre taille et forme est particulièrement vraie pour les localités les plus récentes. En effet, les localités les plus anciennes (de Port-la-Nouvelle à Ste Catherine 1) montrent un découplage entre l'évolution de la taille et du contour. Les deux autres axes canoniques sont clairement non corrélés à la taille. Le découplage observé sur le premier axe entre -17 Ma et -15 Ma peut être mis en relation avec les observations précédentes (fig. 27) qui indiquent des variations de formes sur cette période.

Dans la région Centre-Est, deux découplages peuvent également être observés sur le premier axe, entre les gisements La Grive L3 et La Grive L5, puis entre La Grive M et Four n2. Ces découplages interviennent également à une période de fort changement de forme (fig. 27). Les deux autres axes montrent une corrélation nulle entre la forme et la taille.

Pour la région Baden-Württemberg et Bavière le premier est clairement non corrélé avec la taille et montre principalement un fort découplage pour le gisement de Anwil. Par contre le deuxième axe montre une corrélation, bien qu'elle soit plus faible que pour les premiers axes du Languedoc-Roussillon et Centre-Est. La forme de Anwil au sein de cette lignée étant très différente, le premier axe résume donc principalement cette différence. Le deuxième axe apporte donc une information sur la variation de forme indépendamment de Anwil et semble plus adapté pour décrire l'évolution de forme au sein de la lignée. Sur ce deuxième axe le principal découplage se situe entre Bellenberg 1 et Bellenberg 2, à la période où l'on a précédemment observé un changement de forme rapide.

Dans l'ensemble, seul le premier axe résume la majorité du changement de forme au sein de la lignée (le deuxième axe pour la région Baden-Württemberg et Bavière) et semble présenter une corrélation avec la taille. Si on considère que la taille évolue régulièrement au cours du temps, le découplage taille-forme indique alors des accélérations de changement de forme. Le découplage permet aussi de constater que les contraintes qui contrôlent chacun de ces deux éléments peuvent être indépendantes.

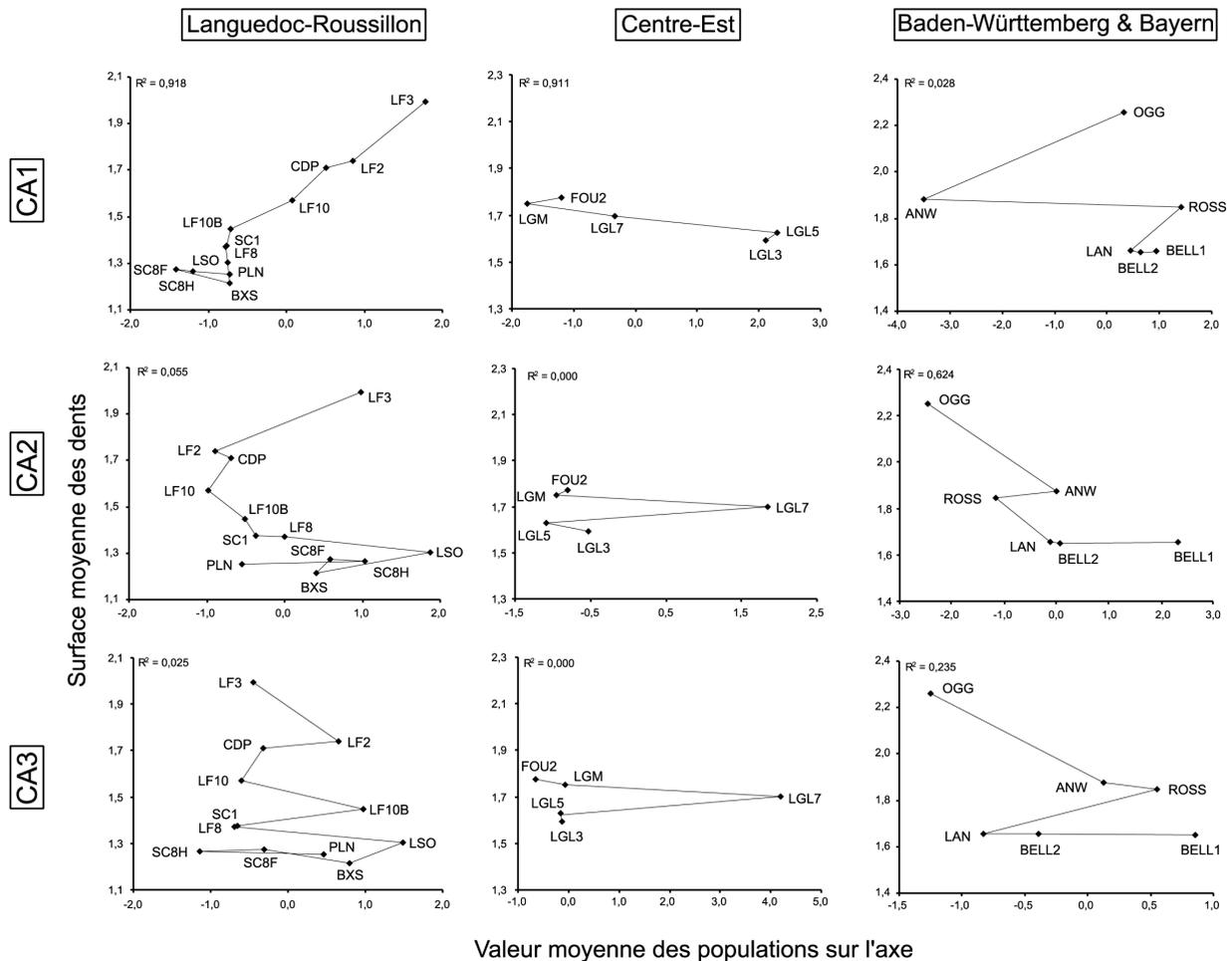


Fig. 28 – Projection des valeurs moyennes des individus sur les trois premiers axes de chaque gisement en fonction de la taille (surface incluse dans le contour). Le premier axe présente une bonne corrélation avec le temps pour les régions Languedoc-Roussillon et Centre-Est. Pour la région de la Bavière et du Baden-Württemberg, c'est le deuxième axe qui présente une corrélation avec le temps. La liste des abréviations pour chaque localité est donnée dans la tableau 74.

## Vitesse évolutive

### Vitesse de changement sur les axes canoniques

Indépendamment de l'orientation des changements de forme, et indépendamment de la taille, la quantification du contour permet de visualiser les vitesses évolutives du contour des dents. La figure 29 donne les valeurs des trois premiers axes de l'analyse réalisée séparément sur chaque région en regard de l'âge des localités. Les trois régions étant, dans ce cas, traitées dans des espaces morphologiques différents afin de mieux caractériser le changement de forme propre à chaque lignée, la comparaison entre les trois lignées n'est faite qu'en terme de synchronisme des changements de forme, et non pas en terme quantitatif. Lorsque les valeurs des axes varient fortement en une période de temps courte (pente forte de la droite entre deux points), on observe alors une accélération du changement de forme sur le contour. Toutefois, dans les cas où une différence arbitraire de 100 000 ans a été fixée entre deux localités dont l'âge est proche, les changements de forme observés ne peuvent pas être interprétés comme une accélération évolutive. Les changements de forme pouvant être interprétés comme des accélération du changement de forme sont indiqué en gris sur la figure 29.

Premier axe :

Dans la région Baden-Württemberg et Bavière seule une accélération est repérée vers -16 Ma entre Langenmoosen et Rosshaupten. Les changements de forme liés à la localité d'Anwil pouvant être dus à une différenciation géographique ne sont pas pris en compte comme des accélérations.

Dans la région Languedoc-Roussillon, une accélération peut être notée vers -14,5 Ma. Cependant cette accélération se situe entre Lo Fournas 10b et Lo Fournas 10, qui sont deux parties d'un même remplissage karstique. De fait cette différence de forme ne peut pas être considérée comme significative. Dans ce cas, un biais d'échantillonnage lié au faible nombre de dents issues de Lo Fournas 10b peut expliquer cette différence entre les deux populations. Toutefois, si ce changement de forme reste vraie entre Ste Catherine 1 et Cases-de-Pène, indiquant une accélération évolutive entre -14,9 et -14,2 Ma. Le nombre de gisements disponibles dans la région Baden-Württemberg et Bavière ne permet pas de repérer cette accélération. Enfin, une accélération est observable en région Centre-Est entre -13,7 et -13,0 Ma, entre les localités de La Grive L5 et La Grive M.

Deuxième axe : La région Languedoc-Roussillon permet d'observer deux accélérations de changement de forme : une vers -17 Ma (entre Port-la-Nouvelle et Ste Catherine 8H) et une autre entre -13,9 Ma et -13,0 Ma (entre Lo Fournas 2 et Lo Fournas 3). L'accélération liée à Luc-sur-Orbieu pourrait résulter d'une différenciation géographique et n'est pas indiquée en grisé sur la figure 29. Dans la région Centre-Est une période d'accélération est visible depuis -13,7 Ma jusqu'à -12,7 Ma (entre La Grive L5 et La Grive M). Enfin pour la région Baden-Württemberg et la Bavière, l'accélération observée entre Langenmoosen et Rosshaupten sur le premier axe reste vraie sur le deuxième axe.

Troisième axe : Dans la région Languedoc-Roussillon, une première accélération est observable entre -16,6 Ma et -16,2 Ma (Port la Nouvelle, Ste Catherine 8F), une deuxième à -15,3 Ma (Ste Catherine 1, Lo Fournas 10b) et une troisième entre -14,2 Ma et -13,9 Ma (Cases-de-Pène, Lo Fournas 2). Dans la région Baden-Württemberg et Bavière, une seule accélération reste visible entre -16,0 Ma et -15,7 Ma (Langenmoosen, Rosshaupten). Enfin, dans la région Centre-Est seule l'accélération entre La Grive L7 La Grive M et Four n2 est observable.

Dans l'ensemble, sur les trois axes et les trois régions, trois périodes d'accélération de changement de forme peuvent être repérées, une première entre -16,5 et -16,0 Ma (en Languedoc-Roussillon et Baden-Württemberg et Bavière), une deuxième entre -15,0 Ma et -14,0 Ma (dans les deux mêmes régions) et une troisième vers -13,0 Ma (en Centre-Est).

Pour les localités de Luc-sur-Orbieu et Anwil, si une différenciation géographique existe, elle n'est pas visible sur l'ensemble des trois axes. Ainsi une prise en compte de l'ensemble des axes devrait permettre de mettre en évidence les vrais changements de forme au sein des lignées.

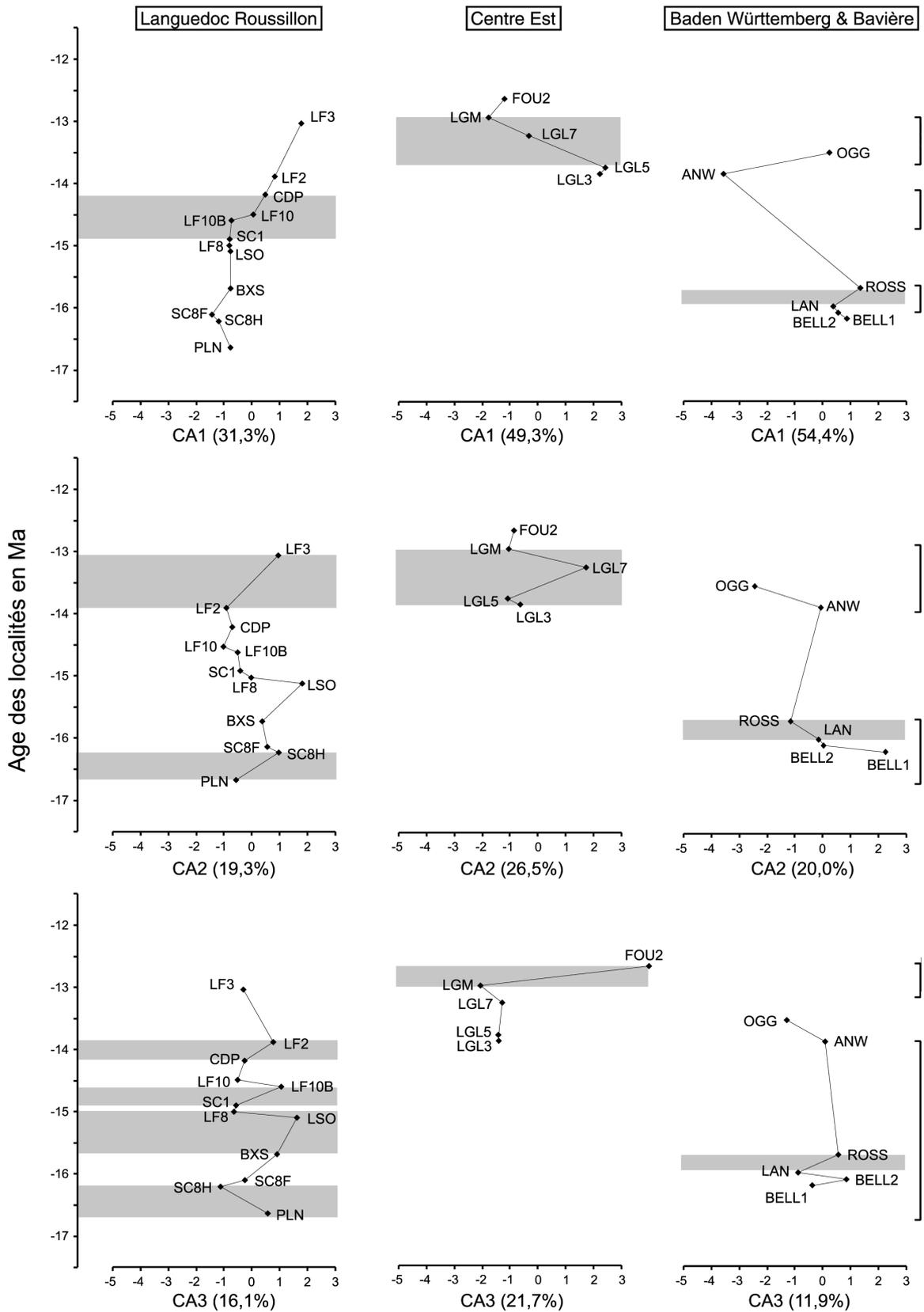


Fig. 29 – Projection des trois premiers axes de chaque région en fonction du temps. Lorsque les valeurs des axes varient fortement en une période de temps courte, on observe alors une accélération du changement de forme sur le contour qui est indiquée en gris afin de la comparer entre régions.

Vitesse de changement en valeurs euclidiennes

Chacun des axes canoniques permet de synthétiser un aspect du changement de forme au sein des lignées. Cependant l'analyse sur chacun de ces axes ne permet pas de quantifier la totalité de l'évolution de forme décrite par l'ensemble des axes. Par contre à partir de l'ensemble des données, une distance morphologique synthétique peut être calculée entre toutes les localités d'une même lignée. Ainsi, une distance euclidienne simple est calculée entre tous les gisements d'une même région:

$$d = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2}$$

avec :  $d$  : la distance euclidienne simple  
 $x_i$  : les coordonnées du premier groupe sur l'axe  $i$   
 $y_i$  : les coordonnées du deuxième groupe sur l'axe  $i$   
 $n$  : le nombre d'axes résultant de l'analyse canonique

La distance euclidienne obtenue correspond, à l'éloignement morphologique entre deux localités, indépendamment de la direction du changement de forme qui est intervenu. Partant de ces distances morphologiques, et de l'âge de ces gisements, ont été calculées des vitesses de changements relatifs au sein d'une lignée.

Espace morphologique commun

La figure 30 est un arbre construit à partir de ces distances (cluster), par agglomération des paires de localités les plus similaires (single linkage) au sein du même espace morphologique. Dans un premier temps, l'arbre confirme la forte différence entre les localités de La Grive (M, L7, L5, L3) et les autres, ce qui avait déjà été observé sur la figure 23. Dans cette hiérarchie, les gisements de Anwil, Luc-sur-Orbieu, Oggenhof et Four n2 présentent une morphologie intermédiaire. Le reste des localités du Languedoc-Roussillon et de Bavière forme un ensemble qui confirme la ressemblance morphologique en terme de contour entre les deux lignées. L'arbre permet aussi de constater que la distance morphologique qui sépare les localités de la région de Lyon est supérieure à celle qui sépare les localités dans les autres régions. Ainsi, les changements de forme qui interviennent en région Centre-Est à la fin de Miocène moyen semblent d'une ampleur supérieure aux changements de forme qui interviennent au cours du Miocène dans les autres régions.

A partir des distances issues de l'espace morphologique commun, un arbre a été réalisé pour chaque lignée, afin de mettre en évidence les affinités liées au contour entre les différentes populations. Les figures 31, 32 et 33 présentent respectivement les arbres de distances pour les régions Languedoc-Roussillon, Centre-Est et Baden-Württemberg-Bavière.

Languedoc-Roussillon

L'arbre confirme l'isolement morphométrique de Luc-sur-Orbieu. Il permet également de constater la légère différenciation de forme de Lo Fournas 3 (la plus récente des localités) mais également de Ste Catherine 8F. On note toutefois que seules 6 dents ont pu être numérisées pour ce gisement, ainsi cette différence de contour, qui n'est pas observable sur les deux premiers axes de l'espace morphologique (fig. 23), peut être due à un biais d'échantillonnage pour cette localité. De la même manière, la différence observée entre Lo Fournas 10 et 10b peut être due au faible nombre de dents disponibles pour Lo Fournas 10b. Les autres gisements présentent des contours proches et sont

généralement regroupés par âge, ils montrent ainsi que peu de changements morphologiques importants affectent cette lignée au cours du temps

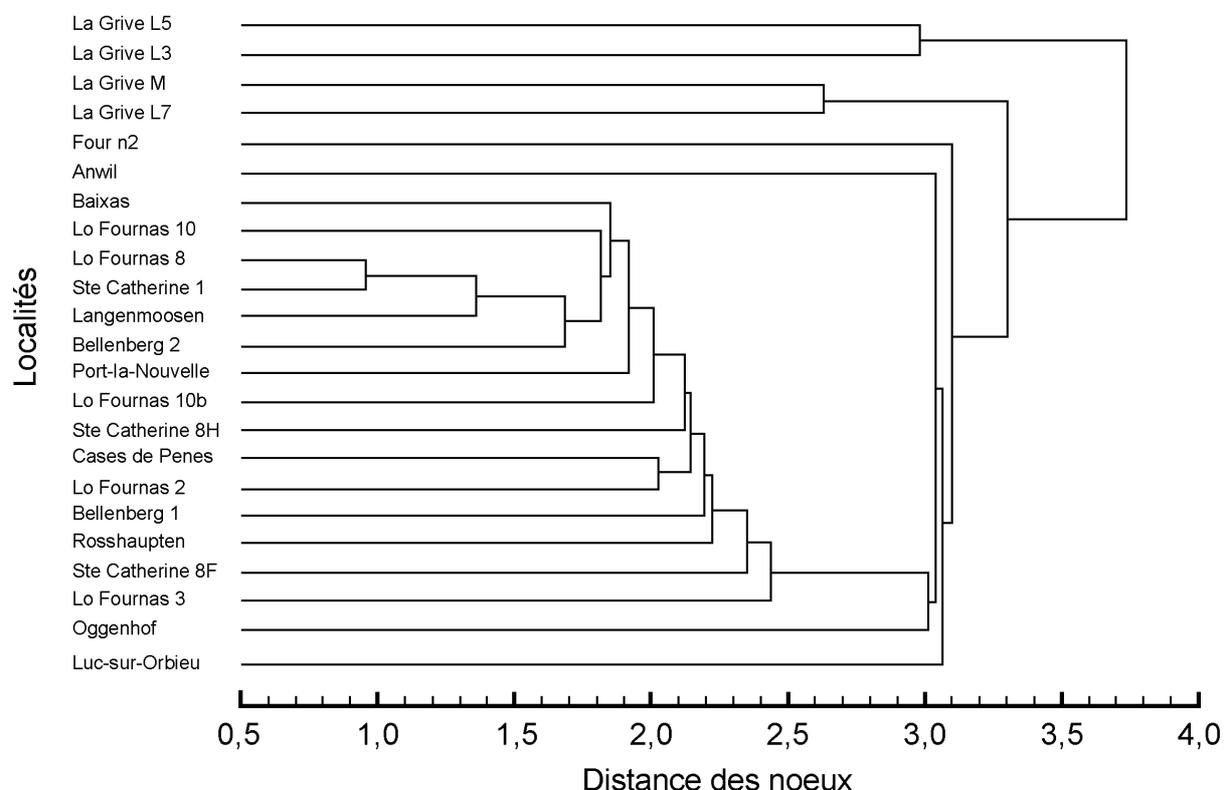


Fig. 30 – Arbre de distances issues du même espace morphologique pour tous les gisements. L'agglomération des gisements a été réalisée à partir des valeurs de chaque localité sur l'ensemble des axes de l'analyse canonique, en calculant les distances euclidiennes simples entre gisements et en joignant les localités les plus similaires.

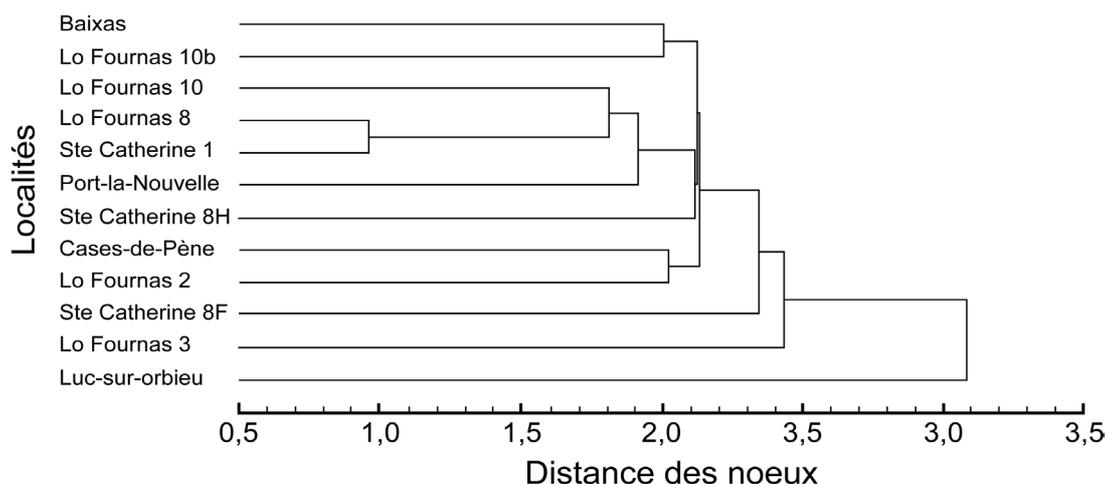


Fig. 31 - Arbre de distances pour la région Languedoc-Roussillon issues du même espace morphologique que les autres régions. L'agglomération des gisements a été réalisée à partir des valeurs de chaque localité sur l'ensemble des axes de l'analyse canonique, en calculant les distances euclidiennes simples entre gisements et en joignant les localités les plus similaires.

*Centre-Est*

Les regroupements morphologiques obtenus correspondent aux localités d'âge proche. Four n2 (la localité la plus récente se différencie des autres localités conformément à ce qui est observable sur les deux premiers axes de l'espace morphologique (fig. 22).

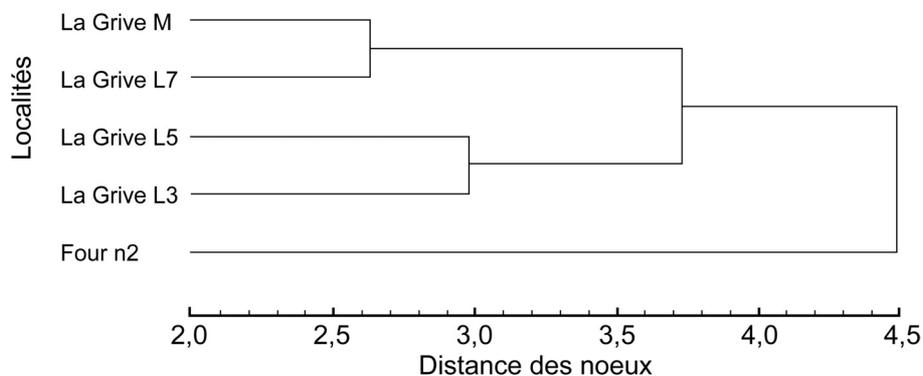


Fig. 32 - Arbre de distances pour la région Centre-Est issues du même espace morphologique que les autres régions. L'agglomération des gisements a été réalisée à partir des valeurs de chaque localité sur l'ensemble des axes de l'analyse canonique, en calculant les distances euclidiennes simples entre gisements et en joignant les localités les plus similaires.

*Baden-Württemberg et Bavière*

L'arbre obtenu confirme l'isolement morphologique de Anwil, mais il montre également une forte différenciation de Oggenhof (la localité la plus récente). Là encore cette différenciation de Oggenhof ne correspond pas à ce qui est observable sur les deux premiers axes (fig. 22) et peut être due au faible effectif numérisé (4 dents). L'arbre confirme également la similarité entre Bellenberg 1, 2 et Langenmoosen dont l'âge ne peut pas être différencié. De façon plus générale la hiérarchie obtenue correspond à l'ordre chronologique des localités.

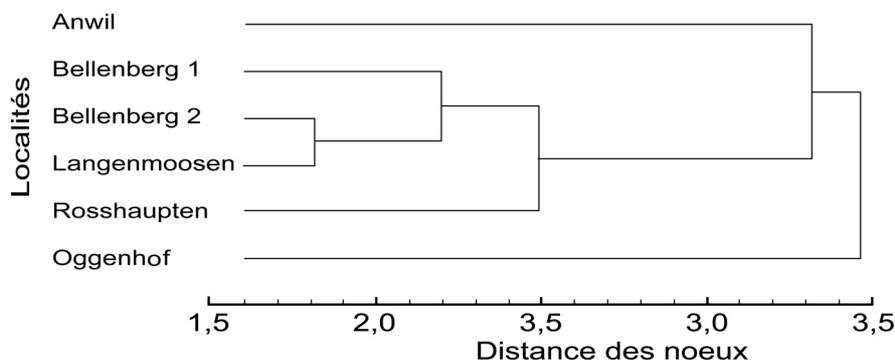


Fig. 33 - Arbre de distances pour la région Baden-Württemberg et Bavière issues du même espace morphologique que les autres régions. L'agglomération des gisements a été réalisée à partir des valeurs de chaque localité sur l'ensemble des axes de l'analyse canonique, en calculant les distances euclidiennes simples entre gisements et en joignant les localités les plus similaires.

Espaces morphologiques régionaux

Le même calcul des distances entre gisements a ensuite été effectué au sein des trois espaces morphologiques régionaux. Sur la figure 34 la vitesse calculée entre deux localités successives est représentée par une courbe. Pour l'interprétation de ces vitesses de changement il est nécessaire de garder à l'esprit que les valeurs obtenues sont fortement dépendantes de l'âge qui a été initialement fixé pour chaque localité.

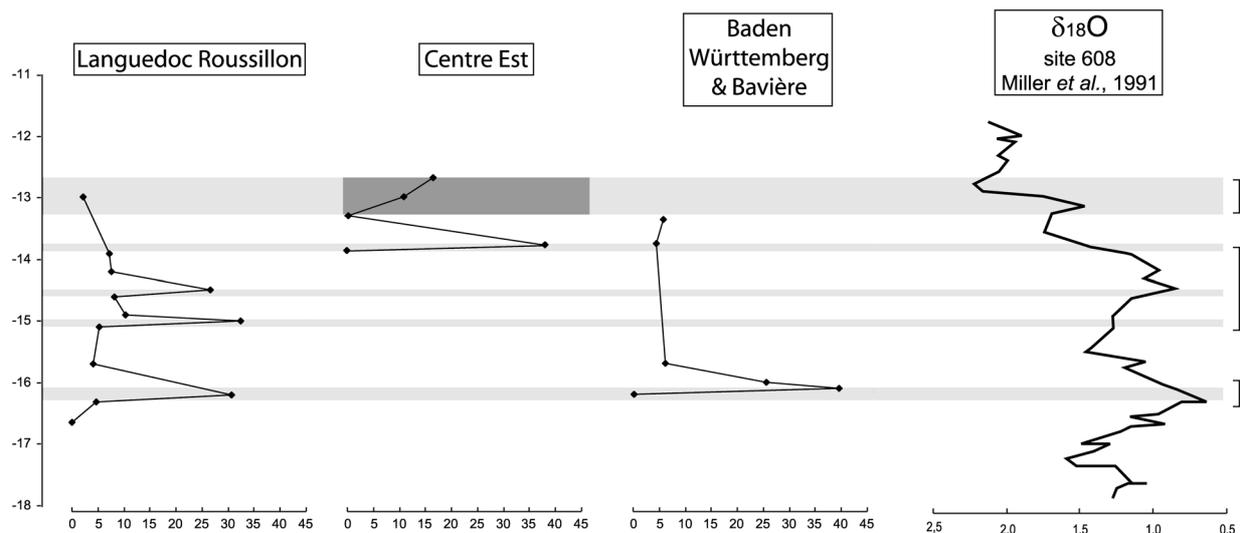


Fig. 34 – Les valeurs de vitesse de changement de forme relative pour chaque lignée sont positionnées sur une échelle temporelle. Les périodes d’instabilité de la forme sont marquées en gris et la période d’accélération évolutive est indiquée en gris foncé, afin de permettre une comparaison avec les autres régions et la courbe isotopique atlantique de l’oxygène.

Les cinq premières valeurs de vitesse de changement de forme fortes obtenues correspondent toutes à des localités très proches dans le temps (ou d’âge équivalent) dont la différence d’âge a été arbitrairement fixé à 100 000 ans afin de les différencier dans le traitement statistique. Ainsi ces valeurs sont des artéfacts liés aux pré requis du traitement et ne peuvent pas être interprétés en terme de vitesse. Elles permettent néanmoins de constater une forte instabilité de la forme.

Seule une vraie accélération peut donc être repérée en Région Centre-Est entre La Grive L7 et Four n2. Cette accélération se poursuit sur deux localités (La Grive M et Four n2) durant une période de temps significative (600 000 ans) et n’est pas visible en région Languedoc-Roussillon (entre Lo Fournas 2 et Lo Fournas 3).

## Conclusions

### Contrôle évolutif et échelle régionale

Les résultats de l’analyse systématique du genre *Democricetodon* (cf. chapitre Etude Systématique) montrent l’importance du contexte régional dans l’évolution d’un genre de Cricetinae. De la même manière, cette étude morphométrique de trois lignées de *Megacricetodon* souligne l’importance de l’échelle régionale sur le contrôle spécifique. En effet, les accélérations de changement de forme ne se font pas à une échelle continentale et chaque région semble présenter une histoire évolutive propre. Les variations climatiques européennes liées à la température sont enregistrées par les isotopes de l’oxygène dans un sondage au large de l’Espagne (Miller *et al.*, 1991) (fig. 34).

La seule accélération de changement de forme intervient entre -13,3 Ma et -12,7 Ma dans la région Centre-Est. Dans la région Languedoc-Roussillon aucune accélération ne semble intervenir, car la différence de forme entre Lo Fournas 2 et Lo Fournas 3 est plus faible et s’exprime sur une période de temps plus longue. Pour ce cas, elle peut être corrélée avec une forte baisse de température (“Mid Miocene Event”) et semble correspondre à une vraie accélération évolutive par l’ampleur du changement de forme et de la durée. Elle suggère ainsi le rôle du climat comme moteur évolutifs du changement de forme.

Le reste des valeurs calculées indique des périodes d'instabilité de la forme en Languedoc-Roussillon en région Baden-Württemberg et Bavière. Toutefois, il reste à savoir si cette instabilité fait partie du domaine normal de variation de la forme des dents ou si elle peut être expliquée par un facteur abiotique. Les variations mineures de la température visibles entre -17 Ma et -14 Ma à partir de la courbe isotopique océanique peuvent fournir une explication à cette instabilité de la forme, toutefois seul un plus grand nombre de localités et un calage absolu de leur âge permettrait d'étayer cette hypothèse.

On note par ailleurs, que le Langhien (entre -14,8 et -16,3 Ma) est généralement considéré comme un optimum de température sur le domaine continental. Or la courbe isotopique atlantique montre à cette même période une légère baisse de température qui semble indiquer une évolution légèrement différente des températures dans le domaine marin dans un contexte globalement chaud.

Au final, lorsqu'un changement de forme intervient, son ampleur semble varier en réponse à l'importance du changement climatique. Ainsi, de faibles changements climatiques semblent n'avoir aucun impact sur l'évolution au sein des lignées (à part peut être une instabilité de la forme) alors qu'une variation importante des températures peut provoquer une rapide évolution de la forme. De plus la différence observée entre les régions Centre-Est et Languedoc-Roussillon montrent que de telles variations n'affectent pas forcément l'ensemble des régions de la même manière.

Si le contexte climatique à l'échelle continentale est un moteur évolutif de la forme des dents, les différences observées entre les trois lignées montrent que d'autres facteurs biotiques ou abiotiques interviennent également à l'échelle régionale. Alors qu'un gradient environnemental se met en place en Europe au Miocène moyen à la faveur d'un changement climatique (cf. chapitre Introduction) (Suc *et al.*, 1999; Maridet *et al.*, soumis), l'intervention d'événements environnementaux régionaux pourrait expliquer la réaction évolutive différente des faunes face à des variations climatiques qui touchent l'ensemble d'un continent.

Les observations issues de l'étude des lignées de *Megacricetodon* et *Democricetodon* montrent donc toutes les deux que l'évolution spécifique se joue au niveau régional. Toutefois, la relation qui existe entre l'évolution spécifique régionale et l'évolution des communautés à grande échelle dans un contexte de changements climatique et environnemental reste à déterminer et nécessite une comparaison de l'ensemble des faunes européennes à ces deux échelles, régionale et continentale.



## Contrôle de la biodiversité & contexte paléogéographique

L'étude même de l'évolution des genres *Democricetodon* et *Megacricetodon* au cours du Miocène moyen soulève deux problèmes. D'abord la diversification forte de ces genres, en même temps que celle de l'ensemble des Cricetinae au cours du Miocène moyen, dénote de conditions évolutives particulières durant cette période. Par ailleurs, leur évolution montre que les contextes paléogéographiques particuliers doivent être pris en compte pour comprendre la dynamique évolutive des faunes de rongeurs au cours de cette période. De fait, l'étude de l'évolution de la diversité des faunes au Miocène nécessite de prendre en compte les contextes spatial et temporel. En intégrant les dernières faunes oligocènes (MP28 à MP30) et les premières faunes pliocènes qui précèdent l'arrivée des glaciations quaternaires (MN14, MN15), il est possible de suivre l'évolution des communautés de mammifères menant à une structuration des faunes proche de celle que nous connaissons aujourd'hui, et synthétisant le contexte évolutif miocène (Fahlbusch, 1989).

De même que les variations temporelles, les variations spatiales doivent être prises en compte. Pour ce faire, l'échelle régionale est une entité écologiquement significative à l'échelle des communautés qui permet de rendre compte des variations de biodiversité aussi bien à l'échelle locale que continentale.

L'étude qui suit repose sur une compilation de listes fauniques issues de 651 gisements européens, depuis l'Oligocène supérieur jusqu'au milieu du Pliocène. Ces gisements peuvent être regroupés en 26 régions (fig. 35). Les faunes régionales correspondent alors à l'ensemble des espèces trouvées au sein d'une même région et pour une même unité de temps. De la même manière la liste faunique européenne correspond à l'ensemble des taxons trouvés dans tous les gisements européens.

Certaines estimations de la richesse spécifique au niveau régional doivent néanmoins être interprétées avec précaution en raison du faible nombre de gisements disponibles. C'est le cas de la région Baden-Württemberg et Bavière pour la biozone MN2b, la région Centre-Est pour MN6 et MN14 et la région de Madrid pour MN3. Ces quatre cas sont indiqués par un astérisque dans les graphiques.

### Evolution spatiale

#### Contexte paléobiogéographique

Une étude des similarités fauniques inter-régionales, de l'Oligocène supérieur à la moitié du Pliocène, constitue la première étape de l'analyse de la diversité des faunes de rongeurs en Europe. Cette étude a été réalisée à partir d'une compilation de listes fauniques issues de gisements européens, elle correspond à une comparaison quantitative de la richesse spécifique entre chaque région. Un résumé de cette étude est présenté ici permettant de fixer le contexte paléobiogéographique des faunes de rongeurs (Maridet *et al.*, manuscrit).

L'Oligocène supérieur se distingue par d'importantes variations dans la valeur moyenne des indices de similarité en Europe. En effet, les espèces qui composent les faunes présentent une grande répartition à l'échelle de l'Europe. Les dissimilarités observables sont soit dues à des barrières géographiques, soit simplement à la distance qui sépare les faunes comparées. Au Miocène inférieur, les espèces héritées de l'Oligocène qui subsistent gardent une large distribution. Les affinités entre régions deviennent fortes au début du Miocène inférieur (MN1) et se maintiennent à un niveau élevé jusqu'à la fin du Miocène inférieur (MN4). Dès lors, les faunes deviennent de plus en plus hétérogènes au niveau de l'Europe (moyenne < 0,5) jusqu'à atteindre un maximum de dissimilarités à la fin du Miocène supérieur (MN12). Malgré une légère remontée des affinités au Messinien (MN13) les faunes restent très hétérogènes durant la première moitié du Pliocène (MN14-MN15). Par ailleurs cette baisse des affinités depuis le Miocène moyen s'accompagne d'une ré-organisation de la paléobiogéographie qui devient moins dépendante de la géographie ou des distances mais correspond à une différenciation

entre le nord et le sud de l'Europe. Cette séparation latitudinale, se traduit par une forte affinité de toutes les faunes péri-méditerranéennes à partir du Miocène supérieur, et intervient alors que plusieurs arguments issus de la paléovégétation indiquent la mise en place d'une latitudinalisation de plus en plus marquée des environnements (cf. chapitre Introduction). La distance et les barrières géographiques ne sont alors plus un facteur influençant de façon notable les affinités entre faunes régionales, ces dernières semblant uniquement contraintes par un nouveau contexte environnemental.

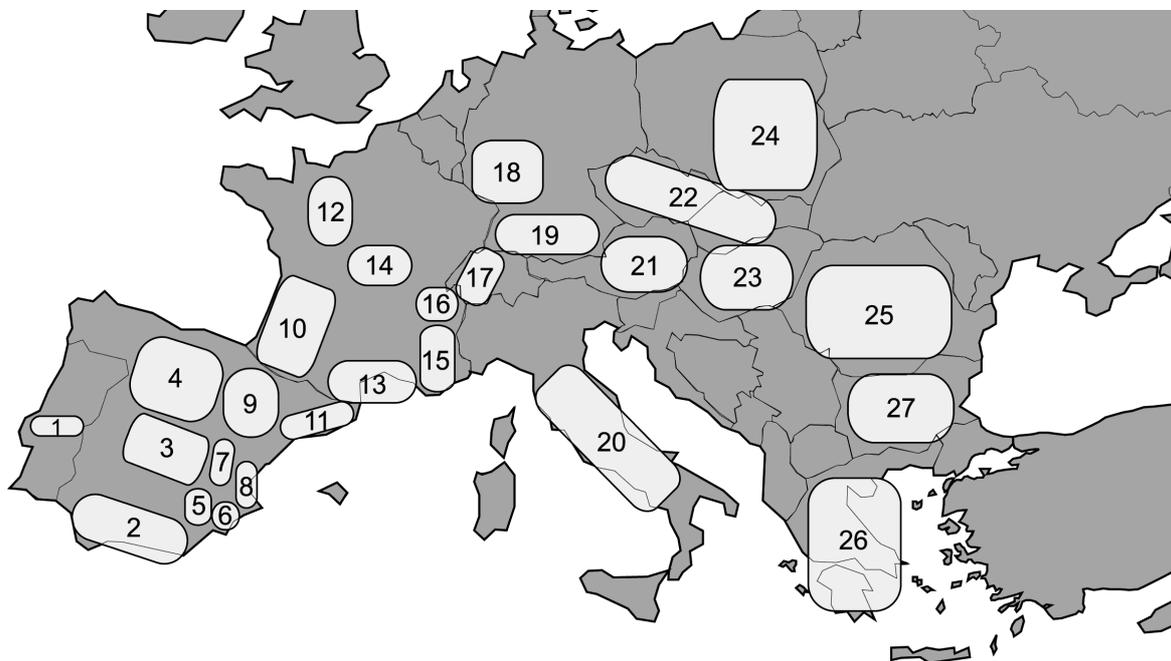


Fig. 35 – Localisation des 26 régions européennes prises en compte dans cette étude. 1 : Portugal ; 2 : Guadix Baza & Grenade ; 3 : Madrid-Guadalajara ; 4 : Duero ; 5 : Jucar & Albacete ; 6 : Alicante & Murcia ; 7 : Calatayud-Daroca-Teruel ; 8 : Castillon & Valencia ; 9 : Ebro ; 10 : bassin Aquitain ; 11 : Vallès-Penedès & S Ugell ; 12 : Bassin de Paris ; 13 : Languedoc-Roussillon ; 14 : Massif-Central ; 15 : Provence ; 16 : Centre-Est ; 17 : Suisse ; 18 : Rheinessen ; 19 : Bavière et Baden Württemberg ; 20 : Italie ; 21 : Autriche ; 22 : Rép. Tchèque et Slovaquie ; 23 : Hongrie ; 24 : Pologne ; 25 : Roumanie ; 26 : Grèce ; 27 : Bulgarie.

Parmi ces modifications du contexte paléogéographique au cours du Néogène, certaines affinités caractéristiques restent inchangées. Ainsi l'ensemble des faunes de la Péninsule ibérique présente généralement de fortes affinités bien que l'on puisse noter parfois une différenciation Est-Ouest. Les faunes du sud de la France (Languedoc-Roussillon et Bassin aquitain) sont souvent plus proches des faunes ibériques que des autres faunes européennes. Enfin, les faunes correspondant à l'est de l'Europe occidentale montrent toujours une individualisation plus ou moins marquée par rapport au reste des faunes européennes. L'évolution de l'ensemble des affinités au niveau européen est résumée par la moyenne de tous les indices obtenus pour chaque biozone (fig. 36). La moyenne ainsi calculée illustre l'homogénéité ( $>0,5$ ) ou l'hétérogénéité ( $<0,5$ ) des faunes régionales sur l'Europe. On constate ainsi une baisse importante des affinités à partir du Miocène moyen indiquant une régionalisation des faunes et la mise en place de barrières biogéographiques importantes entre le Nord et Sud de l'Europe. Ce nouveau contexte biogéographique qui se met en place au cours du Miocène correspond par ailleurs à ce qui est observable actuellement sur les faunes d'Europe (Baquero et Tellería, 2001).

#### Distribution des richesses spécifique et familiale

Le calcul des similarités effectué sur les micromammifères (Maridet *et al.*, manuscrit) avec la méthode de Raup et Crick (1979) ne prend en compte que le niveau taxinomique de l'espèce. Cependant, certains travaux sur l'actuel ou le fossile montrent que le niveau taxinomique de la famille peut apporter beaucoup d'informations sur la biogéographie (Simpson, 1964; Kaufman, 1995).

Ainsi, la répartition de la richesse spécifique entre les différentes familles permet de compléter les observations obtenues à partir de l'étude paléobiogéographique. Pour que le nombre d'espèces dans les familles ait un sens, seules les régions comprenant 10 espèces ou plus ont été prises en compte. La comparaison de chaque région a ainsi été effectuée pour chaque biozone à partir de MP28 jusqu'à MN15, sauf pour MN2b et MN12 en raison du trop faible nombre de régions possédant les 10 espèces requises.

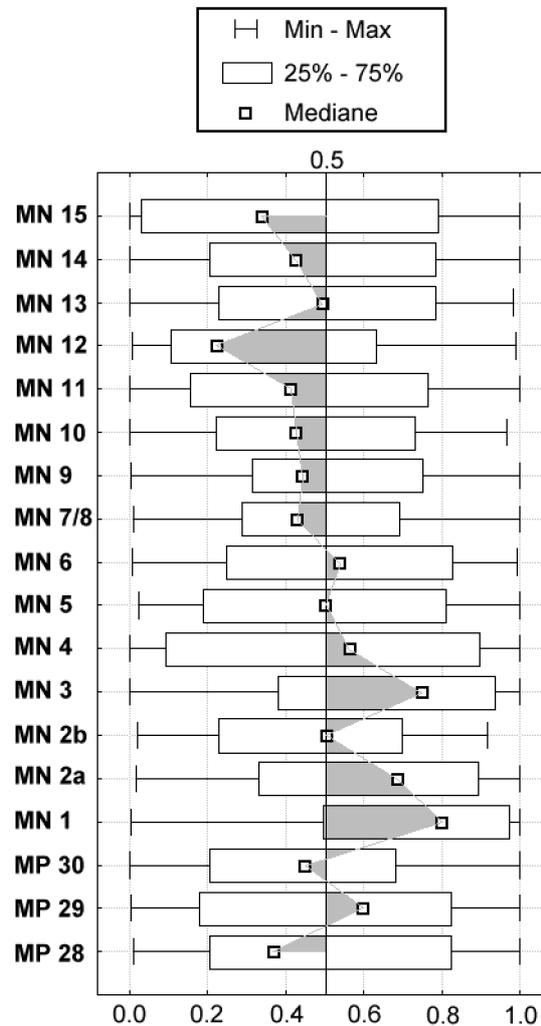


Fig. 36 – Valeur médiane et quartiles de tous les indices de similarité européens pour chaque biozone. Une valeur médiane inférieure à 0,5 indique une tendance à la différenciation des faunes à l'échelle de l'Europe. La médiane des valeurs fournies donne donc un indice d'hétérogénéité des faunes. La partie grisée souligne l'écart de la médiane à la valeur intermédiaire 0,5 qui correspond à un équilibre entre homogénéité et hétérogénéité des faunes au niveau européen.

#### Oligocène supérieur : MP28 à MP30 (fig. 37 -39)

L'ensemble des graphiques montre une relative homogénéité de la répartition de biodiversité entre les différentes régions. Les Eomyidae, les Gliridae et les Cricetinae sont toujours fortement représentés. Les Dipodidae, les Theridomyidae, les Castoridae et les Sciuridae présentent un nombre moins important d'espèces mais restent également bien représentés. Les Theridomyidae semblent néanmoins mieux représentés dans les régions les plus au sud. De même les Gliridae semblent plus diversifiés dans le Nord de l'Europe à la toute fin Oligocène (MP30). Si l'on regarde les taxons présents dans ces familles, on constate que leur répartition est assez étendue. Plusieurs taxons sont présents aussi bien dans le Nord que dans le Sud, tels que *Eomys major* Freudentberg 1941, *Eomys huerzeleri* Engesser 1982, *Eucricetodon dubius* (Schaub 1925), *Eucricetodon collatus* (Schaub 1925), *Pseudocricetodon thaleri* (Hugueney 1969) et *Peridyromys murinus* (Pomel 1953). Cette configuration est compatible

avec l'assez faible affinité des faunes au niveau européen indiquée par les indices de similarité de cette période. Dans les cas présents, les barrières paléogéographiques semblent affecter les distributions de la richesse spécifique d'un bout à l'autre de l'Europe.

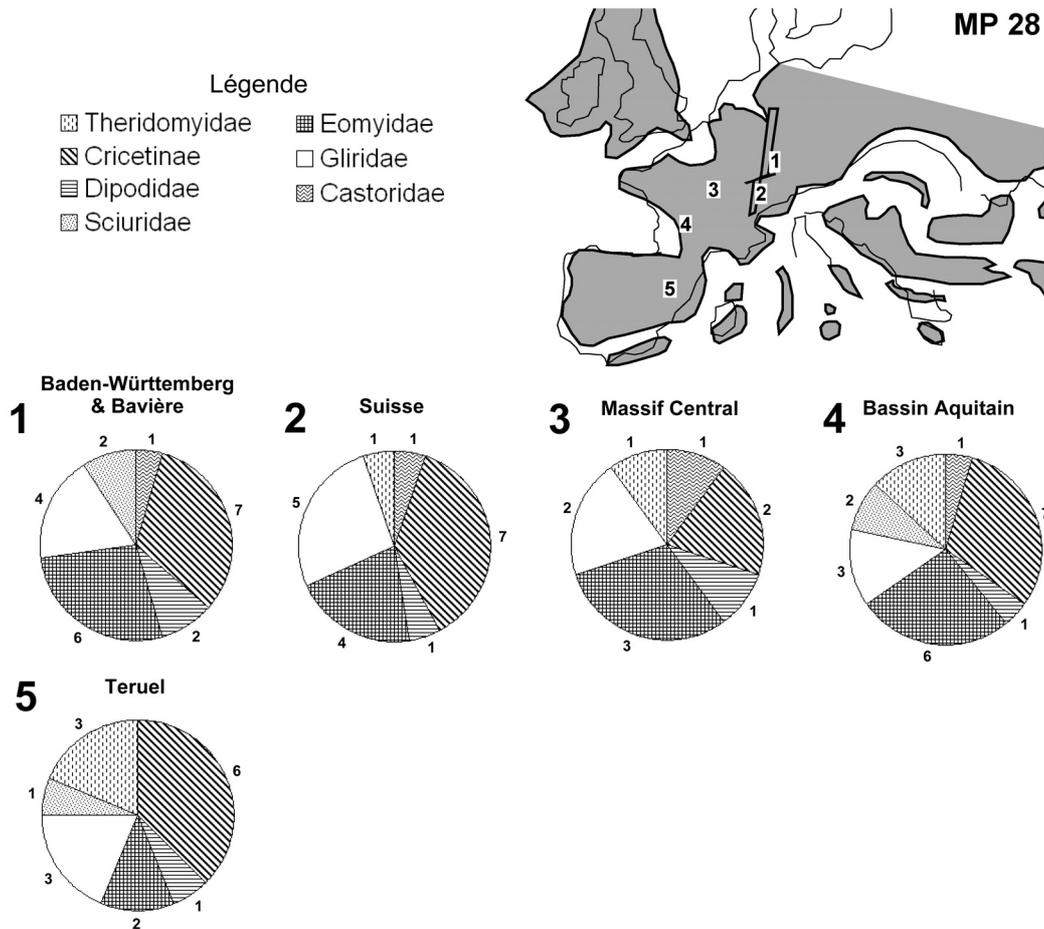


Fig. 37 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MP28.

#### Début du Miocène inférieur : MN1 à MN2b (fig. 40-41)

La prédominance des Gliridae au sein des communautés de rongeurs se généralise à toutes les régions jusqu'à la biozone MN2b où les Gliridae représentent près des deux tiers des espèces. Au cours du Miocène inférieur la famille des Theridomyidae disparaît participant également à la meilleure représentation relative des Gliridae dans la composition des faunes. Dans l'ensemble ces changements semblent homogènes sur toutes les régions prises en compte, la répartition des espèces dans chaque famille et le faible nombre de familles qui composent les faunes sont observables dans toutes les régions. Les espèces qui composent ces faunes gardent une forte répartition géographique. Comme pour l'Oligocène supérieur, plusieurs espèces sont présentes dans toutes les régions prises en compte : *Plesiosminthus myarion* Schaub 1930, *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser 1884), *Palaeosciurus feignouxii* Pomel 1853, *Heteroxerus paulhiacensis* Black 1965, *Eucricetodon hesperius* Engesser 1985-*E. gerandianus* (Schaub 1925)-*E. aquitanicus* Baudelot & de Bonis 1968, *Peridyromys murinus* (Pomel 1953) et *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami 1902.

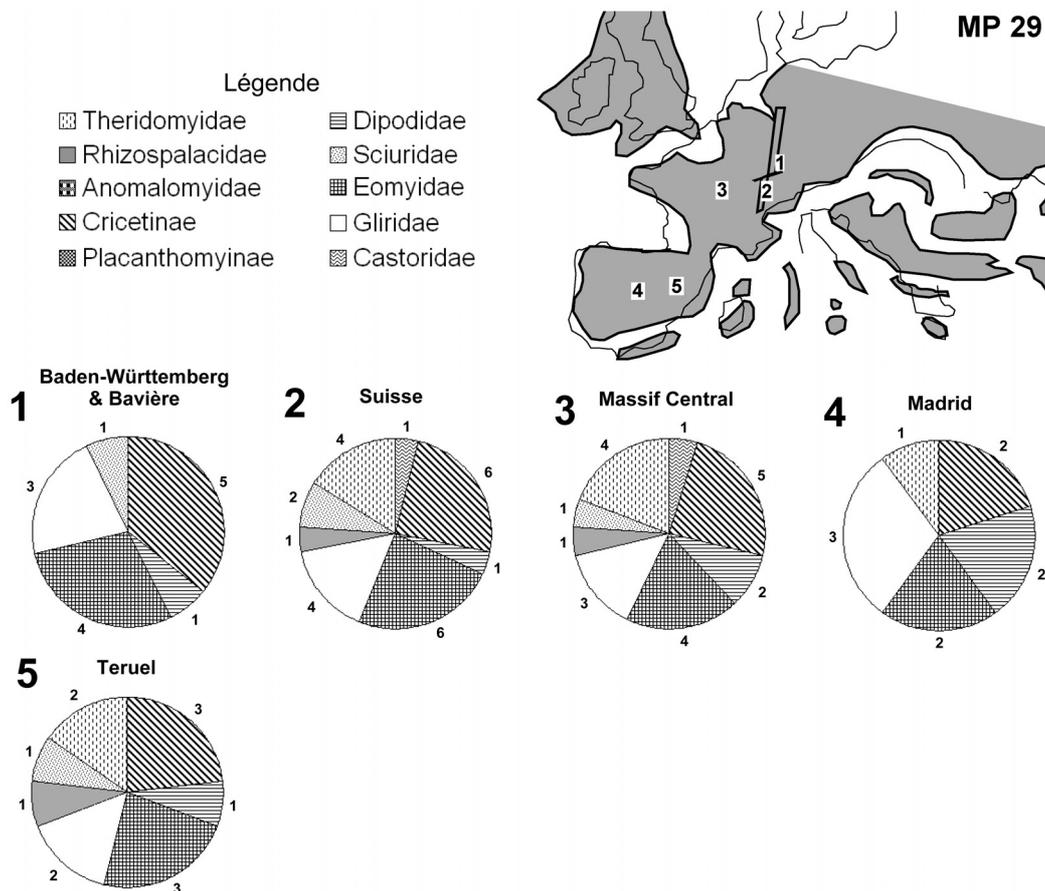


Fig. 38 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MP29.

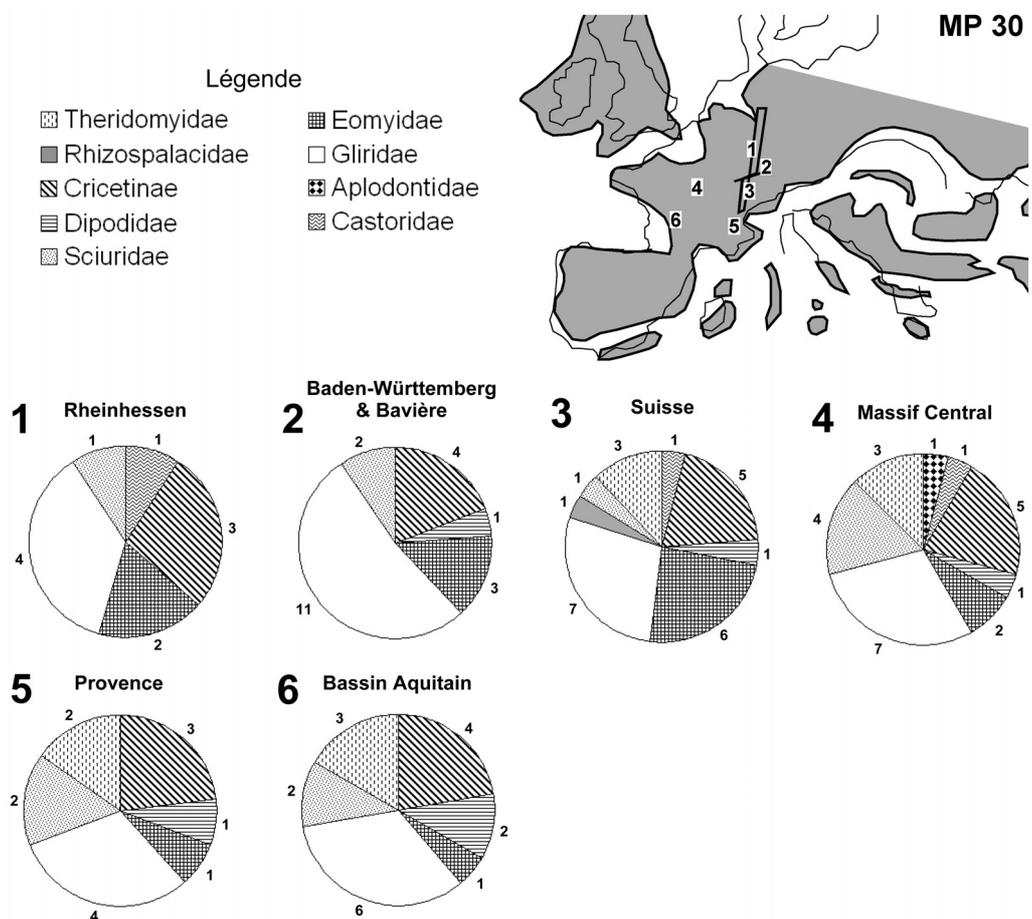


Fig. 39 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MP30.

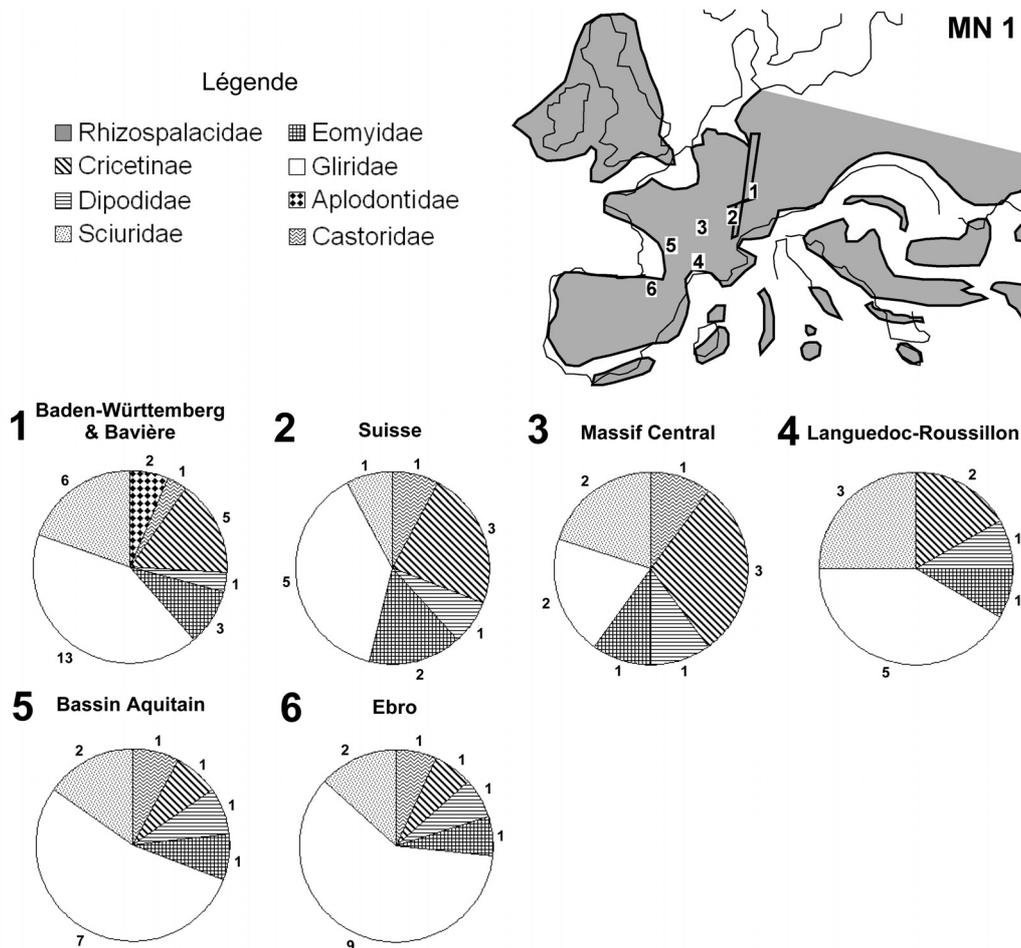


Fig. 40 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 1.

*Fin du Miocène inférieur : MN3 à MN4 (fig. 42-43)*

La tendance observée au cours du Miocène inférieur (MN1 à MN2b) se poursuit durant le Miocène inférieur (MN3), elle se traduit par une très faible proportion des Cricetinae alors que celle des espèces de Gliridae et d'Eomyidae atteint son paroxysme. La diversité des Cricetinae explose quant à elle à la fin du Miocène inférieur (MN4) avec l'arrivée de nouveaux Cricetinae. Dans l'ensemble, le nombre de familles représentées reste assez bas (entre 4 et 5) toutefois certaines régions du Nord ou du l'Sud-Est (Baden-Württemberg & Bavière, Autriche et Grèce) peuvent comporter plus de familles dans leur composition faunique (entre 6 et 7) présentant ainsi une légère différenciation de leur communauté faunique. On note également une diversité moindre des Gliridae en République tchèque. Cette légère différenciation de la distribution de la richesse spécifique se note particulièrement avec une distribution restreinte de certaines familles comme les Anomalomyidae ou les Spalacidae. Cependant cette différenciation n'est pas visible au niveau spécifique puisque de nombreuses espèces présentent encore une très large répartition spatiale : *Melissiodon dominans* Dehm 1950, *Ligerimys antiquus* Fahlbusch 1970, *Ligerimys florencei* Stehlin & Schaub 1951, *Eumyarion wenfureri* (Schaub & Zapfe 1953), *Bransatoglis fugax* (Hugueney 1967), *Peridyromys murinus* (Pomel 1953) et *Spermophilinus bredai* (Von Meyer 1848). Toutefois certaines nouvelles espèces peuvent montrer une distribution plus restreinte, dans les régions les plus au sud (*Pseudodryomys ibericus* de Bruijn 1966, *Ligerimys ellipticus* Daams 1976) ou les plus à l'est (*Vasseuromys elegans* Wu 1993, *Spermophilinus besana* Cuenca Bescos, 1988, *Glirulus diremptus* Mayr 1979). Même si la répartition du nombre d'espèces dans chaque famille varie encore assez peu, la distribution de ces espèces commence à changer, ainsi les listes fauniques se différencient expliquant le début de la baisse des indices de similarité (Maridet *et al.*, manuscrit).

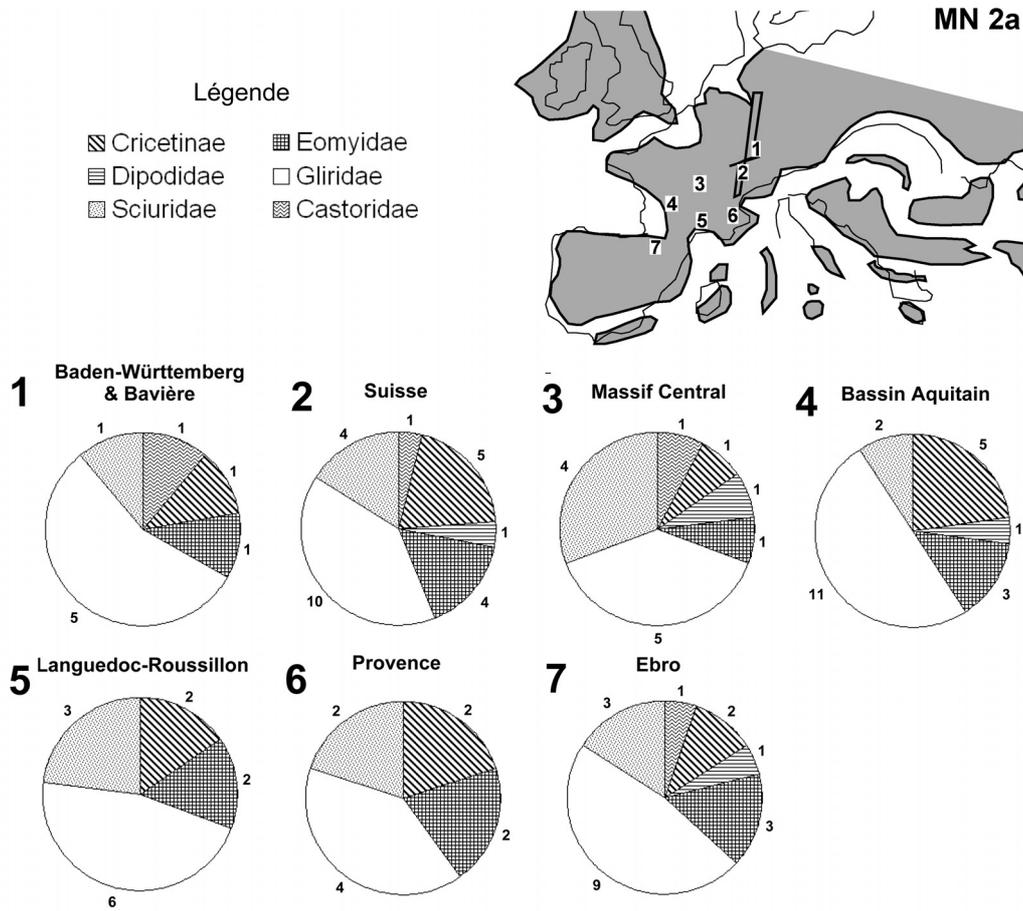


Fig. 41 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 2a.

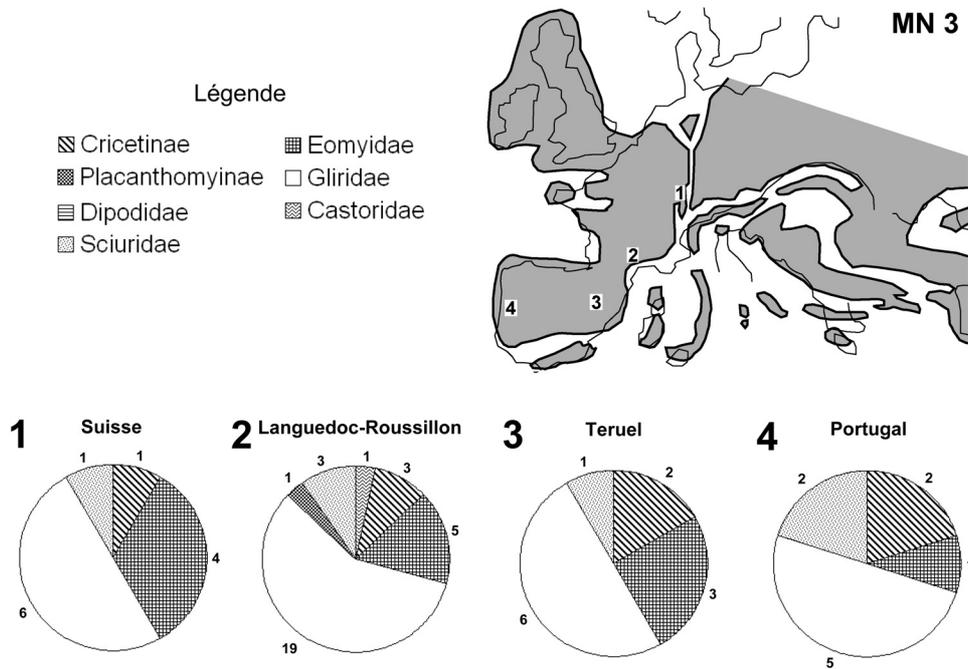


Fig. 42 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 3.

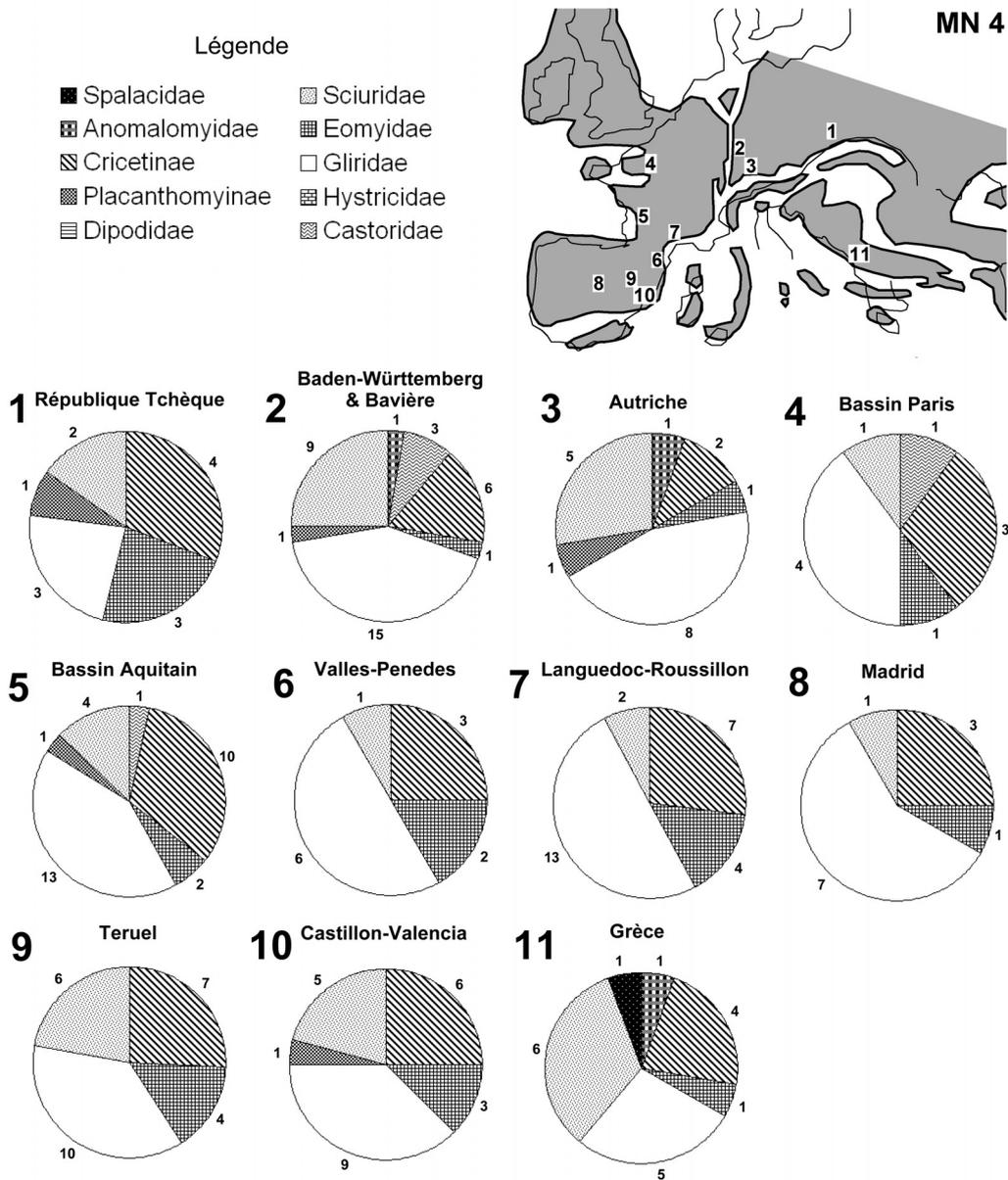


Fig. 43 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 4.

*Miocène moyen : MN5 à MN 7-8 (fig. 44-46)*

Les changements affectant les communautés observées précédemment se confirment de même que la diversification des Cricetinae durant la biozone MN5. Peu de familles composent les faunes de rongeurs du sud de l'Europe (3 familles pour la Péninsule ibérique et le sud de la France) alors que les régions du nord de l'Europe sont plus diversifiées (entre 5 et 7 familles). Les Eomyidae semblent confinés au nord de l'Europe ainsi que les Anomalomyidae. Le Bassin aquitain et le Bassin de Paris sont les seules régions à posséder peu d'espèces de Gliridae confirmant ainsi une différenciation Est-Ouest en plus du début de la différenciation nord-sud.

Cette différenciation Nord-Sud se maintient durant la fin du Miocène moyen avec un nombre de familles variant entre 3 et 6 pour le sud et entre 5 et 7 pour le nord. Les Cricetinae restent très diversifiés ainsi que les Gliridae, toutefois, les faunes de Pologne présentent une organisation différente avec une proportion importante de Sciuridae par comparaison à ces deux familles qui comportent moins d'espèces. Cette différenciation nette du nord-est de l'Europe intervient alors que l'ensemble des indices de similarité indique une organisation de plus en plus hétérogène des affinités fauniques européennes. Les espèces présentant une très forte répartition géographique sont de plus en plus rares au cours du Miocène moyen alors que la richesse spécifique des rongeurs atteint son

maximum : *Megacricetodon collongensis* (Mein 1958), *M. gersii* Aguilar 1980, *Megacricetodon minor* (Lartet 1851), *Microdyromys koenigswaldi* de Bruijn 1966, *Miodyromys aegercii* Baudelot 1972 et *Spermophilinus bredai* (von Meyer 1848). On note que dans ce contexte, la répartition des espèces qui composent le genre *Democricetodon*, avec l'apparition de taxons dont la répartition géographique est limitée au nord de l'Europe, illustre assez bien la différenciation biogéographique en cours suivant la mise en place d'une distribution générale latitudinale des richesses spécifique et familiale.

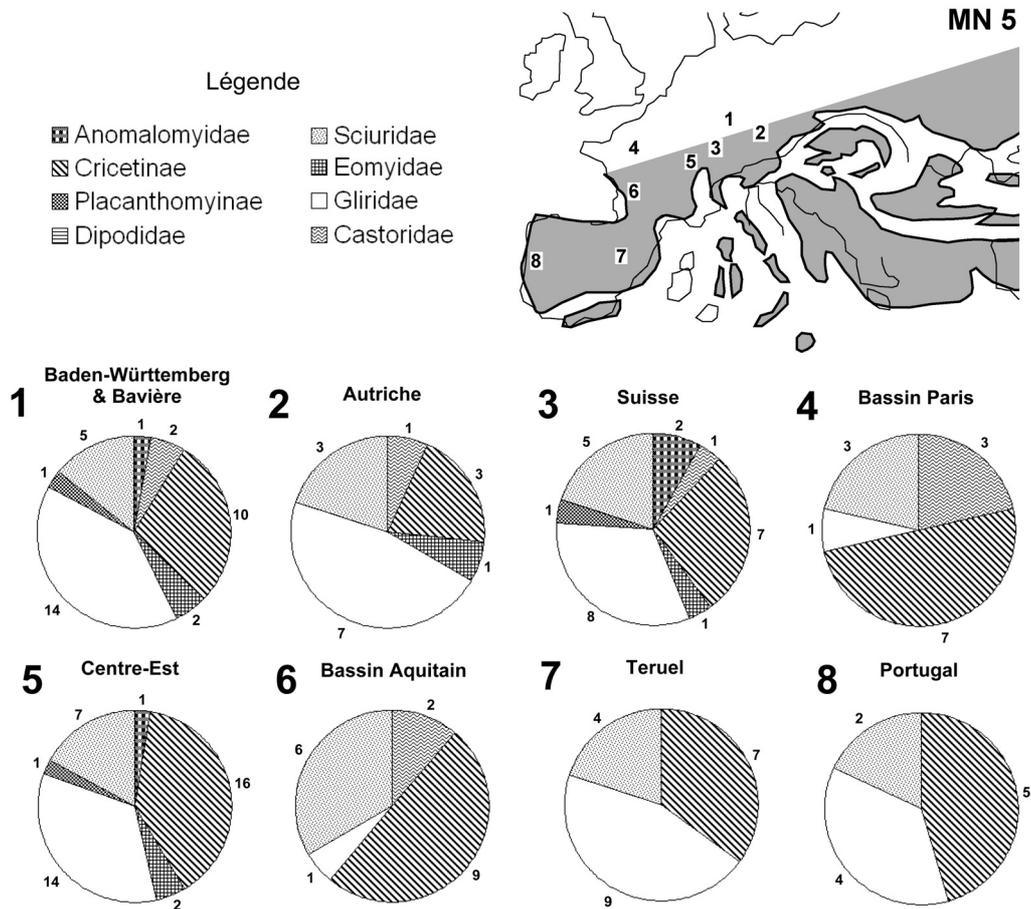


Fig. 44 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 5.

#### Miocène supérieur : MN9 à MN13 (fig. 47-50)

L'arrivée des Murinae en Europe accentue nettement la différenciation nord-sud, puisque ces derniers semblent arriver et se cantonner au sud de l'Europe. De fait, la richesse familiale des régions du nord devient moins évidente. Toutefois, à l'exception de la Grèce, le nombre de familles qui compose les régions les plus au sud est souvent encore moins élevé que le nombre de familles des régions du nord de l'Europe. On note également toujours une différence nette dans la répartition de la richesse spécifique des régions nord-est de l'Europe (Hongrie, Autriche). Ainsi à l'échelle de l'Europe, la crise vallésienne n'engendre pas de bouleversement majeur de la biogéographie mais semble s'inscrire dans une tendance générale mise en place à partir du Miocène moyen.

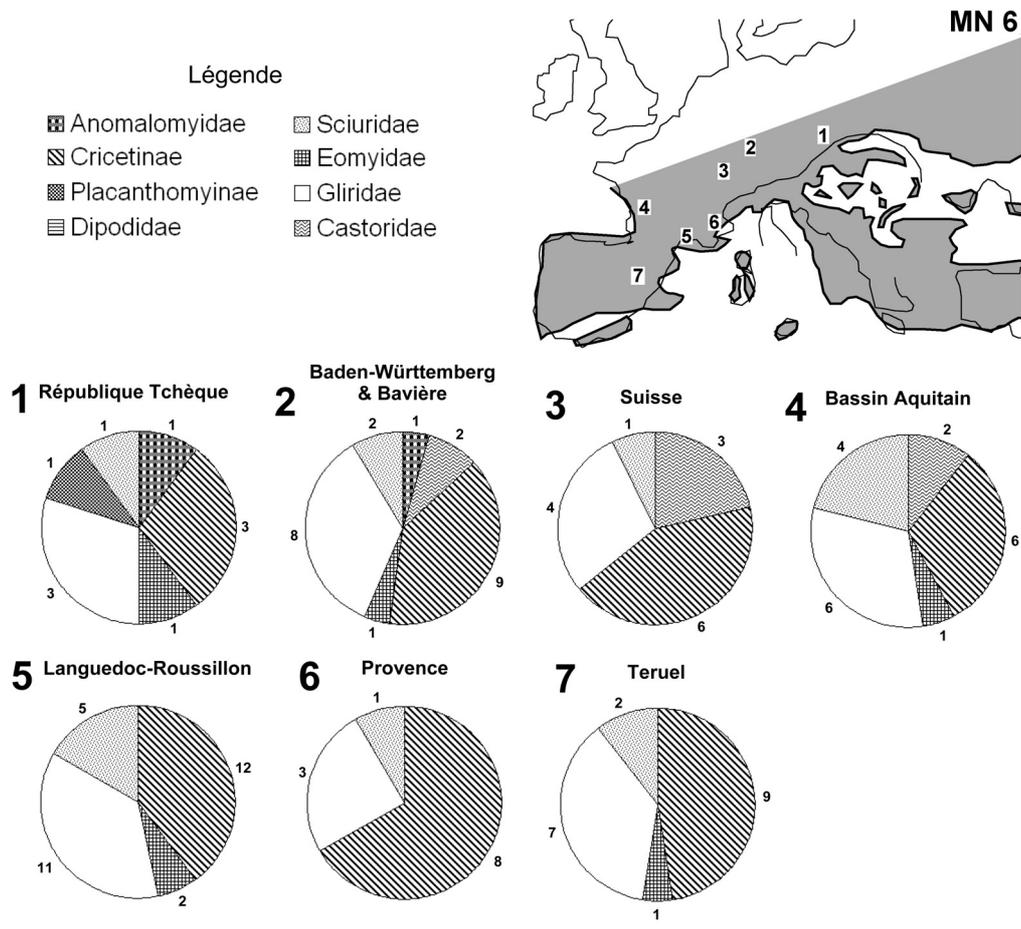


Fig. 45 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 6.

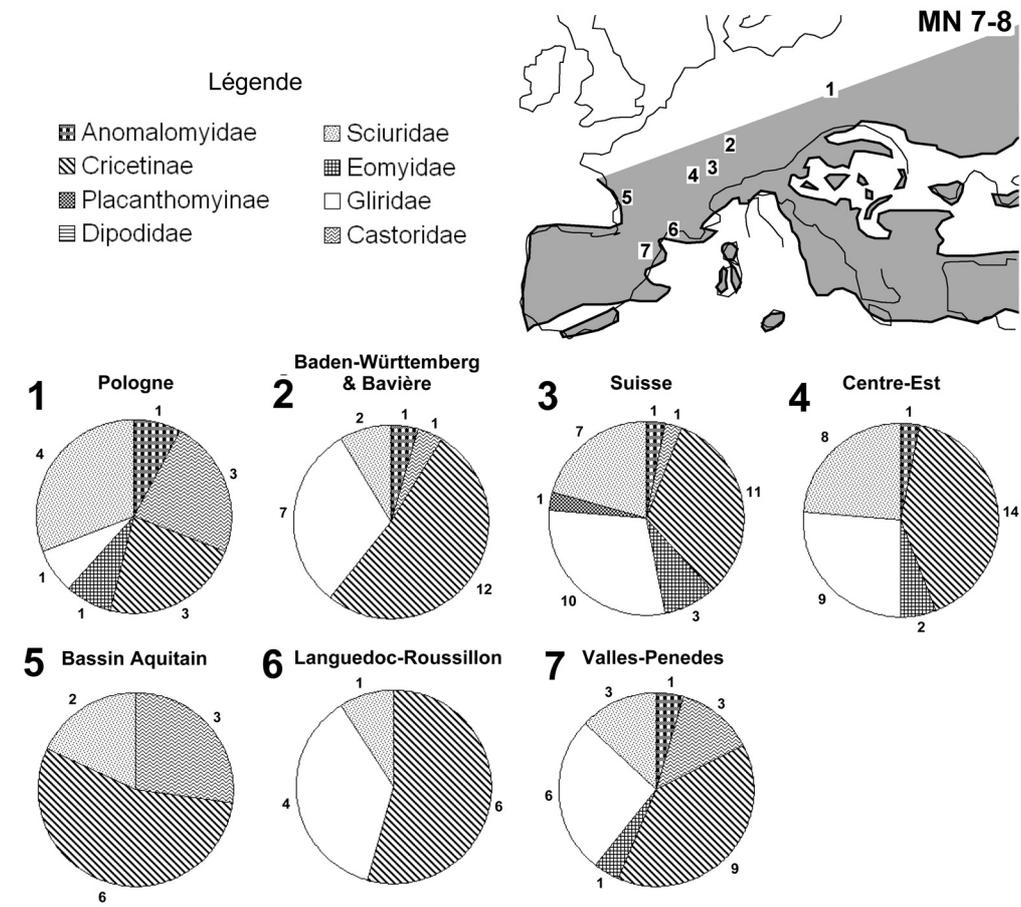


Fig. 46 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 7-8.

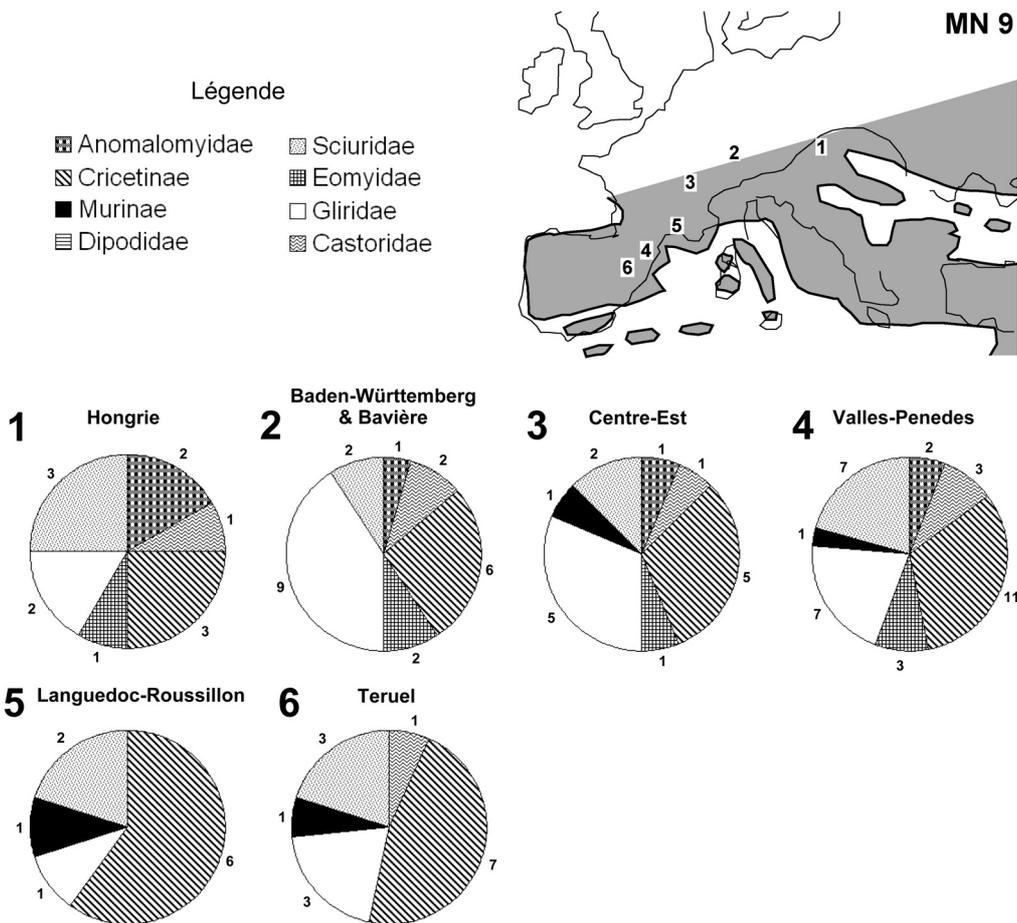


Fig. 47 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 9.

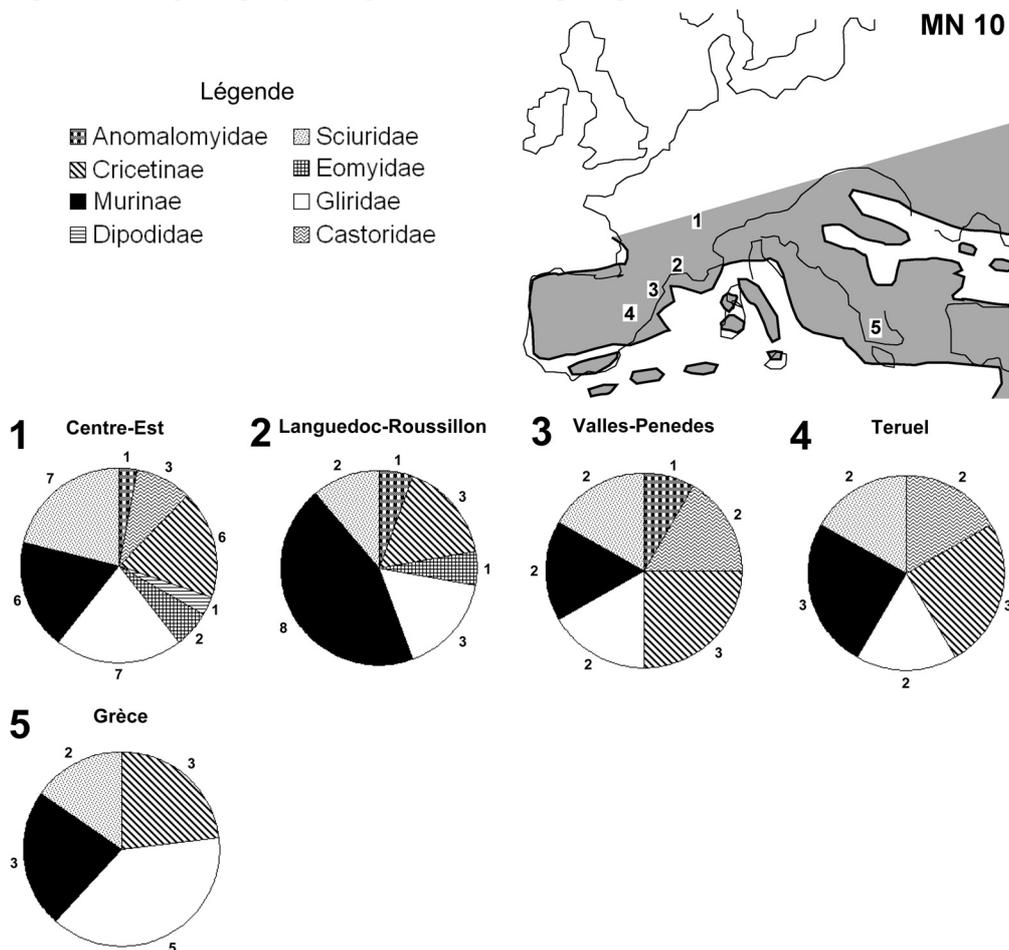


Fig. 48 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 10.

---

Au cours du Miocène supérieur, le nombre d'espèces de Murinae augmente fortement et leur distribution augmente à partir du sud vers le nord (Rheinhessen, MN11). Dans le même temps le nombre d'espèces de Cricetinae baisse, mais de manière homogène, aussi bien dans le sud que dans le nord, bien que les espèces présentes dans ces deux parties de l'Europe ne soient pas les mêmes. Ainsi, cette baisse de la richesse spécifique des Cricetinae ne semble pas dépendante de la présence des Murinae. Les premiers Arvicolinae peuvent être observés dans des régions du Sud de l'Europe à la toute fin Miocène (MN13). Les espèces qui composent les faunes ont une aire de répartition beaucoup plus réduite seules quelques rares espèces sont présentes dans la plupart des régions : *Myoglis meini* (de Bruijn 1966), *Albanensia grimmi* (Black, 1966), *Spermophilinus bredai* (von Meyer 1848) et *Trogotherium minutum* (von Meyer, 1838). La grande majorité des espèces de Murinae sont exclusivement présentes dans le sud, toutefois quelques rares taxons présentent une distribution plus étendue à la fin du Miocène (MN13) : *Apodemus gorafensis* Ruiz *et al.* 1984 et *Occitanomys adroveri* (Thaler, 1966). Cependant, même ces deux taxons ne sont jamais représentés dans les régions les plus au nord-est (Pologne et République tchèque).

#### *Pliocène inférieur : MN14 à MN15 (fig. 51-52)*

La faible proportion de Murinae des régions les plus au nord-est (Pologne, Hongrie) se confirme. Par ailleurs, le nombre de familles des régions nord de l'Europe est maintenant équivalent aux régions Sud. Les Arvicolinae arrivent aussi bien dans le nord que le sud de l'Europe, ils sont toutefois plus diversifiés dans les régions sud. Les Anomalomyidae présentent toujours une distribution réduite, cantonnés au nord et à l'est de l'Europe. Le nombre d'espèces de Cricetinae et de Gliridae tombe rapidement au cours du Pliocène, toutefois leur diversité semble se maintenir un peu plus longtemps dans la région nord-est.

La plupart des taxons ne sont plus jamais présents dans l'ensemble des régions, ils sont soit cantonnés dans la province Ibero-Occitane (Michaux *et al.*, 1997) soit dans le nord. En dehors de cette forte différenciation biogéographique, au sein des provinces sud et nord, les taxons présentent une large distribution latérale. Seules quelques espèces d'Arvicolinae, telles que *Dolomys occitanus* (Thaler 1955)-*D. stehlini* (Kormos, 1931), possèdent de nouveau une répartition couvrant le nord et le sud à partir de la moitié du Pliocène (MN15).

#### Diversité des Gliridae, Cricetinae et Murinae

Les études réalisées sur la diversité au niveau familial sont rares, elles consistent le plus souvent à étudier la répartition de l'abondance à échelle familiale (Aguilar *et al.*, 1999a; Daams *et al.*, 1988; Mein, 1984). L'étude présente propose d'observer la diversité à partir du nombre d'espèces par familles afin de suivre la dynamique des différents groupes de rongeurs et particulièrement des Gliridae, Cricetinae et Murinae. La figure 53 illustre les proportions d'espèces par famille en Europe de l'Oligocène au Pliocène pour 7 régions dont l'enregistrement fossile présente une continuité ainsi que pour l'ensemble de l'Europe.

Les Gliridae forment un groupe très diversifié au Miocène inférieur et moyen, bien plus que dans les faunes récentes. Ainsi une telle richesse spécifique au sein du groupe reste difficile à interpréter. Daams et Van der Meulen (1984) proposent une interprétation paléoenvironnementale de l'Oligocène supérieur et du Miocène d'Espagne, basée sur la comparaison morphologique dentaire des Gliridae actuels et fossiles. Bien que cette étude des Gliridae fossiles fut fondée sur les variations d'abondance du groupe, l'interprétation de ces rongeurs comme indicateur d'humidité et de végétation arborée (ouverte ou non) reste valable pour l'étude de la richesse spécifique. En effet, une forte richesse spécifique au sein d'un groupe peut être directement corrélée à un grand nombre de niches écologiques disponibles suggérant une place prépondérante de la végétation arbustive ou même arborée dans toute l'Europe occidentale. Cette hypothèse semble par ailleurs cohérente avec la hauteur de couronne très faible des dents de Gliridae qui exclut un mode alimentaire trop abrasif.

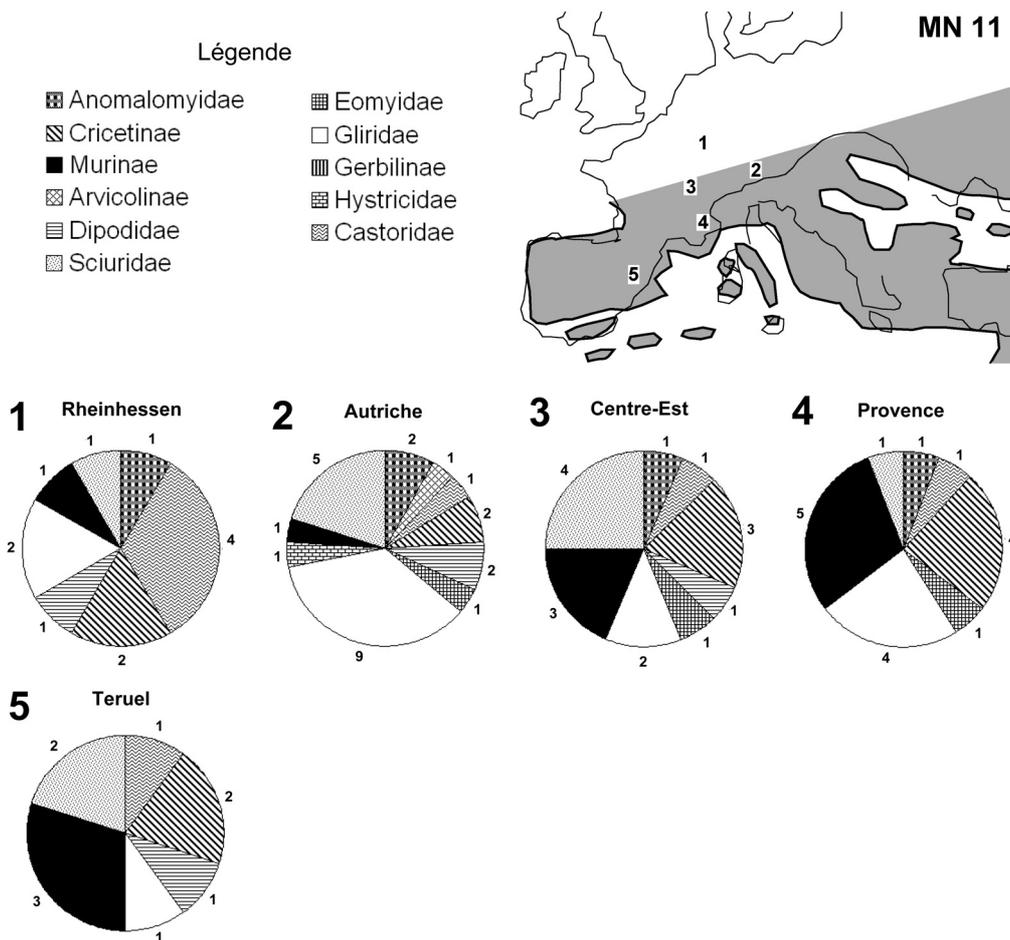


Fig. 49 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 11.

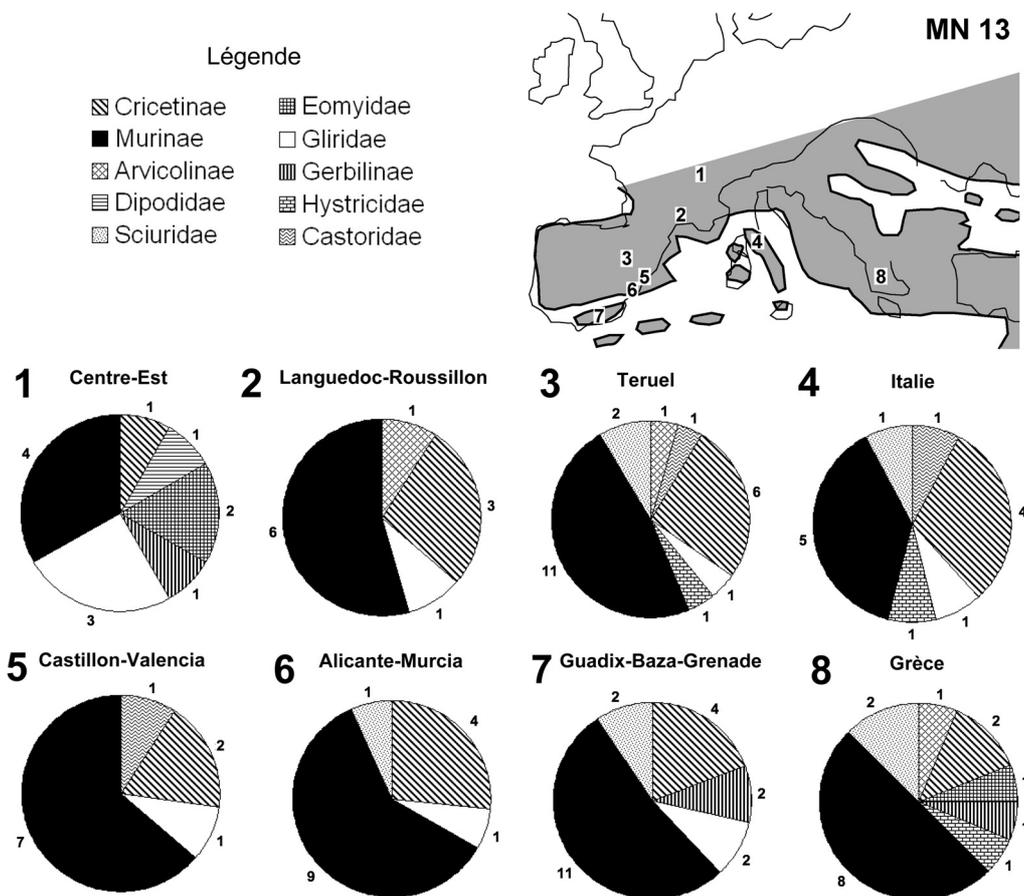


Fig. 50 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 13

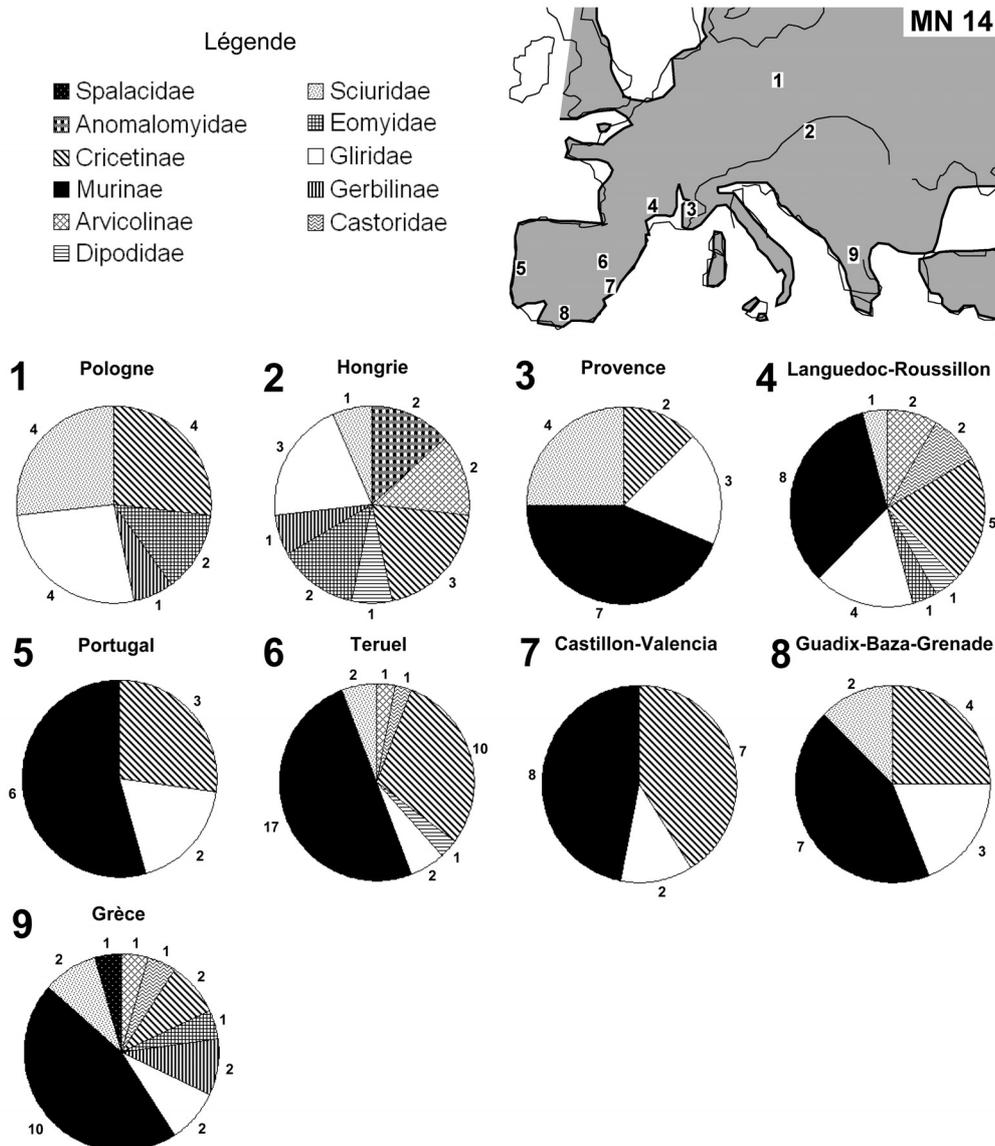


Fig. 51 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 14.

Si les Gliridae restent diversifiés tout au cours du Miocène inférieur et moyen, la famille des Cricetinae voit sa richesse spécifique exploser à la fin du Miocène inférieur et au Miocène moyen. Le passage des Cricetinae de type Oligocène aux nouveaux Cricetinae de type Miocène se réalise durant les biozones MN3 et MN4 par une baisse drastique de la richesse spécifique du groupe puis une ré-augmentation forte liée à l'apparition de nouveaux taxons. Cette baisse suggère une diminution générale de la diversité des Cricetinae incluant leur abondance. Dans ce contexte évolutif des communautés de rongeurs, le "Cricetid Vacuum" (Daams et Freudenthal, 1988; Kálin, 1997, 1999), généralement considéré comme caractéristique de la biozone MN3 semble indiquer une exclusion écologique du groupe sur une courte période, de l'ordre de 2,0 Ma d'après le calage de l'échelle biochronologique continentale de Agustí *et al.* (2001) ou de 2,5 Ma d'après le calage de Sen (1997). Les raisons de cette brusque et courte disparition des Cricetinae en Europe restent difficiles à cerner. D'après Aguilar *et al.* (1999b), la fin de Miocène inférieur dans le sud de la France se caractérise par une augmentation de la couverture arbustive et aucun argument ne permet de soupçonner une variation notable de la température. D'ailleurs même si une baisse de température était intervenue elle pourrait expliquer une baisse de la diversité au sein du groupe, mais ne suffirait pas à expliquer une disparition totale du groupe.

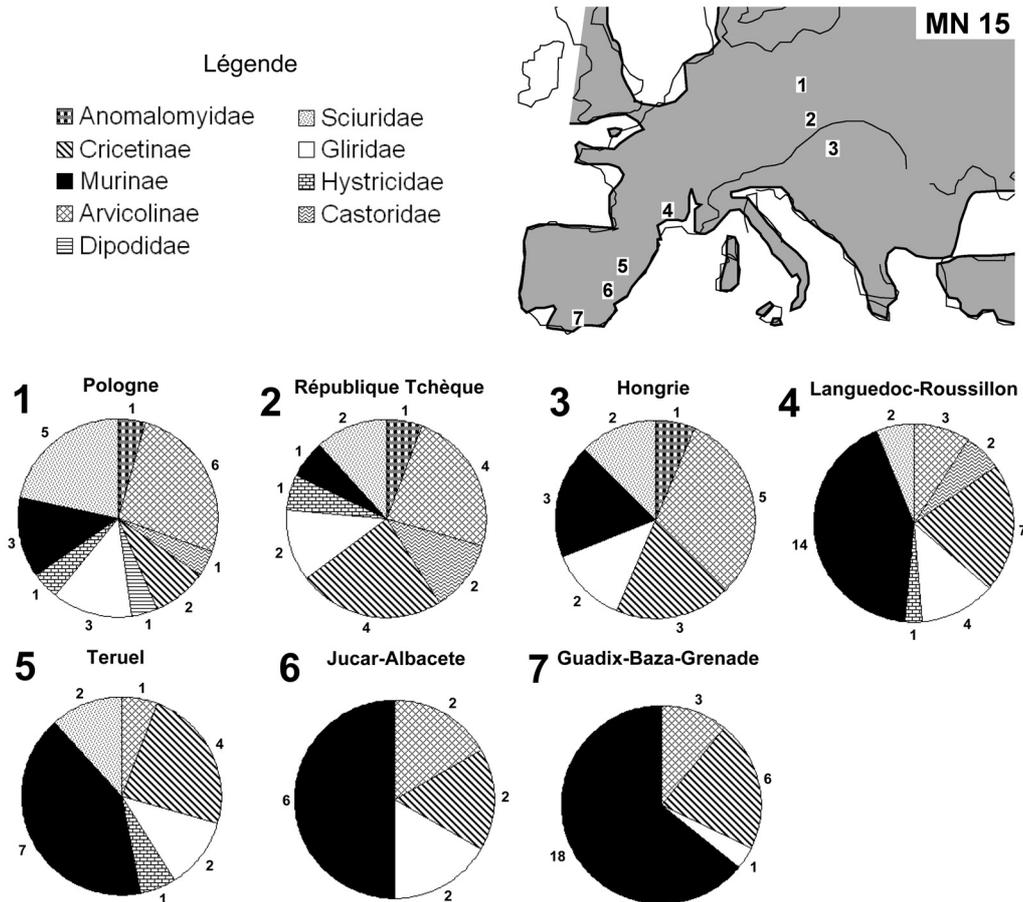


Fig. 52 – Proportions d'espèces par famille pour toutes les régions pour la biozone MN 15.

Par ailleurs, la diversité des Gliridae varie peu pendant la même période, suggérant qu'aucun changement majeur n'intervient sur l'humidité (précipitations) durant cette période (Daams et van der Meulen, 1984). Ainsi deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène. La première consiste à interpréter cette disparition des Cricetinae à la fin du Miocène inférieur comme marquant une courte et faible baisse de température qui ne serait pas suffisante pour affecter l'ensemble des faunes. Cette hypothèse de mise en place d'un découplage de l'évolution des précipitations et des températures serait par ailleurs compatible avec les interprétations climatiques proposées par Daams et Van der Meulen (1984) à partir de l'évolution des assemblages de Gliridae et Eomyidae. On note toutefois qu'aucun changement climatique important n'est connu pour cette période dans l'enregistrement isotopique (Miller *et al.*, 1991a). La deuxième hypothèse qui semble donc plus vraisemblable implique la seule dynamique des faunes à travers le phénomène de migration bien connu entre l'Afrique l'Europe et l'Asie dès la fin du Miocène inférieur (Mein, 1999; van der Made, 1999). Le changement ainsi engendré dans les faunes pourrait provoquer une exclusion écologique du groupe laissant la place libre pour les nouveaux Cricetinae qui arrivent d'Asie dès la fin du Miocène inférieur.

Au Miocène supérieur, les Murinae sont généralement considérés comme les remplaçants des Cricetinae en raison de leur morphologie dentaire proche. Cependant l'interprétation paléoenvironnementale de la diversité des Murinae reste complexe. Les Murinae peuvent être directement associés à l'apparition de milieux ouverts (Michaux *et al.*, 1997), associant ainsi leur morphologie dentaire hypsodonte à un milieu de vie principalement dominé par les plantes herbacées. Mais la corrélation de la richesse spécifique avec la température et les précipitations (Aguilar *et al.*, 1999b) indique également un contrôle climatique plus global. Comme le suggèrent Lindsay et Downs (1998), la disparition progressive des Cricetinae après l'arrivée des Murinae n'indique pas forcément une compétition entre les deux familles. L'évolution différente de la richesse spécifique des Murinae dans

les régions d'Europe occidentale semble confirmer cette hypothèse. En effet, les Murinae n'apparaissent pas de manière synchrone dans le Sud et le Nord de l'Europe, alors que la baisse de richesse spécifique des Cricetinae se fait de façon homogène dans toute l'Europe au cours du Miocène supérieur et du Pliocène.

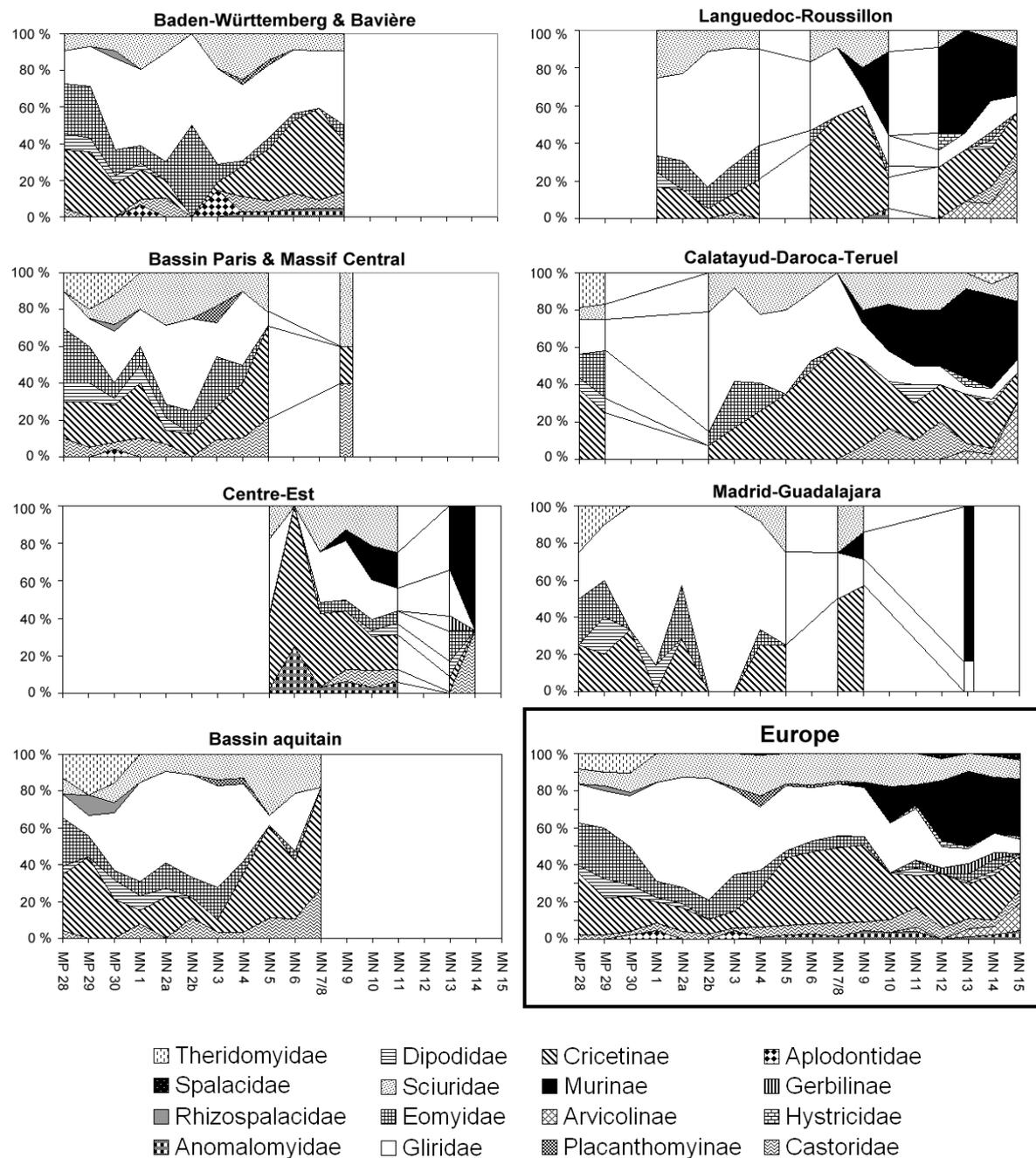


Fig. 53 – Proportion d'espèces par famille par région et pour l'Europe. La succession au cours du Miocène des Gliridae, Cricetinae et Murinae se voit nettement à l'échelle Européenne.

Par contre la baisse brutale de diversité des Gliridae dans le Sud de l'Europe semble bien être corrélée à la présence des Murinae. Là encore, une compétition directe entre les deux groupes ne peut pas être envisagée compte tenu de la différence morphologique entre les deux familles de rongeurs. Si on considère que certains Gliridae sont forcément associés à une formation végétale arbustive (Daams *et al.*, 1988), la diminution du nombre d'espèces, par opposition aux Murinae, indiquerait une diminution du nombre de niches écologiques disponibles et donc un recul des formations arbustives par rapport à des milieux strictement ouverts et herbacés. Dans ce contexte, la disparition progressive des Cricetinae dont la morphologie dentaire devient de plus en plus hypsodonte au cours du temps (Mein, 1965,

1975) apparaît comme indépendante de ce changement environnemental et donc indépendante de la présence des Murinae. Seule, la température, fortement corrélée avec la richesse spécifique des Cricetinae permet d'expliquer la diminution de richesse spécifique au sein de la famille.

L'étude du bassin de Calatayud-Daroca-Teruel et du Languedoc-Roussillon à partir des abondances (Daams *et al.*, 1988; Aguilar *et al.*, 1999a), peut être directement comparée avec l'étude de la richesse spécifique dans ces deux mêmes régions. En effet, bien que l'étude présente se fasse à l'échelle des biozones, plusieurs observations communes peuvent être faites. Ainsi, le pic d'Eomyidae visible dans le bassin de Calatayud-Daroca-Teruel sur les abondances au début de Miocène moyen est également visible avec la richesse spécifique en MN3. Le maximum d'abondance des Cricetinae dans les faunes du Languedoc-Roussillon, se situe (en MN7-8, MN9) juste avant l'arrivée de Murinae, ce qui est également le cas pour la richesse spécifique. L'abondance et la richesse spécifique montrent également toutes deux, des fluctuations plus importantes de la diversité des Sciuridae dans le bassin de Calatayud-Daroca-Teruel. De la même manière, pour la région Centre-Est, les résultats obtenus avec la richesse spécifique sont très proches de l'analyse quantitative des abondances (Mein, 1984).

Dans l'ensemble, l'abondance et la richesse spécifiques montrent les mêmes tendances dans la composition des faunes, aux mêmes moments. La prédominance des Gliridae, des Cricetinae et des Murinae, respectivement au Miocène inférieur, moyen et supérieur est visible aussi bien avec l'abondance qu'avec la richesse spécifique. Toutefois, ce phénomène "d'exclusivité" d'une famille dans la composition faunique est accentué avec les abondances où une famille dépasse souvent à elle seule plus de 70% des effectifs au sein d'un gisement. L'étude de la richesse spécifique par famille donne donc des informations sur la diversité des faunes très proches de ce qui est observable avec les abondances. Toutefois, la richesse spécifique permet de mieux visualiser la participation de certaines familles peu abondantes au sein des faunes (Dipodidae, Castoridae, Hystricidae, Anomalomyidae). Ainsi la comparaison des 7 régions dans cette étude permet de constater que le phénomène d'exclusivité d'une famille sur la communauté faunique est accentué dans les régions du sud à la faveur d'une richesse spécifique également moindre.

### **Evolution temporelle**

Comme le montre la figure 53, la sélection de certaines régions permet de suivre l'évolution de la biodiversité à travers ses richesses spécifique et familiale. Partant de la même compilation des 651 gisements européens, 7 régions ont été sélectionnées en raison de la continuité de l'enregistrement fossile au cours du temps : le sud de l'Allemagne incluant la Bavière et le Baden-Württemberg ; le Massif Central & le Bassin parisien (traités ensemble en raison de leur proximité géographique et de la ressemblance des faunes) ; le Centre-Est de la France (la région de Lyon) ; le Bassin aquitain ; le Languedoc-Roussillon ; la région Calatayud-Daroca-Teruel, la région de Madrid. Bien que ces régions ne couvrent pas la totalité de l'Europe, elles donnent une idée assez claire et synthétique de la situation entre les différentes régions, particulièrement selon un transect Nord-Est/Sud-Ouest.

### Estimation de la biodiversité

Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène. La biodiversité a été traitée de quatre manières différentes afin de mettre en évidence les changements qui affectent les communautés au cours du Miocène. L'abondance des faunes est un aspect de la diversité qui n'est pas traité dans cette étude en raison de la difficulté d'estimer ce paramètre dans le domaine fossile (Buzas *et al.*, 1982; Damuth, 1982; Buzas et Culver, 1999). Afin de comparer l'évolution particulière de ces 7 régions avec l'évolution générale de la biodiversité en Europe, le même traitement des données a également été réalisé à l'échelle européenne

afin d'obtenir une tendance générale de l'évolution de la biodiversité à partir de la liste faunique européenne pour chaque biozone.

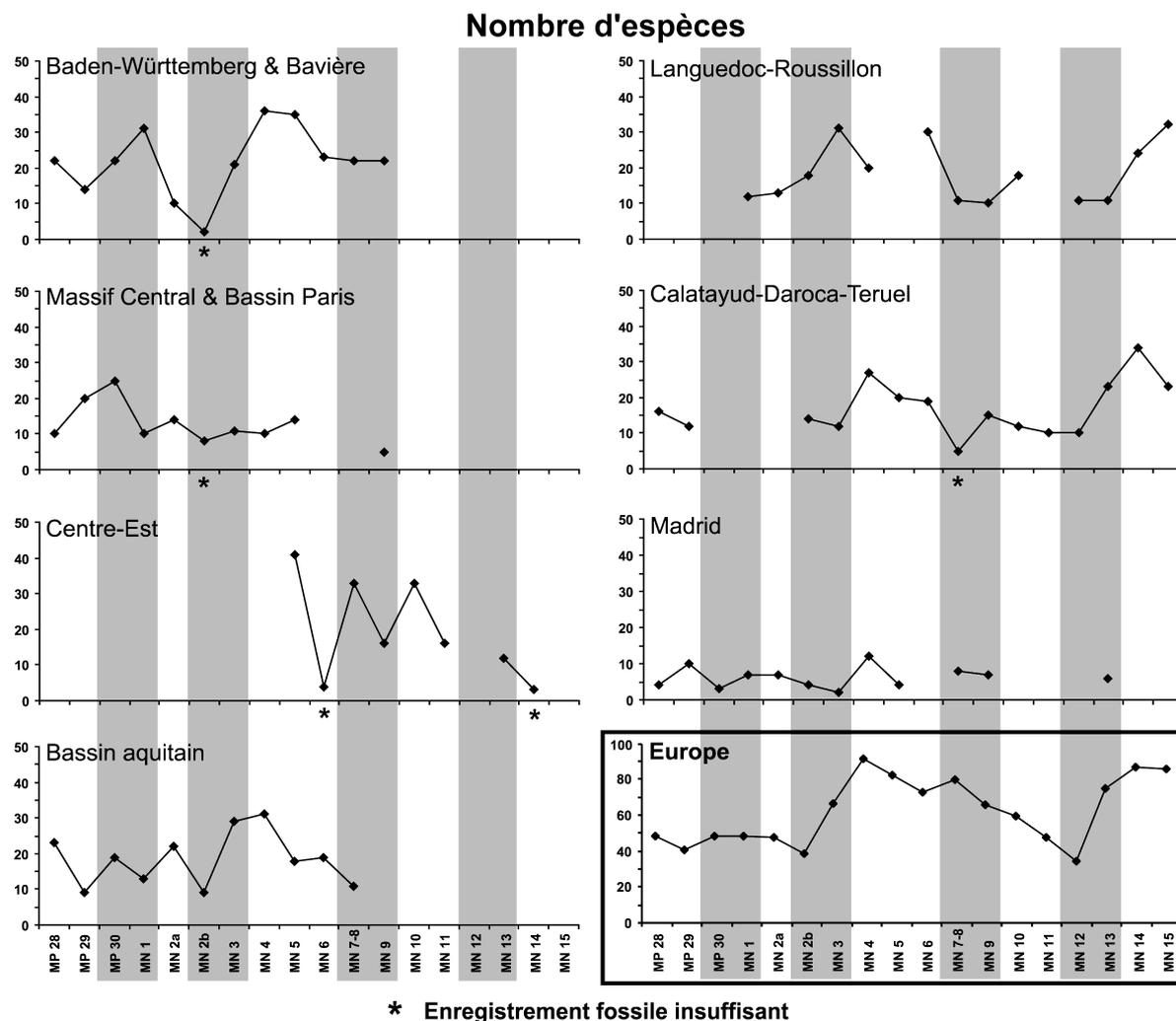


Fig. 54 – Richesse spécifique. Nombre d'espèces de rongeurs par région et pour l'Europe de MP 28 à MN 15. Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène.

#### *Richesse spécifique*

La figure 54 illustre le nombre total d'espèces trouvées dans une même région (ou pour l'Europe) pour une unité de temps donnée. Pour chaque région tous les gisements sont pris en compte (karstique ou non-karstique) afin d'obtenir une liste faunique synthétique d'où la richesse spécifique est issue.

#### *Richesse familiale*

La figure 55 illustre le nombre total de familles trouvées dans une même région (ou pour l'Europe) pour une unité de temps donnée. Dans ce cas la présence d'une seule espèce au sein d'une région suffit à indiquer la présence d'une famille. De fait, la richesse familiale est un paramètre peu affecté par l'effort d'échantillonnage.

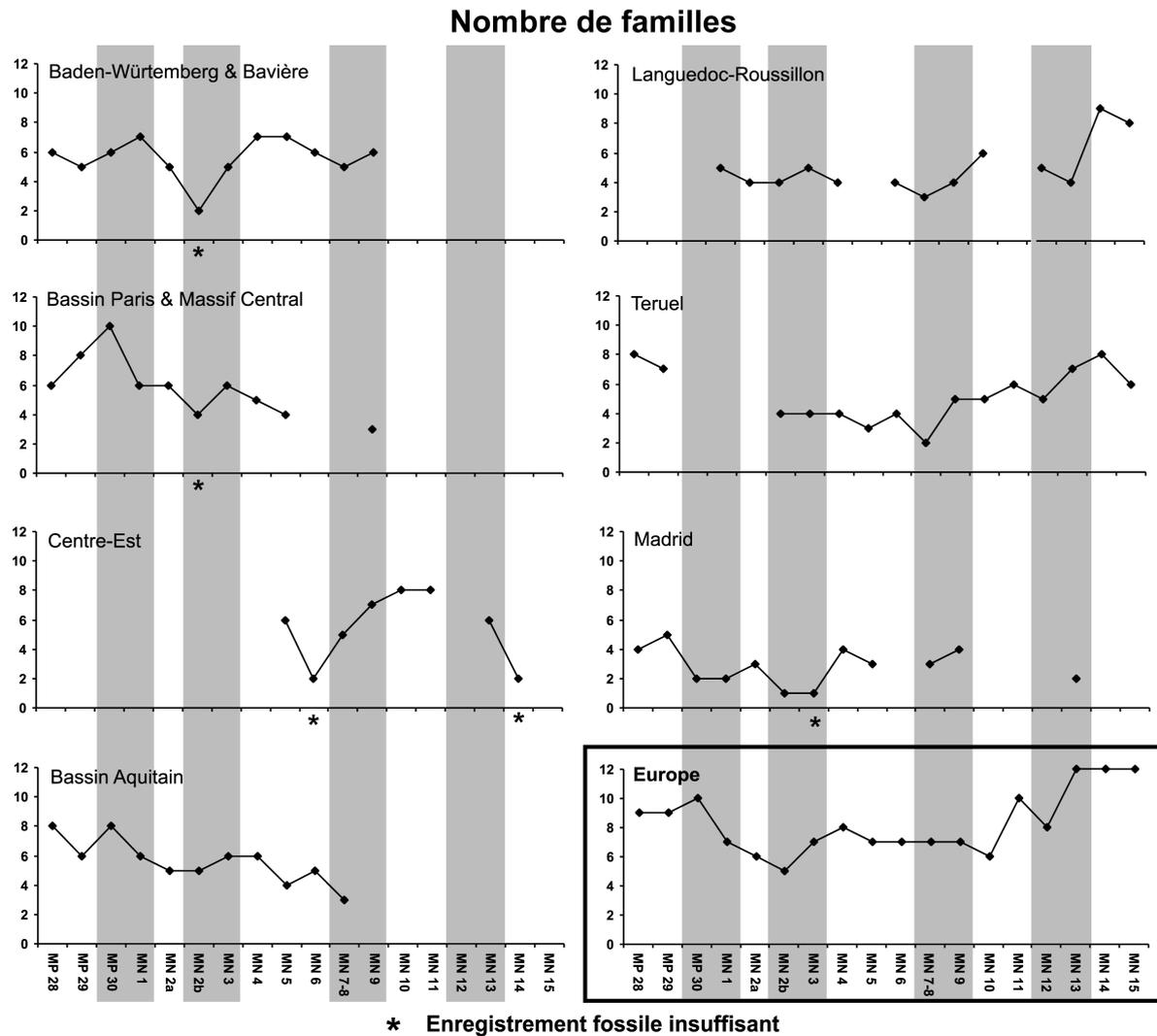


Fig. 55 – Richesse familiale. Nombre de familles de rongeurs par région et pour l'Europe de MP 28 à MN 15. Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène.

#### Indice de diversité de Shannon

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \ln(p_i)$$

Avec  $H'$  : l'indice de Shannon

$i$  : nombre de familles

$p_i$  : la proportion d'espèces de la famille  $i$  par rapport au nombre d'espèces total

$n$  : nombre total de familles

La distribution de la richesse spécifique correspond au nombre total d'espèces trouvées dans une même région (ou pour l'Europe) pour chaque famille, elle est illustrée à l'aide de l'indice de Shannon (fig. 56). L'indice de diversité de Shannon (Krebs, 1985 *in* Magurran, 1988) est un indice de diversité général qui rend compte de la distribution de la richesse spécifique au niveau familial. Ainsi, pour un nombre de famille donné, l'indice sera d'autant plus élevé que la richesse spécifique et familiale seront toutes deux élevées.

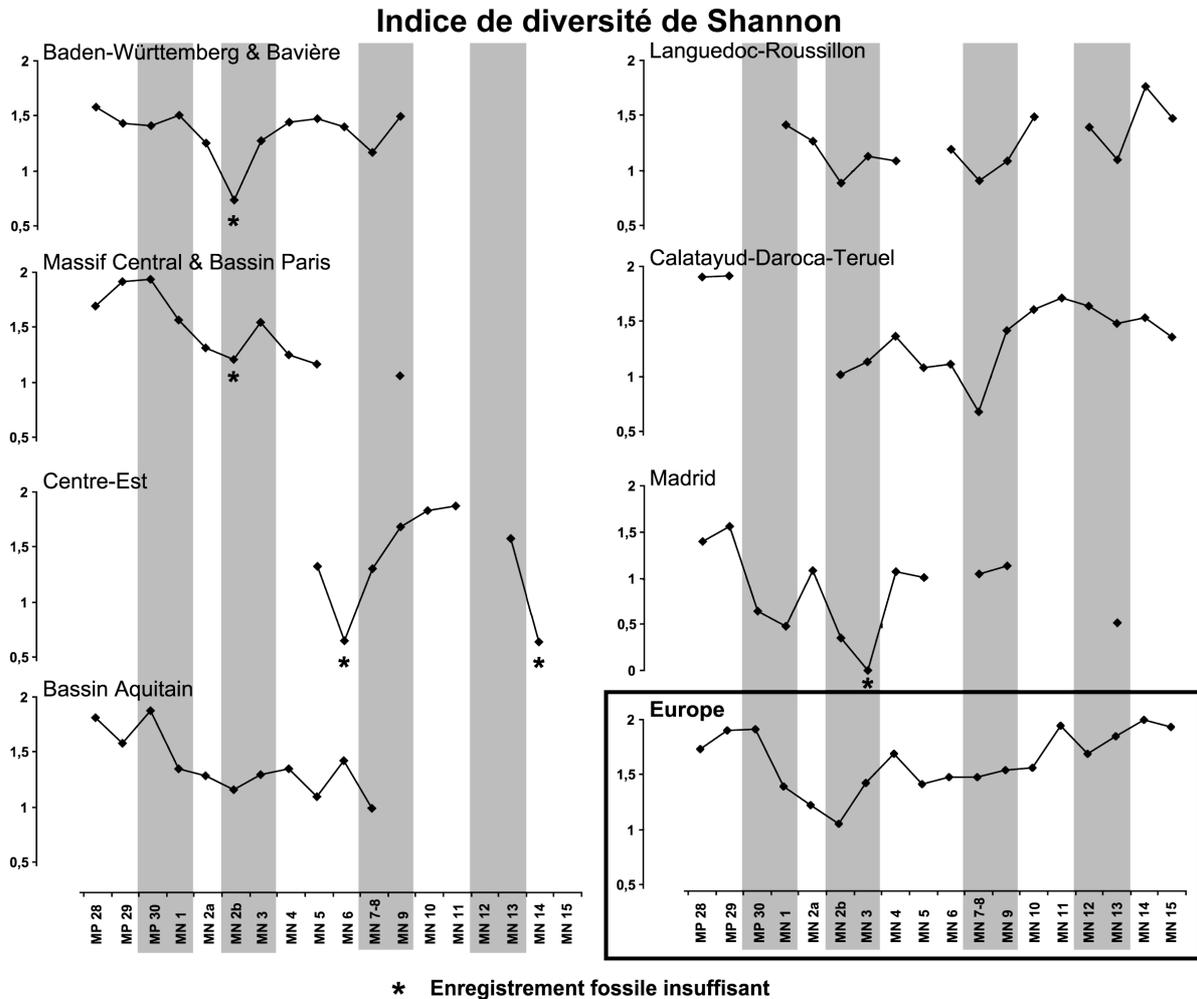


Fig. 56 – Indice de diversité de Shannon calculé à partir du nombre d'espèces de rongeurs par famille. L'indice est illustré par région et pour l'Europe de MP 28 à MN 15. Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène.

#### Renouvellements fauniques

$$Ta = \frac{Na}{(Nt \times dt)} \quad Td = \frac{Nd}{(Nt \times dt)} \quad Tr = \frac{(Ta + Td)}{2}$$

Avec :  $Ta$  : le taux d'apparitions

$Td$  : le taux de disparitions

$Tr$  : le taux de renouvellement total (Turnover)

$Na$  : le nombre d'espèces apparues à une biozone par comparaison à la biozone qui précède

$Nd$  : le nombre d'espèces disparues à une biozone par comparaison à la biozone qui précède

$Nt$  : le nombre d'espèces présentes à la biozone considérée

$dt$  : le temps (en Ma) qui sépare le milieu de la biozone considérée et celui de la précédente

Les renouvellements fauniques prennent en compte le nombre d'espèces à une biozone ainsi que le nombre d'espèces à la biozone précédente. De fait les taux de renouvellement faunique ne peuvent être suivis que pour des régions où l'enregistrement fossile est continu au cours d'une période de temps suffisante.

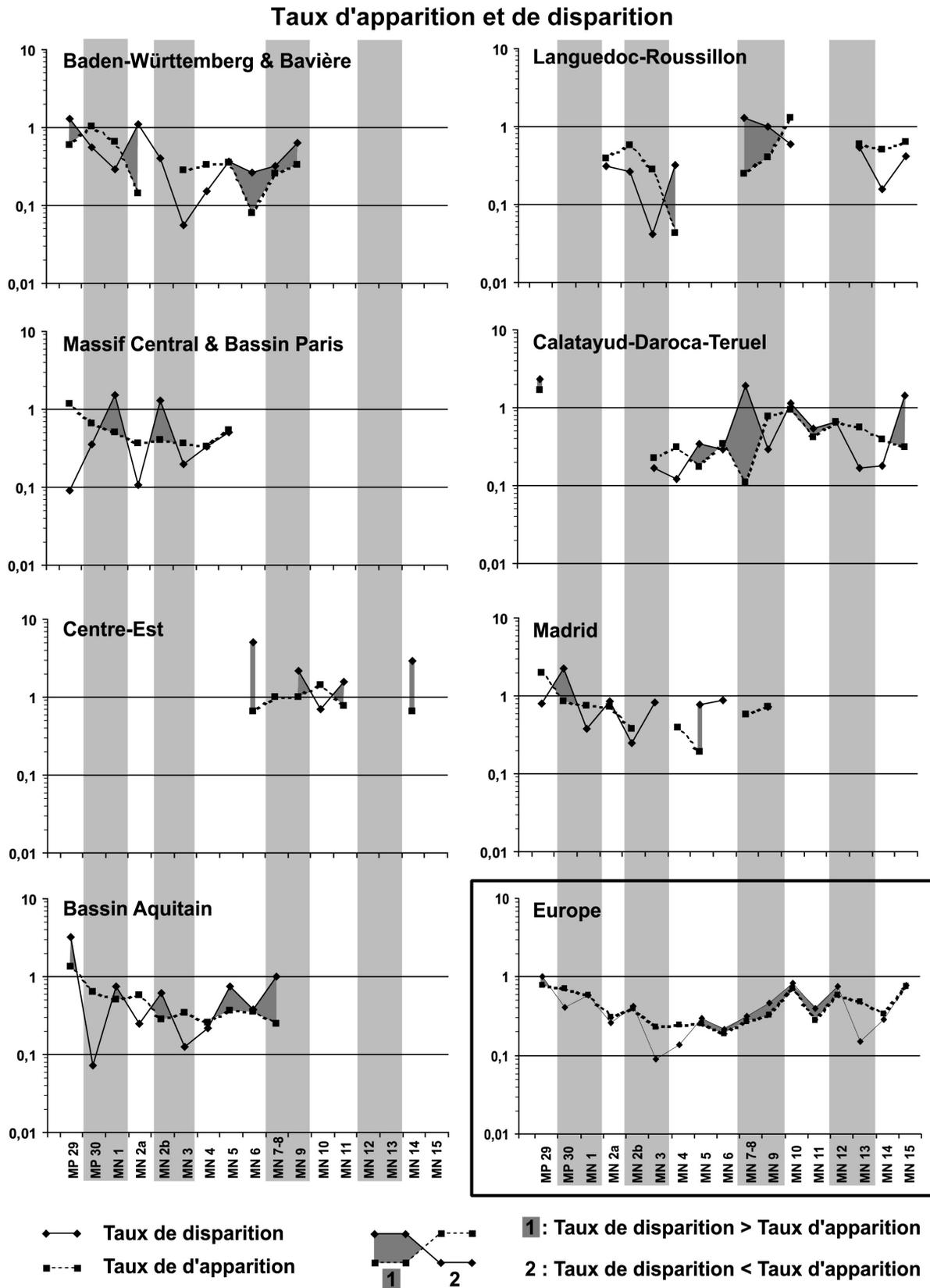


Fig. 57 – Taux d'apparition et de disparition calculé à partir des listes de rongeurs par région et pour l'Europe de MP 28 à MN 15. La différence entre ces deux taux (en gris foncé lorsqu'il est négatif sur la figure) correspond au bilan faunique (Legendre, 1987). Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène.

#### Taux d'apparition et de disparition

La figure 57 présente ces taux de disparition et d'apparition pour chaque biozone, pour les 7 régions (et pour l'Europe). La différence entre les deux taux est présentée graphiquement et correspond au

bilan (Legendre, 1987). Lorsque le taux de disparition dépasse le taux d'apparition d'espèces, la richesse spécifique baisse. À l'inverse lorsque le taux d'apparition est supérieur, la richesse spécifique augmente.

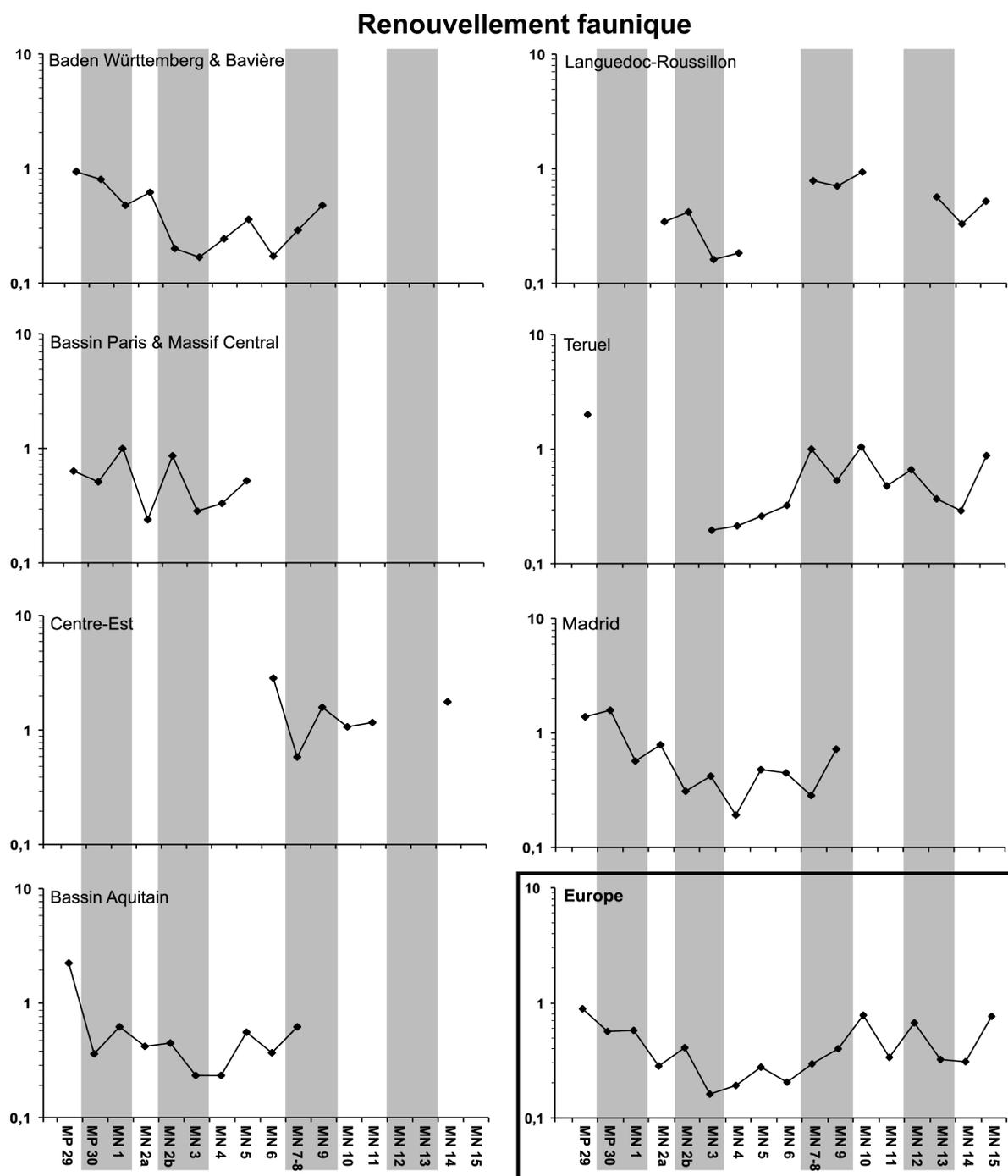


Fig. 58 – Taux de renouvellement faunique total (turnover) calculé à partir des listes de rongeurs par région et pour l'Europe de MP 28 à MN 15. Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène.

#### Taux de renouvellement total

La figure 58 présente le taux de renouvellement faunique total (turnover) correspondant à la moyenne du taux de disparition et du taux d'apparition (Legendre, 1987; Fortelius *et al.*, 1996b). Ce taux est une quantification du changement à l'intérieur de la communauté faunique, indépendamment du sens d'évolution de la biodiversité (baisse ou augmentation).

Note : dans le cas de l'estimation de  $dt$  l'imprécision sur le calcul des taux est d'autant plus importante que les deux biozones considérées sont grandes. Ainsi, l'interprétation des taux devra être prudente pour les biozones MN3, MN4 et MN5 qui présentent une durée estimée supérieure aux autres biozones durant le Néogène.

#### Evolution des richesses spécifique et familiale

4 périodes charnières de changement sont ainsi repérées dans l'évolution de la biodiversité au cours du Néogène en Europe. Les fluctuations de la diversité sont ici discutées en fonction du contexte paléobiogéographique présenté précédemment.

##### *La limite Oligocène-Miocène (MP30-MN1)*

Sur l'ensemble de l'Europe, la baisse de la richesse familiale marque le passage du Paléogène au Néogène. Cette baisse intervenant dans un contexte de relative homogénéité des faunes à l'échelle du continent, alors que la richesse spécifique ne semble pas affectée, indique une réorganisation importante des communautés fauniques existantes dans leur organisation et leur répartition spatiale.

Au niveau régional, cette transition est surtout visible avec l'indice de Shannon, confirmant ainsi que les changements observés résultent avant tout d'un changement généralisé dans l'organisation des communautés, à travers la répartition de la richesse spécifique dans les familles. La comparaison des richesses spécifiques et familiales permet également d'observer une diversité moindre dans la région la plus au sud (Madrid et Calatayud-Teruel-Daroca).

##### *Miocène inférieur (MN2b-MN3)*

La baisse de diversité familiale commencée au début du Miocène continue durant le Miocène inférieur à l'échelle de l'Europe. Durant la biozone MN2b, l'indice de Shannon atteint un minimum pour le Néogène du à la prédominance des Gliridae sur la faune de rongeurs (60% des espèces européennes sont des Gliridae). Cependant, la tendance observée au début du Miocène inférieur ne se poursuit pas pendant tout le Miocène inférieur. A la fin du Miocène inférieur, une rapide augmentation des richesses spécifique et familiale intervient. Les taux de renouvellement faunique montrent d'ailleurs que cette augmentation est plus due à une baisse du taux de disparition qu'à une augmentation du taux d'apparition. Cette augmentation perdure durant le Miocène moyen où l'explosion de la richesse spécifique peut alors être liée à un début de différenciation géographique des faunes en regard du contexte paléobiogéographique. Dans ce contexte, MN3 présente déjà des richesses spécifique et familiale équivalentes à ce qui est observable au Miocène moyen. Ainsi, les communautés fauniques à la fin du Miocène inférieur présente déjà des caractéristiques des nouvelles communautés fauniques qui vont s'installer en Europe au cours du Miocène moyen.

La comparaison entre les 7 régions confirme que les événements observés au niveau européen résultent d'une tendance générale visible dans chaque région. Le bilan faunique (apparitions – disparitions) permet toutefois de mettre en évidence un “non-synchronisme” des variations de richesse spécifique à partir du Miocène moyen. Ainsi l'évolution générale de la biodiversité dans chaque région et à l'échelle continentale cache des particularités régionales qui apparaissent après une baisse brutale de l'indice de Shannon.

Dans ce contexte, on observe également à partir du Miocène moyen, la mise en place d'un gradient de diversité nord-sud, visible à partir des richesses spécifique, familiale et de l'indice de Shannon. Les faunes du bassin de Madrid présentent en particulier une richesse spécifique très faible alors qu'on observe une forte augmentation dans l'ensemble de l'Europe. Bien que les faunes très riches soient plus rares dans la péninsule ibérique que dans les régions plus au nord, le grand nombre de localités disponibles tant spatialement que temporellement reflète un effort d'échantillonnage important qui fournit un enregistrement fossile complet et permet d'écarter des problèmes liés à la taphonomie (Alba *et al.*, 2001). On note toutefois que la mise en place de ce gradient n'est pas générale puisque les

---

régions du Massif Central et du Bassin parisien montrent une baisse de la richesse spécifique dès le Miocène inférieur suggérant que des conditions environnementales propres à ces régions peuvent également influencer sur la répartition de la richesse spécifique.

#### *La limite Miocène moyen-supérieur (MN7/8-MN9)*

A l'échelle européenne, le passage du Miocène moyen au Miocène supérieur présente un nouveau bouleversement dans les faunes avec une ré-augmentation des taux de renouvellement faunique qui se traduit par une baisse de la richesse spécifique. Cet événement est connu sous le nom de crise vallésienne (Agustí, 1989 ; Moyà-Solà et Agustí, 1989 ; Agustí *et al.*, 1999 ; Morales *et al.*, 1999) et peut s'observer dans toutes les régions d'Europe occidentale. Contrairement à ce qui est observé à la limite Oligo-Miocène et à la fin du Miocène inférieur, la richesse familiale ne montre pas de variation notable et l'indice de Shannon indique une relative stabilité de la diversité. La baisse de la richesse spécifique est d'autant plus importante qu'elle intervient dans un contexte où les affinités fauniques européennes indiquent que la différenciation biogéographique engendrée durant le Miocène moyen se poursuit.

L'augmentation de la richesse familiale et la baisse de la richesse spécifique observée à l'échelle de l'Europe sont moins évidentes au niveau de chaque région, confirmant ainsi une régionalisation de la réaction des faunes. Par ailleurs, le gradient de diversité existant au Miocène moyen se maintient au début du Miocène supérieur. Les deux régions qui présentent un enregistrement pour le Miocène supérieur (Languedoc-Roussillon et Calatayud-Teruel-Daroca) indiquent que l'augmentation des taux de renouvellement observés à l'échelle européenne résultent d'un bouleversement général des faunes, sensible au niveau de chaque région.

#### *La fin du Miocène (MN12-MN13)*

En Europe, malgré une ré-augmentation de la richesse familiale, la richesse spécifique continue à baisser durant le Miocène supérieur dans un contexte où les affinités des faunes continuent à baisser jusqu'à atteindre une forte hétérogénéité au niveau européen à la biozone MN12 (le cas particulier très bas de richesse spécifique en MN12 pouvant être du à une moins bonne représentation des gisements sur cette période). Toutefois cette tendance s'inverse à la fin du Miocène (MN13) avec une augmentation brutale des richesses spécifique et familiale. Ainsi, comme pour MN3 à la fin du Miocène inférieur, la fin du Miocène (MN13) présente déjà des richesses spécifique et familiale qui préfigurent ce qui est observable au Pliocène.

Les deux régions qui possèdent un enregistrement fiable à la fin du Miocène supérieur illustrent de nouveau une évolution commune de la diversité à l'échelle européenne et régionale qui peut être associée à un fort indice de Shannon (équivalent à celui de l'Oligocène supérieur). Ainsi, à travers les événements de la fin de l'Oligocène, du Miocène inférieur et de la fin du Miocène supérieur, l'indice de Shannon apparaît comme un indicateur de la stabilité des faunes à l'échelle régionale.

#### *Discussion*

Dans l'ensemble, à l'échelle européenne, l'évolution des richesses spécifique et familiale des rongeurs concorde avec les observations faites sur les grands mammifères dans des études précédentes (Fortelius *et al.*, 1996a, 1996b, 1996c). Ainsi cette tendance évolutive de la biodiversité semble correspondre à un phénomène général en Europe, touchant aussi bien les grands que les petits mammifères et affectant toutes les régions. Notamment, la baisse de richesse spécifique et l'augmentation de richesse familiale à partir du Miocène supérieur interviennent alors que les études sur les affinités fauniques à partir des petits (Fortelius *et al.*, 1996a; Maridet *et al.*, manuscrit) et des grands mammifères (Fortelius *et al.*, 1996b, 1996c) indiquent une baisse des affinités fauniques entre régions. Ainsi ce bouleversement de la biodiversité au Miocène supérieur peut être associé, dans les deux études, à un changement important dans la distribution des faunes. Ce changement est d'autant

plus brutal qu'il intervient après un période de relative stabilité des richesses spécifique et familiale au Miocène moyen. Cependant l'étude à une échelle régionale permet de mettre en évidence des réactions plus localisées des faunes, non visibles à l'échelle européenne. En particulier, la relative stabilité de la richesse spécifique au Miocène moyen, à l'échelle européenne, ne se vérifie pas forcément à l'échelle régionale. C'est le cas de certaines régions (Bassin aquitain, Languedoc-Roussillon et Calatayud-Daroca-Teruel) qui montrent une baisse progressive de la richesse spécifique depuis le début de Miocène moyen. Cette baisse de la richesse spécifique a par ailleurs déjà été observée dans le Bassin de Calatayud-Daroca-Teruel (Daams *et al.*, 1999) où elle est interprétée comme la résultante d'une baisse puis d'une ré-augmentation de l'humidité.

De la même manière que pour les richesses spécifique et familiale, l'évolution des taux de renouvellements fauniques calculés sur les faunes de rongeurs pour le Miocène concorde avec les études précédentes (Fortelius *et al.*, 1996a, 1996b, 1996c). A plus petite échelle, l'étude des taux de disparition des faunes de rongeurs à partir de la durée chronologique des genres péri-méditerranéens, de l'Espagne au centre de la France, montrent deux périodes de disparition forte vers -11,5 à -11,0 Ma (début du Miocène supérieur) et vers -4,2 à -3,8 Ma (début du Pliocène) (Jaeger et Hartenberger, 1989). Ces deux observations sont concordantes avec les augmentations du taux de disparition et du taux de renouvellement global visibles dans toutes les régions ainsi qu'à échelle européenne (MN7-MN10 et MN15). Toutefois l'étude des courbes de survie des faunes de rongeurs en polycohortes réalisée par Jaeger et Hartenberger (1989) indique également trois autres périodes de disparitions plus modérées au début du Miocène moyen (vers -16,5 à -15,7 Ma), au début du Miocène supérieur (vers -10,5 à -9,7 Ma) et au tout début du Pliocène (vers -5 Ma). Ces trois périodes de disparition décrites à partir des faunes péri-méditerranéennes ne correspondent pas à ce qui est observable au niveau européen. Le choix d'études des polycohortes au niveau générique et non spécifique, par Jaeger et Hartenberger (1989) peut être une explication aux différences observées.

L'étude réalisée dans le cadre de cette thèse diffère de ces études précédentes par la résolution spatiale régionale, toutefois les évolutions du taux de renouvellement (apparition, disparition et renouvellement total) suivent les tendances repérées au niveau continental ou provincial. Outre ce point commun, on observe aussi des différences régionales. D'abord les taux de renouvellement total des faunes dans les régions sont souvent plus forts qu'à l'échelle européenne. Ensuite, la différence entre taux de disparition et taux d'apparition (soit le bilan faunique) est beaucoup plus forte au niveau régional, impliquant des variations de richesses spécifiques plus brutales. Cette différence s'explique par l'intégration de deux échelles d'étude différentes (régionale et continentale), en effet les phénomènes de moindre ampleur visibles au niveau régional sont masqué à une résolution spatiale plus faible. A l'échelle continentale, seuls les événements climatiques importants affectent la biodiversité donnant ainsi un signal plus stable.

Les taux observés au niveau régional sont donc à la fois dépendants de ces mêmes variations climatiques mais également de contraintes environnementales locales. Or, on observe également un "non-synchronisme" des variations des taux de disparition et d'apparition des faunes d'une région à l'autre. Ces différences peuvent avoir pour cause un registre fossile incomplet ou mal connu. Cependant, la compilation de toutes les faunes d'une région pour constituer une liste commune permet d'écarter ce problème taphonomique, dans la plupart des cas. Un tel "non synchronisme" implique donc que les changements se font en partie par des changements de la répartition des espèces entre régions.

n = 17	HET	SP	FAM	SHAN	TURN	DISP
SP	-0,01 p=0,986 R <sup>2</sup> =0,000					
FAM	-0,323 p=0,206 R <sup>2</sup> =0,104	0,255 p=0,322 R <sup>2</sup> =0,065				
SHANNON	-0,425 p=0,089 R <sup>2</sup> =0,181	0,159 p=0,542 R <sup>2</sup> =0,025	0,889 p=0,000 R <sup>2</sup> =0,791			
TURN	-0,295 p=0,250 R <sup>2</sup> =0,087	-0,566 p=0,018 R <sup>2</sup> =0,321	0,076 p=0,770 R <sup>2</sup> =0,006	0,274 p=0,286 R <sup>2</sup> =0,076		
DISP	-0,320 p=0,211 R <sup>2</sup> =0,102	-0,576 p=0,016 R <sup>2</sup> =0,331	-0,049 p=0,852 R <sup>2</sup> =0,002	0,195 p=0,451 R <sup>2</sup> =0,038	0,966 p=0,000 R <sup>2</sup> =0,933	
APP	-0,233 p=0,368 R <sup>2</sup> =0,054	-0,498 p=0,042 R <sup>2</sup> =0,248	0,232 p=0,370 R <sup>2</sup> =0,054	0,349 p=0,169 R <sup>2</sup> =0,123	0,943 p=0,000 R <sup>2</sup> =0,889	0,826 p=0,000 R <sup>2</sup> =0,682

test significatif : p<0,05

test hautement significatif : p<0,01

valeur du CHI-2

risque d'erreur  $\alpha$

coefficient de détermination

Tab. 81 – Tableau de corrélation entre la richesse spécifique, la richesse familiale, l'indice de Shannon, le taux de renouvellement faunique, les taux de disparition et apparition et de l'indice d'hétérogénéité des faunes pour l'Europe. La valeur du test du CHI-2, l'erreur associée et le coefficient de détermination sont donnés pour chaque couple de paramètres. HET : indice de similarité moyen pour l'Europe, indice d'hétérogénéité ; SP : richesse spécifique ; FAM : richesse familiale ; SHANNON : indice de diversité de Shannon ; TURN : renouvellement faunique total ; DISP : taux de disparition ; APP : taux d'apparition.

## Contrôle de la biodiversité

### Au niveau régional

L'analyse de la diversité dans chaque région permet de mettre en évidence deux particularités. D'abord, l'évolution des richesses spécifique et familiale (et de l'indice de Shannon) correspond à ce qui est observable à l'échelle de l'Europe. En particulier, les variations observables interviennent à des périodes où des événements climatiques affectent l'ensemble de l'Europe, à la limite Oligocène-Miocène (Miller *et al.*, 1991b; Zachos *et al.*, 1997; Zachos *et al.*, 2001), à la fin du Miocène moyen (Vincent et Berger, 1985; Miller *et al.*, 1991a; Pagani *et al.*, 1999; Spezzaferri *et al.*, 2002) et à la fin du Miocène (Gautier *et al.*, 1994; Suc et Clauzon, 1996). Dans un deuxième temps il existe des différences entre régions qui résultent soit de particularités régionales propres, soit d'une diversité différente selon un gradient nord-sud. Ainsi l'histoire des communautés de rongeurs peut être propre à chaque région (cf. Murinae). Les faunes régionales répondent donc à des contraintes climatiques à grande échelle mais également à des contraintes plus localisées. L'analyse des taux de renouvellement des faunes au niveau régional permet également de constater une évolution générale. Cependant, les différences entre régions se caractérisent par un "non-synchronisme" des écarts entre taux d'apparition et taux de disparition. De plus ces écarts varient généralement de façon rapide. Ainsi, les variations rapides de diversité au niveau régional peuvent être expliquées par des échanges inter-régionaux.

### Au niveau européen

La figure 59 regroupe tous les résultats obtenus au niveau européen à partir de l'analyse de la diversité : la richesse spécifique, la richesse familiale, l'indice de diversité de Shannon, le renouvellement faunique total et l'hétérogénéité des faunes. Cette dernière valeur correspond à la médiane des indices de similarité faunique entre toutes les régions européennes, pour chaque biozone, issue du travail de Maridet *et al.*, (manuscrit). Le tableau 81 est un tableau de corrélation qui donne le résultat du test du CHI-2 ainsi que le coefficient de régression pour chaque couple de variables. Les résultats de ce test du CHI-2 permettent de mettre en évidence le lien éventuel entre deux paramètres. On constate logiquement une corrélation forte entre les différents taux de renouvellement faunique et une corrélation moindre mais significative de ces taux avec la richesse spécifique. On constate également une très forte corrélation de la richesse familiale avec l'indice de Shannon, alors que la corrélation de ce dernier avec la richesse spécifique est non significative. Cette observation correspond par ailleurs aux travaux de Clarke et Warmick (1998) montrant la forte corrélation de l'indice de Shannon avec le nombre de catégories prises en compte (nombre de familles ici). La richesse spécifique et la richesse familiale apportent donc deux informations distinctes sur la dynamique des faunes. L'hétérogénéité des faunes ne montre aucune corrélation significative avec ces paramètres.

Dans l'ensemble, outre deux fortes baisses à la fin du Miocène inférieur (MN2b) et à la fin du Miocène supérieur (MN12), qui peuvent être expliquées par un nombre réduit de l'ensemble des régions prises en compte, l'hétérogénéité des faunes présente une augmentation à partir du Miocène inférieur jusqu'au Pliocène et semble correspondre à une évolution plus progressive de l'environnement. Toutefois, on note que l'indice de Shannon est presque corrélé avec l'hétérogénéité ( $p=0,089$ ). Ainsi il semble que l'évolution de la diversité (spécifique et familiale) des communautés rende en partie compte de l'ensemble de la paléobiogéographie au niveau européen.

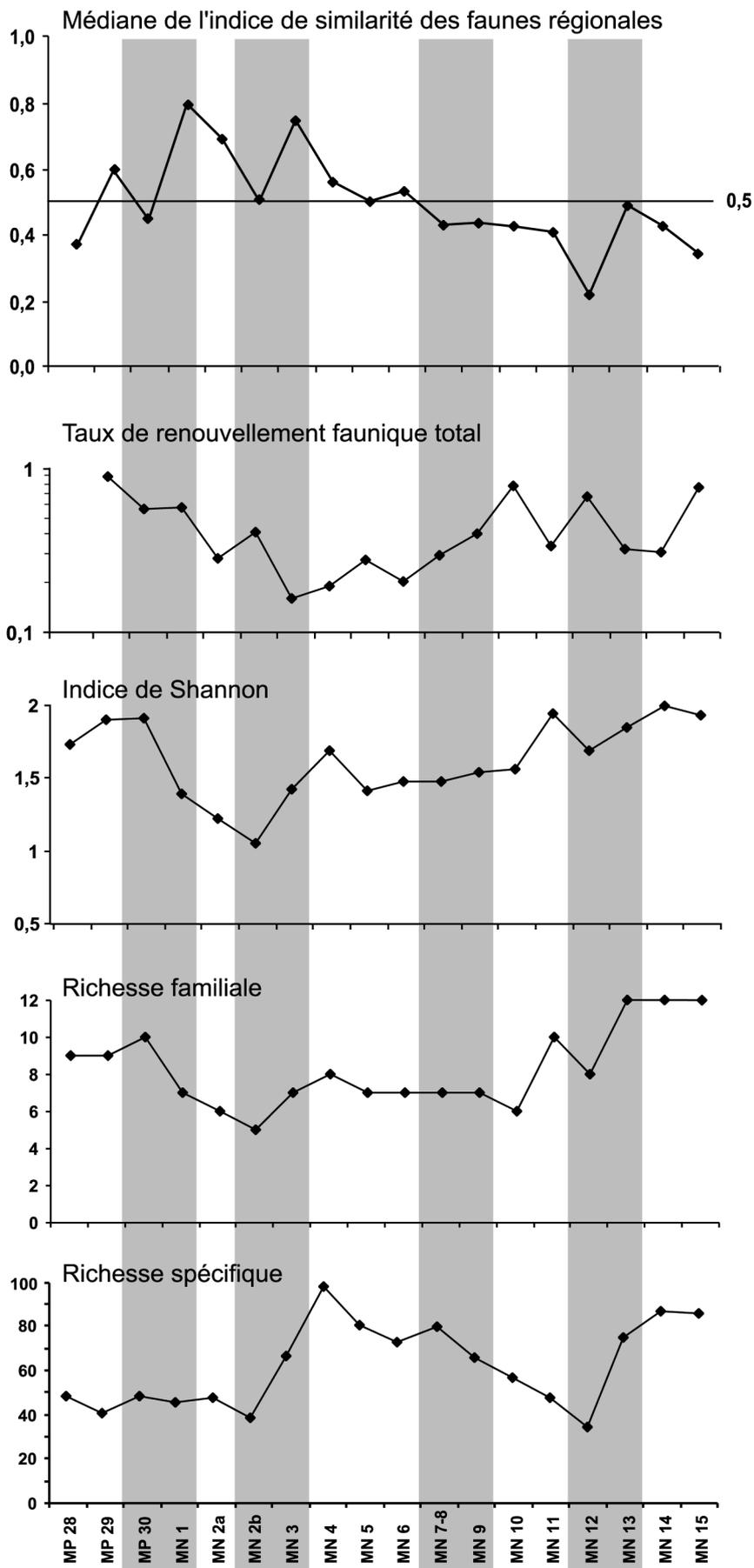


Fig. 59 – Comparaison de la richesse spécifique, de la richesse familiale, de l'indice de Shannon, du taux total de renouvellement faunique et de l'indice d'hétérogénéité des faunes pour l'Europe. L'indice d'hétérogénéité correspond à la moyenne des tous les indices de similarité entre régions pour chaque biozone. Les colonnes grisées correspondent à 4 périodes de changement dans la diversité des faunes de rongeurs au cours du Néogène.

Biodiversité, climat et géographie

Le passage de l'Oligocène au Pliocène se caractérise par quatre événements climatiques ou géographiques majeurs pouvant être liés aux changements qui affectent les faunes. Un premier durant tout le Miocène inférieur implique la mise en place d'une saisonnalité plus marquée (Zachos *et al.*, 1997, 2001) mais peut également être lié à la fin de la phase orogénique pyrénéenne, à la phase orogénique helvète qui affecte l'ensemble du domaine péri-alpin (Elmi et Babin, 1996), ainsi qu'à l'ouverture de la Téthys entre les continents africain et eurasiatique (Rögl, 1999).

La baisse importante de diversité (richesse spécifique et Shannon) en MN2b puis l'explosion de la richesse spécifique en MN3, observée à l'échelle de l'Europe, semble quant à elle ne pouvoir être corrélée à aucune perturbation climatique connue. Ce bouleversement faunique est d'autant plus important qu'il se caractérise par une quasi-disparition des Cricetinae avant leur importante diversification du Miocène moyen. Alors que les trois autres périodes de changement résultent de perturbations abiotiques (climat global), la transition Miocène inférieur-moyen semble pouvoir être expliquée par un phénomène purement biotique (migration). Toutefois l'arrivée de nouvelles faunes à cette période se fait à la faveur de la jonction entre la plaque africaine et l'Asie mineure (Mein, 1999), ainsi les bouleversements fauniques de la fin Miocène inférieur peuvent être expliqués par un changement uniquement géographique, ouvrant des échanges entre continents, propres à affecter l'ensemble des faunes au niveau européen.

A partir du Miocène moyen, les saccades tectoniques et le glissement progressif de la plaque africaine (Phases styrienne et attique) affectent la paléogéographie de l'Europe de façon constante, toutefois seuls les événements climatiques affectent les faunes. On note ainsi deux autres événements, un à la fin du Miocène moyen impliquant une rapide baisse des températures et une variation brutale du niveau marin (Haq *et al.*, 1987; Miller *et al.*, 1991a; Legendre *et al.*, soumis), correspondant au début de la crise vallésienne (Agustí *et al.*, 1999) et un dernier à la fin du Miocène au niveau péri-méditerranéen avec une restriction des communications avec l'Atlantique et un assèchement de la Méditerranée (Clauzon *et al.*, 1996; Vidal *et al.*, 2002).

Biodiversité et structure des communautés de rongeurs

La courbe de l'indice de Shannon (fig. 56 et 59), présentant l'équilibre de la richesse spécifique au niveau familial, rend compte de l'évolution de la structuration des faunes depuis l'Oligocène jusqu'au Pliocène. On note alors que les périodes d'équilibre de la richesse spécifique au niveau familial se situent à l'Oligocène et au Pliocène et que l'ensemble du Miocène correspond à une période de déstructuration de cet équilibre, avec une chute importante durant le Miocène inférieur (jusqu'à MN2b) et une ré-augmentation progressive durant le reste du Miocène.

Sur la période séparant l'Oligocène du Pliocène, le Miocène moyen s'individualise notablement des autres périodes par un faible taux de renouvellement faunique ainsi qu'une richesse familiale stable. Le Miocène moyen ne présente donc pas de bouleversements majeurs dans les communautés fauniques de rongeurs et apparaît comme une période de relative stabilité. Toutefois l'évolution rapide des lignées de *Megacricetodon* (Aguilar, 1980), de *Democricetodon* (cf. chapitre Systématique), les fortes variations des taux de renouvellement au niveau régional et le changement de contexte paléobiogéographique (Fortelius *et al.*, 1996a; Maridet *et al.*, manuscrit) indiquent que des changements persistent aux niveaux spécifique et régional. Ce n'est qu'à partir du Miocène supérieur, que des bouleversements importants interviennent touchant la diversité et l'organisation même des communautés de rongeurs. Pour expliquer ce phénomène, Montuire et Girard (1998) suggèrent un temps de réponse plus long des communautés par rapport à l'évolution spécifique lors de changements environnementaux. La concordance des observations faite par Montuire et Girard (1998) avec l'analyse présente de la dynamique des faunes de rongeurs permet de proposer un scénario pour le passage du Miocène moyen au Miocène supérieur. Durant le Miocène moyen, les perturbations

---

environnementales qui affectent les faunes ne sont pas sensibles au niveau européen, les modifications de la richesse et de la distribution spécifique qui interviennent entre les régions constituent alors un premier niveau de régulation des faunes sans affecter les communautés. Ensuite à partir du Miocène supérieur, la baisse généralisée des températures (Miller *et al.*, 1991a) vient s'ajouter aux modifications environnementales déjà en cours. La réorganisation au niveau régional n'est alors plus suffisante, et les modifications qui affectent les communautés deviennent sensibles au niveau européen.

#### Importance de l'échelle d'étude

Les changements qui touchent tous les aspects de la biodiversité des faunes de rongeurs depuis l'Oligocène supérieur jusqu'au Pliocène sont nombreux. Durant cette période plusieurs événements sont susceptibles d'affecter les faunes, des facteurs abiotiques (climatiques et géographiques) et également des facteurs biotiques (distribution des faunes, migration). Cependant l'occurrence de ces événements avec les variations de la biodiversité n'est pas toujours observable et le contrôle de la biodiversité à l'échelle d'un continent se joue à une échelle plus petite, écologiquement viable. L'étude de la diversité des faunes des rongeurs à l'échelle régionale apporte une vision spatiale de l'organisation de la richesse spécifique. Elle permet de voir l'impact des variations climatiques et environnementales connues à différentes échelles. A l'échelle régionale, les modifications qui affectent les faunes se jouent aussi bien au niveau spécifique que familial. En particulier, les différences régionales s'expriment par le degré de diversification moindre de richesse spécifique (et dans une moindre mesure de l'indice de Shannon) des régions du Sud. On note également des particularités propres à chaque région. Ainsi, l'évolution de la diversité au niveau régional est sensible aux variations abiotiques généralisées (climatiques et environnementales) mais également à des variations biotiques plus localisées (changement de l'aire de répartition, interaction entre espèces). A l'échelle européenne, la richesse spécifique est moins affectée, car les régions agissent comme autant d'unités capables de réguler les changements rapides. Les changements observés sont plus longs et progressifs principalement dépendant de changements abiotiques globaux. De fait, cette étude régionale permet de mettre en évidence un contrôle de la diversité dépendant de l'échelle à laquelle il se manifeste. Cette idée, d'impact différentiel des facteurs biotiques et abiotiques sur les faunes a déjà été suggéré par Kaufman (1995) pour expliquer la relation entre la latitude et le degré de diversité des mammifères sur le nouveau monde. Kaufman (1995) propose l'hypothèse suivante : dans des environnements tropicaux, les facteurs abiotiques n'étant pas limitants, ce sont principalement les facteurs biotiques qui influent sur la biodiversité ; par contre, dans les régions plus froides, les facteurs abiotiques deviennent prépondérants sur le contrôle de la biodiversité.

La transition entre un climat de type tropical à l'Oligocène à un climat plus tempéré au Pliocène, se fait par le passage de faunes homogènes au niveau de l'Europe à une distribution hétérogène au début du Miocène supérieur (Maridet *et al.*, manuscrit). Ces deux périodes correspondent alors aux deux cas décrits par Kaufman (1995) liées une à latitudinalisation du climat à l'échelle mondiale. De l'Oligocène supérieur jusqu'à la fin du Miocène moyen, les faunes restent plutôt homogènes au niveau de l'Europe, la diversité et l'organisation même des faunes peuvent être affectées par des changements climatiques, géographiques ou fauniques. A partir de la moitié du Miocène supérieur jusqu'à la moitié du Pliocène, la distribution des espèces devient de plus en plus hétérogène et l'organisation même des faunes change d'une région à l'autre reflétant le latitudinalisation du climat qui se met en place. L'effet des facteurs fauniques et géographiques n'est alors plus visible, par contre, les événements climatiques deviennent prépondérants et affectent les faunes indépendamment de spécificités régionales.

## Conclusions

L'importance des changements géographique et climatique au cours du Néogène en fait une période idéale pour observer l'évolution des communautés de rongeurs et tenter de comprendre les mécanismes qui contrôlent la diversité et la répartition des espèces.

L'étude réalisée dans le cadre de cette thèse montre sans conteste la relation qui existe entre l'évolution des faunes et les changements climatiques globaux. Toutefois l'intégration de différentes échelles d'études spatiales montre également que cette relation est complexe. Ainsi pour comprendre cette relation plusieurs approches ont été utilisées.

D'abord, des études détaillées de l'évolution et de la répartition spatiale de deux genres de Cricetidae : *Democricetodon* et *Megacricetodon*. Et ensuite une analyse de l'ensemble des faunes européennes, afin de suivre l'évolution de la biodiversité des faunes de rongeurs et de la comparer à différentes échelles (régionale et continentale).

### Evolution biologique et répartition géographique

L'étude systématique du genre *Democricetodon* pour l'Europe de l'ouest a permis d'obtenir une vision d'ensemble de son évolution au cours du Miocène moyen. Cette évolution se caractérise par une importante diversification de la taille associée à une convergence de forme. En effet, l'évolution s'oriente au sein des différentes lignées vers une complexification morphologique des dents (division des cuspides, allongement des crêtes) qui peut être mise en relation avec l'évolution environnementale (ouverture du milieu et développement des plantes herbacées) qui se met en place à cette époque. Par ailleurs, la proposition d'une phylogénie permet de constater l'isolement de certaines lignées au cours du temps. Ainsi l'évolution au sein du genre s'accompagne d'un bouleversement dans la distribution géographique des espèces. Même si un contrôle global (contexte environnemental ou climatique) semble contraindre l'évolution morphologique, l'existence de lignée localisée dans certaines régions (Languedoc-Roussillon, Centre-Est) et le changement de répartition des espèces montre que l'évolution reste dépendante du contexte régional.

L'étude systématique du genre *Democricetodon* a soulevé également des questions d'ordre biochronologique. Ainsi parmi les gisements de Lyon, les trois espèces de *Democricetodon* reconnue à Vieux-Collonges ainsi que l'étude de quelques autres espèces de rongeurs permet de proposer un âge plus récent que l'âge admis à ce jour pour cette localité. Par ailleurs, une révision des rongeurs de La Grive L3 et La Grive L5 suggère un âge plus vieux pour ces deux localités que La Grive M.

Afin de tester l'importance du contexte régionale sur l'évolution des Cricetidae, une étude morphométrique des contours de molaires de *Megacricetodon* a été réalisée, dans les régions Languedoc-Roussillon, Baden-Württemberg et Bavière, et Centre-Est. Plusieurs variations morphologiques peuvent être repérés dans ces trois régions, qui se caractérisent par une déconnexion avec l'évolution de la taille. Toutefois ces variations de faible ampleur et se manifeste entre des localités d'âge équivalents et correspondent donc à une instabilité de la forme. Seule une vraie accélération évolutive est visible dans la Région Centre-Est à la fin du Miocène moyen, alors que l'enregistrement isotopique de l'oxygène dans l'Atlantique indique une forte baisse de températures. Au final, cette étude confirme le contrôle du climat sur l'évolution, mais il permet également de mettre en évidence des particularités évolutives pour chaque région. L'ensemble des études sur *Democricetodon* et *Megacricetodon* confirment donc l'importance du contexte régional sur l'évolution spécifique.

Ainsi, pour comprendre l'évolution de la biodiversité et de la dynamique des communautés de rongeurs, il apparaît nécessaire d'observer les changements qui affectent les communautés fauniques au cours du Miocène.

La compilation des faunes de 641 localités européennes depuis la fin de l'Oligocène jusqu'à la moitié du Pliocène permet de suivre les changements qui affectent les communautés de rongeurs à l'échelle de l'Europe et dans différentes régions. Une étude des affinités fauniques montre d'abord que la répartition des espèces entre régions change fortement au cours du Miocène moyen. En effet, un gradient faunique latitudinal se met en place de même qu'une différenciation importante des communautés entre le nord et le sud de l'Europe. Toutefois cette évolution générale des faunes cache de nombreuses particularités régionales. On note que les variations de la richesse spécifique entre chaque régions ne sont pas synchrones et que les renouvellements fauniques au niveau régional sont également plus rapides que ce qui est observable à l'échelle continentale. Ces différences dues à l'échelle d'étude mettent en évidence des mécanismes différents. A l'échelle régionale la répartition des espèces change continuellement entraînant des variations rapides de la richesse spécifique. L'organisation de la biodiversité au sein des communautés quant à elle suit les variations observables à grande échelle. A l'échelle continentale, les variations sont plus lentes et se jouent principalement au niveau de l'organisation de la biodiversité au sein des communautés de rongeurs, en réponse à des événements biotiques (migration, exclusion écologique) ou abiotiques (changements climatiques ou géographiques).

Ainsi les facteurs biotiques ou abiotiques influencent tous deux la diversité mais de façon différente selon l'échelle d'observation.

Le choix d'une étude régionale ou continentale à des échelles de temps évolutives dépend donc du type de mécanisme de contrôle de la diversité que l'on souhaite mettre en évidence. Comme le montre l'étude sur les *Democratodon* et les *Megacricetodon*, l'échelle régionale peut être utilisée pour mettre en évidence des changements dans la répartition des espèces et des changements évolutifs rapides pouvant être liés au contexte environnemental régional.

Par contre, à l'échelle continentale ces phénomènes ne sont plus visibles. L'évolution de la biodiversité n'est affectée que par des événements biotiques ou abiotiques de grande ampleur qui affectent également la richesse familiale (cf. les quatre périodes de changement décrites au cours du Néogène dans le dernier chapitre).

Ensuite, la comparaison de ces deux échelles permet également de constater un « non-synchronisme » de l'évolution de la biodiversité entre les différentes régions, ainsi que sur l'ensemble du continent. Cette observation faite principalement sur les renouvellements fauniques des faunes de rongeurs au cours du Néogène amène l'idée d'une adaptation des communautés se jouant à différents niveaux.

Les changements qui affectent les espèces à l'échelle régionale constitueraient un premier niveau d'adaptation face à des contraintes (biotiques ou abiotiques) de faible ampleur ou très localités. Ces changements au niveau régional permettraient une réorganisation spatiale des communautés entre régions qui éviterait ainsi de plus importantes modifications sur l'ensemble du continent. C'est probablement ce qui se passe au Miocène moyen, alors que les richesses spécifique et familiale semblent stables et que l'étude des cricetidés révèle d'importants changements biogéographiques et évolutifs.

Enfin, à l'échelle continentale interviendrait un deuxième niveau d'adaptation des faunes lorsque celui au niveau régional ne suffit plus. C'est ce que l'on peut observer lors des quatre périodes de changements au cours du Néogène, où l'ensemble des faunes sur tout le continent présentent les mêmes changements.

### Perspectives

L'étude particulière des Cricetidae a permis de mieux comprendre l'évolution des communautés de rongeurs au cours du Miocène, toutefois ce groupe reste peu représenté dans les faunes du Miocène inférieur en comparaison des Gliridae. Les résultats obtenus encouragent donc à poursuivre l'étude de

la dynamique des faunes à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène au travers de l'évolution et de la répartition spatiale des Gliridae. De nombreuses études ont déjà été entreprises sur les Gliridae de cette période (De Bruijn, 1966; Hugueney, 1968; Storch, 1978; Daxner-Höck et De Bruijn, 1981; Rabeder, 1984; Wu, 1990; Wu, 1993; Vianey-Liaud, 1994; Daams, 1999b) toutefois les synthèses de l'évolution au sein du groupe restent rares pour cette même période (Hartenberger, 1994; Daams et De Bruijn, 1995; Daams, 1999a). La dynamique évolutive et les changements de répartition des espèces de Gliridae peuvent entre autre permettre de mieux comprendre ce qui se passe à la fin du Miocène inférieur, durant le "Cricetid Vacuum".

De façon plus générale, le contexte évolutif des faunes de rongeurs au Miocène inférieur est hérité des faunes en place à la fin de l'Oligocène. Une étude comparative de la diversité et des communautés régionales depuis l'Oligocène inférieur permettrait de compléter les observations faites durant le Miocène et de retracer l'histoire biogéographique des faunes de rongeurs en regard des variations climatiques connues depuis la "Grande Coupure".

Sur un plan écologique plus théorique, la comparaison de faunes de rongeurs miocènes à l'échelle régionale a permis proposer certaines hypothèses sur les mécanismes de régulation de la biodiversité à grande échelle. La suite de ce travail consistera à tester ces hypothèses par des travaux théoriques sur l'évolution de la biodiversité dans différentes régions en regard des contraintes géographiques et climatiques. De telles études ont déjà été réalisées dans le fossile ou l'actuel à l'aide de simulations informatiques "multi-agents", de type automates cellulaires (Brayard, 2001; Ostendorfa *et al.*, 2001; Wootton, 2001; Plotnick and Gardner, 2002). Elles peuvent permettre de suivre l'évolution théorique de la biodiversité à différentes échelles en fonction d'hypothèses établies sur l'observation du registre fossile.

Enfin, la dynamique des faunes de rongeurs depuis l'Oligocène jusqu'au Pliocène en Europe résume les effets de la disparition de climats de type tropical et de la mise en place d'un climat plus proche de celui que nous connaissons aujourd'hui. Alors que la distribution actuelle des faunes est connue (Baquero et Tellería, 2001) et diffère peu de celle qui se met en place dès la fin du Miocène, une étude des changements qui affectent la distribution de la biodiversité à la fin du Pliocène et durant le Quaternaire permettrait de mieux comprendre les contraintes susceptibles d'influencer la répartition géographique des espèces, et donc plus localement les mécanismes de conservation de la biodiversité à travers l'apparition et disparition des espèces au sein d'un écosystème régional.



## Bibliographie

- AGUILAR, J.-P. 1980. Nouvelle interprétation de l'évolution de genre *Megacricetodon* au cours du Miocène. *Palaeovertebrata*, Mémoire pour le Jubilé de R. Lavocat : 355-364.
- AGUILAR, J.-P. 1980. Rongeurs du Miocène inférieur et moyen en Languedoc. Leur appart pour les corrélations marin-continentale et la stratigraphie. *Palaeovertebrata* 9(6) : 155-203.
- AGUILAR, J.-P. 1981. Evolution des rongeurs miocènes et paléogéographie de la Méditerranée occidentale. Thèse de paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 218 p.
- AGUILAR, J.-P. 1982. Biozonation du Miocène d'Europe occidentale à l'aide des Rongeurs et corrélations avec l'échelle stratigraphique marine. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 2(294) : 49-54.
- AGUILAR, J.-P. 1995. Evolution de la lignée *Megacricetodon collongensis-Megacricetodon roussillonensis* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) au cours du Miocène inférieur et moyen dans le sud de la France. *Palaeovertebrata* 24 : 1-45.
- AGUILAR, J.-P. 2002. Les sciuridés des gisements karstiques du Miocène inférieur à moyen du sud de la France: nouvelles espèces, phylogénie, paléoenvironnement. *Geobios* 35 : 375-394.
- AGUILAR, J.-P., G. CLAUZON, A. D. GOËR DE HERVE, H. MALUSKI, J. MICHAUX et J.-L. WELCOMME. 1996. The MN3 fossil mammal-bearing locality of Beaulieu (France): biochronology, Radiométric dating and lower age limit of early Neogene renewal of mammalian fauna in Europe. *Newsletters on Stratigraphy* 34(3) : 177-191.
- AGUILAR, J.-P., G. CLAUZON et J. MICHAUX. 1999a. Nouveaux Cridétidés (Rodentia, Mammalia) dans le Miocène moyen de la région de Digne (Alpes de Haute Provence). *Systématique, biochronologie, corrélations. Palaeontographica Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit* 253(1/3) : 1-25.
- AGUILAR, J.-P., M. CALVET et J. MICHAUX. 1986. Découverte de faunes de micomammifères dans les Pyrénées-Orientales (France) de l'Oligocène supérieur au Miocène supérieur; espèces nouvelles et réflexion sur l'étalonnage des échelles continentales et marines. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris série II* 303 (8) : 755-760.
- AGUILAR, J.-P., G. ESCARGUEL et J. MICHAUX. 1999b. A succession of Miocene rodent assemblages from fissure fillings in southern France: palaeoenvironmental interpretation and comparison with Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145 : 215-230.
- AGUILAR, J.-P., S. LEGENDRE, J. MICHAUX et S. MONTUIRE. 1999c. Pliocene mammals et climatic reconstitution in the western mediterranean area. *In* J. H. Wrenn, J.-P. Suc et S. A. G. Leroy (eds.), *The Pliocene : time of change*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation : 109-120.
- AGUILAR, J.-P. et J. MAGNE. 1977. Présence de rongeurs dans le Miocène marin et laguno-lacustre de la Grenatière (commune de Puisserguier, Hérault). *Compte rendu sommaire des Séances de la Société géologique de France* 1 : 27-28.
- AGUILAR, J.-P. et J. MICHAUX. 1987. Essai d'estimation du pouvoir séparateur de la méthode biostratigraphique des lignées évolutives chez les rongeurs néogènes. *Bulletin de la Société géologique de France* 3(6) : 1113-1124.
- AGUSTI, J. 1980. Sobre *Megacricetodon ibericus* (Schaub) (Rodentia, Mamm.) de Hostalets de Pierola (Penedès). *Butlleti Informatiu de l'Institut de Paleontologia de Sabadell* 12(1/2) : 35-39.
- AGUSTI, J. 1981. Roedores miomorfos del Neogeno de Cataluña. *Centre de Publicacions Intercanvi Científic i Extensió Universitària*, Madrid : 60 p.
- AGUSTÍ, J. 1989. The miocene rodent succession in eastern Spain : a zoogeographical appraisal. *In* E.H. Lindsay, V. Fahlbusch et P. Mein (Eds), *European Neogene Mammal Chronology*. NATO Advanced Study Institut Series Life Sciences, New York, 180A : 375-404.
- AGUSTI, J. et M. ANTON. 2002. Mammoths, Sabertooths and Hominids. 65 million years of mammalian evolution in Europe. Columbia University Press, New York : 313 p.
- AGUSTI, J., L. CABRERA, M. GARCÉS, W. KRIJGSMAN, O. OMS ET J. M. PARES. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. *State of the art. Earth-Science Reviews* 52 : 247-260.

- AGUSTI, J., CABRERA, L., GARCÉS, M. et LLENAS, M., 1999. Mammal turnover and global climate change in the late Miocene terrestrial record of the vallès-Penedès basin (NE Spain). *In* J. Agustí, L. Rook et P. Andrews (Eds), The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe. Vol. 1, Hominoid evolution and climatic change in Europe. Cambridge University Press : 397-412.
- ALBA, D. M., J. AGUSTI ET S. MOYA-SOLA. 2001. Completeness of mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology* 27(1) : 79-83.
- ALROY, J. 1998. Equilibrial diversity dynamics in north american mammals. *In* M. L. McKinney et J. A. Drake (eds.), Biodiversity dynamics : turnovers of populations, taxa and communities. Columbia University Press, New York : 232-187
- ALVAREZ Sierra, M. A. et E. GARCIA-MORENO. 1986. New Gliridae et Cricetidae from the middle and upper Miocene of the Duero basin, Spain. *Studia Geologica Salmanticensia* 22 : 145-189.
- ANDREWS, P. 1989. Small mammal taphonomy. *In* E.H. Lindsay, V. Fahlbusch et P. Mein (Eds), European Neogene Mammal Chronology. NATO Advanced Study Institut Series Life Science, New York, 180A : 487-494.
- BAIRD, S. F. 1857. Mammals : general report upon the zoology of the several pacific railroad routes. *In* Reports of explorations and survey to ascertain the most practicable and economical route for a railroad from the Mississippi river to the Pacific ocean, Senate executive document, Washington D.C., 8(78) : 1-757 pp
- BAQUERO, R. A. et J. L. TELLERIA. 2001. Species richness, rarity and endemism of European mammals: A biogeographical approach. *Biodiversity et Conservation* 10(1) : 29-44.
- BAUDELLOT, S. 1964. Description du *Cricetodon minus* de Sansan. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 99(1-2) : 195-204.
- BAUDELLOT, S. 1972. Etude des chiroptères insectivores et rongeurs du miocène de Sansan. Thèse de paléontologie de l'Université Paul Sabatier, Toulouse : 408 p.
- BEHRENSMEYER, A. K., J. D. DAMUTH, W. A. DIMICHELE, R. Potts, H.-d. Sues et S. L. Wing. 1992. Terrestrial Ecosystems through Time. The University of Chicago Press : 551 p.
- BENTON, M. J. 1989. Pattern of evolution and extinction in vertebrate. *In* K. Allen et D. E. G. Briggs (eds.), Evolution and the fossil record. Belhaven, Londres : 218-241
- BERGER, W.H. 1982. Deep-sea stratigraphy: cenozoic climate steps and the search for chemo-climatic feedback. *In* G. Einsele et A. Seilacher (Eds), Cyclic and event stratigraphy. Springer-Verlag, Berlin : 121-157.
- BERGERAT, F. 1977. La fracturation de l'avant-pays jurassien entre les fossées de la Saône et du Rhin, analyse et essai d'interprétation dynamique. *Revue de géographie physique et de géologie dynamique* 19(4) : 325-338.
- BERGERAT, F. 1987. Paléo-champs de contraintes tertiaires dans la plate-forme européenne au front de l'orogène alpin. *Bulletin de la Société géologique de France* 8(3) : 611-620.
- BERTHET, D. 1997. Etude du genre *Megacricetodon* dans un gisement FOUR de la région de La Grive-St. Alban. Mémoire de DEA du laboratoire " Paléoenvironnements et Paléobiosphère " : 28 p.
- BESSEDIK, M., J.-P. AGUILAR, H. CAPPETTA ET J. MICHAUX. 1984. Le climat du Néogène dans le sud de la France (Provence, Languedoc, Roussillon), d'après l'analyse des faunes (rongeurs, sélaciens) et des flores polliniques. *Paléobiologie continentale* 14(2) : 181-190.
- BIOCHROM'97. 1997. Synthèse et tableaux de corrélations. *In* J.-P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (eds.), Actes de Congrès Biochrom'97. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier 21 : 769-805.
- BLACKBURN, T. M. et K. J. GASTON. 2002. Scale in macroecology. *Global Ecology & Biogeography* 11 : 185-189.
- BLONDEL, J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson S.A. ,Collection écologie, Paris 27 : 297 p.
- BOLLIGER, T. 1994. Die Obere Süßwassermolasse in Bayern und der Ostschweiz: bio- und lithostratigraphische Korrelationen. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 34 : 109-144.
- BOLLIGER, T. 1998. Age and geographic distribution of the youngest upper freshwater molasse (OSM) of the eastern Switzerland. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 91 : 321-332.
- BOON, E. 1991. Die Cricetiden und Sciuriden der oberen Süßwasser-Molasse von bayerisch-schwaben und ihre Stratigraphische Bedeutung. Thèse de paléontologie de l'Université de München : 159 p.

- BRAYARD, A. 2001. Modélisation de l'impact des contraintes climatiques sur la restauration de la biodiversité (sensu Richesse taxonomique) après une crise d'extinction majeure. Mémoire de DEA "Paléontologie et environnements sédimentaires", Université Lyon 1 : 49 p.
- BROWN, J. H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press : 265 p.
- BROWN, J. H. et B. A. MAURER. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243(4895) : 1145-1150.
- BRUIJN, H. DE 1966. Some new Miocene Gliridae from the Catalayud area (Prov. Zaragoza, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 69B(3) : 58-78.
- BRUIJN, H. DE ET E. ÜNAY. 1996. On the evolutionary history of the Cricetodontini from Europe and Asia minor and its bearing on the reconstitution of the migrations et continental biotope during the Neogene. *In* R. L. Bernor, V. Fahlbusch et H.-W. Mittmann (eds.), *The evolution of western eurasian Neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York : 227-234.
- BRUIJN, H. DE, R. DAAMS, G. DAXNER-HÖCK, V. FAHLBUSCH, L. GINSBURG, P. MEIN et J. MORALES. 1992. Report of the RCNMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26(2/3) : 65-118.
- BRUIJN, H. DE, V. FAHLBUSCH, G. SARAÇ ET E. ÜNAY. 1993. Early Miocene faunas from the eastern mediterranean area. Part III. The genera *Deperetomys* et *Cricetodon* with a discussion of the evolutionary history of the Cricetodontini. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 96(2) : 151-216.
- BRUIJN, H. DE et G. SARAÇ. 1991. Early Miocene faunas from the eastern mediterranean area. Part I. The genus *Eumyarion*. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 94(1) : 1-36.
- BRUIJN, H. DE et G. SARAÇ. 1992. Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part II. *Mirabella* (Paracricetodontinae, Muroidea). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 95(1) : 25-40.
- BULOT, C. 1978. Un nouvel *Eumyarion* (Rodentia, Mammalia) du Miocène de Bézian près de la Romieu (Gers). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 114(3-4) : 373-381.
- BULOT, C. 1980. Nouvelle description de deux espèces du genre *Megacricetodon* (Cricetidae, Rodentia) du Miocène de Bézian (Zone de la Romieu). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 2C(1) : 3-16.
- BULOT, C. 1988. Nouvelles études des rongeurs et des lagomorphes du Miocène de Suèvres (Loir-et-Cher). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 10C(4) : 385-404.
- CLARKE, K. R., et R. M. WARMICK. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35 : 523-531.
- CLAUZON, G., J.-P. SUC, F. GAUTHIER, A. BERGER, M.-F. LOUTRE. 1996. Alternative interpretation of the Messinian salinity crisis: controversy resolved?. *Geology* (24) : 363-366.
- COMTE, B. 1985. Eléments nouveaux sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Eucricetodontinae, Rodentia, Mammalia) d'Oligocène d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 15(1) : 1-69.
- COUËFFE, R. et O. MARIDET. 2003. Découverte de deux gisements de micromammifères du Burdigalien supérieur dans la Molasse Marine du bassin de Digne (Alpes de Haute-Provence, SE France). Implications stratigraphiques. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 96 : 197-207.
- CUENCA BESCOS, G. 1988. Revision de los Sciuridae del Aragonien y del Ramblense en la fosa de Catalayud-Montalban. *Scripta Geologica* 87 : 1-116.
- DAAMS, R. 1976. Miocene rodents (Mammalia) from Cetina de Aragon (Prov. Zaragoza) and Buñol (Prov. Valencia), Spain. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 79B(3) : 152-182.
- DAAMS, R. 1999a. Family Gliridae. *In* G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich : 301-317.
- DAAMS, R. 1999b. *Peridyromys darocensis* et *Peridyromys sondaari*, two new species of Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the lower Miocene (MN3-5) of the Calatayud-Daroca basin, Zaragoza, Spain. *In* J. W. F. Reumer et J. D. Vos (eds.), *Elephants have a Snorkel ! Papers in Honour of Paul Y Sondaar*. *Deinsea*, Rotterdam, 7 : 83-90.
- DAAMS, R. ET H. DE BRUIJN. 1995. Classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix N.S.* 6(1/2) : 3-50.

- 
- DAAMS, R. et M. FREUDENTHAL. 1988. Megacricetodon (Cricetidae) from the Aragonian and lower Vallesian of the Calatayud-Teruel Basin. *Scripta Geologica N.S.* 1 : 39-95.
- DAAMS, R., M. FREUDENTHAL ET A. J. VAN DER MEULEN. 1988. Ecostratigraphy of micromammals faunas from the Neogene of Spain. *Scripta Geologica N.S.* 1 : 287-302.
- DAAMS, R. et A. J. VAN DER MEULEN. 1984. Paleoenvironmental et paleoclimatic interpretation of micromammal faunal successions in the upper Oligocene et Miocene of North Central Spain. *Paléobiologie continentale* 14(2) : 241-257.
- DAAMS, R., A. J. VAN DER MEULEN, P. PELAEZ-CAMPOMANES et M. A. ALVAREZ-SIERRA. 1999. Trends in rodent assemblages from the Aragonian (early-middle Miocene) of the Calatayud-Daroca basin, Aragon, Spain. *In* J. Agustí, L. Rook et P. Andrews (eds.), *The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe. Vol. 1, Hominoid evolution and climatic change in Europe.* Cambridge University Press : 127-139
- DAMUTH, J. D. 1982. Analysis of the préservation of community structure in assemblages of fossil mammals. *Paleobiology* 8(4):434-446.
- DAVID, L. 1984. Géoécriture ou l'art d'écrire la géologie. B.R.G.M, Manuels et méthodes, Orléans, vol. 10 : 150 p.
- DAXNER-HÖCK, G. 1998. Säugetiere (Mammalia) aus dem Karpat des Korneuburger Beckens. 3. Rodentia und Carnivora. *Beiträge zur Paläontologie* 23 : 367-407.
- DAXNER-HÖCK, G. et H. DE BRUIJN. 1981. Gliridae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). *Paläontologische Zeitschrift* 55(2) : 157-172.
- DAXNER-HÖCK, G., V. FAHLBUSCH, L. KORDOS et W. WU. 1966. The late Neogene Cricetids rodent genera *Neocricetodon* et *Kowalskia*. *In* R. L. Bernor, V. Fahlbusch et H.-W. Mittmann (eds.), *The evolution of western eurasian Neogene mammal faunas.* Columbia University Press, New York : 220-226.
- DENYS, C. 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude de pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 7A(4) : 879-933.
- DURANTHON, F. ET B. CAHUZAC. 1997. Eléments de corrélation entre échelles marines et continentales: les données du bassin d'Aquitaine au Miocène. *In* J.-P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès Biochrom'97. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier* 21 : 591-608.
- ELMI, S. et C. BABIN. 1996. *Histoire de la terre.* Masson, Paris : 187 p.
- ENGESSER, B. 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigkeitsbericht Naturforschende Gesellschaft Baselland* 28 : 37-363.
- ENGESSER, B. 1985. Die gattung *Eucricetodon* (Mammalia, Rodentia) im Grenzbereich Oligozän/Miozän. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 78(3) : 669-692.
- ENGESSER, B. 1999. Family Eomyidae. *In* G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe.* Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich : 319-335
- ENGESSER, B., A. MATTER ET M. WEIDMANN. 1981. Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 74(3) : 894-952.
- ESCARGUEL, G. et AGUILAR, J.-P. 1997. Les éomyidés *Pseudotheridomys* et *Ligerimys* (Rodentia, Mammalia) du Miocène inférieur du Sud de la France. *Evolution et biostratigraphie. Palaeontographica Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit* 247A (1/4) : 25-58.
- FAHLBUSCH, V. 1964. Die Cricetodon (Mamm.) der oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. *Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse* 118 : 1-152.
- FAHLBUSCH, V. 1989. European neogene rodent assemblages in reponse to evolutionary, biogeographic et ecologic factors. *In* C. C. Black et m. R. Dawson (eds.), *Papers on fossil rodents in honor of Albert Elmer Wood.* Science series, Natural History Museum of Los Angeles Country, 33 : 129-139
- FEJFAR, O. 1972. Ein neuer Vertreter der Gattung *Anomalomys* Gaillard, 1900 (Rodentia, Mammalia) aus dem europäischen Miozän (Karpat). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 141(2) : 168-193.

- FLOWER, B.P. et KENNETT, J.P. 1994. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108 : 537-555.
- FORD, M., LICKORISH, W.H. et KUSZNIR, N.J. 1999. Tertiary foreland sedimentation in the southern subalpine chains, SE France: a geodynamic appraisal. *Basin Research* 11 : 315-336.
- FORTELIUS, M., P. ANDREWS, R. L. BERNOR, S. VIRANTA et L. WERDELIN. 1996a. Preliminary analysis of taxonomic diversity, turnover et provinciality in a subsample of large land mammals from the later Miocene of western Eurasia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39(1) : 167-178.
- FORTELIUS, M., J. VAN DER MADE et R. L. BERNOR. 1996b. Middle et late Miocene Suoidea of central Europe et the eastern mediterranean: evolution, biogeography et paleoecology. In R. L. Bernor, V. Fahlbusch et H.-W. Mittmann (eds.), *The evolution of western eurasian Neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York : 348-378
- FORTELIUS, M., L. WERDELIN, P. ANDREWS, R. L. BERNOR, A. GENTRY, L. HUMPHREY, H.-W. MITTMANN et S. VIRATANA. 1996c. Provinciality, diversity, turnover and paleoecology in land mammal faunas of the later Miocene of the western Eurasia. In R. L. Bernor, V. Fahlbusch et H.-W. Mittmann (eds.), *The evolution of western eurasian Neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York : 414-448.
- FREUDENTHAL, M. 1967. On the mammalian fauna of the *Hipparion*-bed in the Calatayud-Teruel basin. Part III, *Democricetodon & Rotundomys* (Rodentia). *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 70B(3) : 299-315.
- FREUDENTHAL, M. et G. CUENCA-BESCOS. 1984. Size variations of fossil rodent populations. *Scripta Geologica* 76 : 1-28.
- FREUDENTHAL, M. et R. DAAMS. 1988. Cricetidae (Rodentia) from the type-Aragonian; the genera *Democricetodon*, *Fahlbuschia*, *Pseudofahlbuschia* nov.gen. et *Renzimys*. *Scripta Geologica*, N.S. 1 : 133-252.
- FREUDENTHAL, M. et V. FAHLBUSCH. 1969. *Cricetodon minus* Lartet, 1851 (Mammalia, Rodentia): request for a decision on interpretation. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 25(4/5) : 178-183.
- FREUDENTHAL, M., M. HUGUENEY et E. MOISSENET. 1994. The genus *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Mammalia) in the Upper Oligocene of the province of Teruel (Spain). *Scripta Geologica* 104 : 57-114.
- FREUDENTHAL, M., J. I. LACOMBA et E. MARTIN-SUAREZ. 1991. The Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene of Crevillente (prov. Alicante, Spain). *Scripta Geologica* 96 : 9-46.
- FREUDENTHAL, M., J. I. LACOMBA et M. A. SACRISTAN. 1992. Classification of European Oligocene Cricetids. *Revista Española de Paleontología* N.S. : 49-57.
- FREUDENTHAL, M. et P. MEIN. 1989. Description of *Fahlbuschia* (Cricetidae) from various fillings near La grive-St. Alban (Isère, France). *Scripta Geologica* 89 : 1-11.
- FREUDENTHAL, M., P. MEIN et E. MARTIN-SUARES. 1998. Revision of late Miocene and Pliocene Cricetinae (Rodentia, Mammalia) from Spain et France. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 7 : 11-93.
- GARAPICH, A. et D. KÄLIN. 1999. New findings on the rare et peculiar genus *Lartetomys* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 92 : 495-502.
- GARCIA-MORENO, E. 1987. El genero *Megacricetodon* (Cricetidae, Rodentia) en el Aragoniense y Vallesiense de la Cuenca del Duero. *Relaciones filogenéticas. Coloquios de Paleontología* 41 : 51-106.
- GENTRY, A. W., G. E. RÖSSNER et E. P. J. HEIZMANN. 1999. Suborder Ruminantia. In G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich : 225-258.
- GERAADS, D. 1998. Biogeography of circum-Mediterranean Miocene-Pliocene rodents; a revision using factor analysis et parsimony analysis of endemism. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 137 : 273-288.
- GINGERICH, P. D. 1974. Size variability of the teeth in living mammals et the diagnose of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology* 48(5) : 885-903.
- GINSBURG, L. 1999. Order Carnivora. In G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich : 109-148

- 
- GINSBURG, L. 2002. Un Amphicyonidae (Carnivora, Mammalia) nouveau du Miocène moyen de Vieux-Collonges (Rhône). *Symbioses* 7 : 55-57.
- GINSBURG, L., O. MARIDET et P. MEIN. 2001. Un Ailurinae (Mammalia, Carnivora, Ailuridae) dans le Miocène moyen de Four (Isère, France). *Geodiversitas* 23(1) : 81-85.
- GUERIN, C. et P. MEIN. 1971. Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine Rhodanien. Documents du Laboratoire Géologique de l'Université de Lyon H.S. : 131-170.
- HAQ, B. U., J. HARDENBOL et P. R. VAIL. 1987. Chronology of the fluctuating sea levels since Triassic. *Science* 235 : 1156-1167.
- HARPER, C. W. J. 1981. Tests of significance for pairs of localities with taxa in common : a supplement to Raup and Crick (1979). *Journal of Paleontology* 55(1):684-685.
- HARTENBERGER, J.-L. 1966. Les rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne). *Bulletin de la Société géologique de France* 8 : 596-604.
- HARTENBERGER, J.-L. 1994. The evolution of Gliroidea. In Y. Tomida, C. k. Li et T. Setoguchi (eds.), Rodent et Lagomorph families of asian origins et diversification, National Science Museum Monographs, Tokyo, 8 : 19-33.
- HEISSIG, K. 1989. The faunal succession of Bavarian molasse reconsidered - correlation of the MN 5 et MN 6 faunas. In E. H. Lindsay, V. Fahlbusch et P. Mein (eds.), European Neogene Mammal Chronology. NATO Advanced Study Institut Series Life Sciences, New York, 180A : 181-192
- HEISSIG, K. 1995. Die Entwicklung der großen *Democricetodon*-Arten und die Gattung *Collimys* (Cricetidae, Mamm.) im späten Mittelmiozän. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 35 : 87-108.
- HEISSIG, K. 1997. Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 et MN 6 from the Upper freshwater molasse of Bavaria. In J.-P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (eds.), Actes de Congrès Biochrom'97. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier 21 : 537-546
- HIR, J. 1993. *Allocricetus ehiki* Schaub, 1930 (Rodentia, Mammalia) finds from Villány 3 et Esztramos 3 (Hungary). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* 16 : 61-80.
- HÍR, J. 1994. *Cricetus cricetus manus* Schaub, 1930 (Mammalia, Rodentia) finds from the Carpathian Basin. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 86 : 13-27.
- HUGUENEY, M. 1968. Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de St-Victor-la-Coste (Gard). *Palaeovertebrata* 2(1) : 1-16.
- HUGUENEY, M. 1999. Genera *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon*. In G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), The Miocene Land Mammals of Europe. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München : 347-358
- HUGUENEY, M. et P. MEIN. 1968. Les Eomyidés (Mammalia, Rodentia) néogènes de la région lyonnaise. *Geobios* 1 : 187-204.
- IVANOV, D. A., A. R. ASHRAF, V. MOSBRUGGER ET E. PALAMAREV. 2002. Palynological evidence for Miocene climate change in the Forecarpathian Basin (Central Paratethys, NW Bulgaria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 178 : 19-37.
- JAEGER, J.-J. et J.-L. HARTENBERGER. 1989. Diversification et extinction patterns among Neogene perimediterranean mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 325 : 401-420.
- JONES, R. W. 1999. Marine invertebrate (chiefly foraminiferal) evidence for the palaeogeography of the Oligocene-Miocene of western Eurasia et consequences for terrestrial vertebrate migration. In J. Agustí, L. Rook et P. Andrews (eds.), The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe. Vol. 1, Hominoid evolution and climatic change in Europe, Cambridge University Press : 274-308.
- KÄLIN, D. 1997. The mammal zonation of the upper marine molasse of switzerland reconsidered. A local biozonation of MN2-MN5. In J.-P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (eds.), Actes de Congrès Biochrom'97. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier, 21 : 515-535.
- KÄLIN, D. 1999. Tribe Cricetini. In G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), The Miocene Land Mammals of Europe. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München : 373-387
- KAUFMAN, D. M. 1995. Diversity of new world mammals: universality of the latitudinal gradient of species et bauplans. *Journal of Mammalogy* 76(2) : 322-334.
- LACOMBA, J.I. 1983. Estudio de los micromamíferos del Vallesian inferior de Molina de Aragón (Guadalajara). Thèse de paléontologie, Université de Valencia : 95 p.

- LACOMBA, J.I. 1988. Rodents and lagomorphs from a lower Vallesian fissure filling near Molina de Aragón (porv. Guadalajara, Spain). *Scripta Geologica N.S.* 1 : 19-38.
- LALAI, D. 1986. Nouvelles faunes de rongeurs de la fin du Miocène inférieur en provence : implications géologiques et paléogéographiques. *Palaeovertebrata* 16(2) : 77-126.
- LARTET, E. 1851. Notice sur la colline de Sansan. J.A. Portes, *Annales du Département du Gers* : 47 p.
- LAUDET, F., C. DENYS et Y. FERNANDEZ-JALVO. 1997. Taphonomie des vertébrés oligocènes de Pech Crabit (Lot, Phosphorites du Quercy): implications géodynamiques et paléocologiques des remaniements post-mortem. *Geobios M.S.* 20 : 307-313.
- LEGENDRE, S. 1982. La faune de micromammifères du gisement burdigalien de Port-la-Nouvelle (Aude). Compléments et indications paléocologiques. *Bulletin de la Société géologique de France* 24(7) : 383-387.
- LEGENDRE, S. 1987. Concordance entre la paléontologie continentale et les événements paléo-océaniques. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris série III* 304(2) : 45-50.
- LEGENDRE, S., S. MONTUIRE et O. MARIDET. Sous presse. Rodents et climate: a model for estimating past temperatures using sigmodontines as analogue for old world cricetines (Mammalia, Rodentia, Muridae *S.L.*). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- LERICHE, G. 2002. Variabilité morphologique et biométrie chez les espèces du genre *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) des gisement de la Grive M et Vieux-Collonges. Mémoire de Maîtrise inédit, laboratoire " Paléoenvironnements et Paléobiosphère " : 26 p.
- LINDSAY, E. H. 1977. *Simimys* et origin of the Cricetidae (Rodentia, Mammalia). *Geobios* 10(4) : 597-623.
- LINDSAY, E. H. 1994. The fossil record of asian Cricetidae with emphasis on Siwalik cricetids. In Y. Tomida, C. K. Li et T. Setoguchi (eds.), *Rodent et Lagomorph families of asian origins et diversification*, National Science Museum Monographs, Tokyo, 8 : 131-147.
- LINDSAY, E. H. et W. R. DOWNS. 1998. Cricetid rodents from Miocene deposits of Pakistan. In I. M. Ghaznavi, M. S. Raza et T. M. Hasan (eds.), *Siwaliks of South Asia*. Geological survey of Pakistan, Islamabad : 35-61
- LYRAS, G., A. VAN DER GEER et M. DERMITZAKIS. 2001. Evolution of the brain of Plio-Pleistocene wolves. *Cranium* 18(2) : 30-40.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton, New Jersey : 179 p.
- MARIDET, O. 1999. Le genre *Democricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) et la dynamique des faunes de rongeurs du Miocène moyen d'Europe occidentale. Mémoire de DEA du laboratoire " Paléoenvironnements et Paléobiosphère " : 28 p.
- MARIDET, O. 2002. Proposition of dating a Miocene Alpine tectonic event using mammal biochronology: example of the Four karst filling. *Geodinamica Acta* 15(3) : 179-184.
- MARIDET, O., D. BERTHET et P. MEIN. 2000. Un nouveau gisement karstic polyphasé miocène moyen de Four (Isère) : étude des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) et description de *Democricetodon fourensis* nov. sp. *Géologie de la France* 2000(2) : 71-79.
- MARIDET, O., P. MEIN et S. LEGENDRE. Manuscrit. European regional paleobiogeography from the late Oligocene to the mid Pliocene based on rodents et lagomorphs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- MAYHEW, D. F. 1976. Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boréas* 6 : 25-31.
- MAZZA, P. et M. Rustioni. 1994. On the phylogeny of Eurasian bears. *Palaeontographica* 230(1/3) : 1-38.
- MARTHUR, R. et E. O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in population biology, Princeton UP : 203 p.
- MCKENNA, M. C. et S. K. BELL. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York : 631 p.
- MCKINNEY, M. L. et J. A. DRAKE. 1998. *Biodiversity Dynamics : turnover of populations, taxa, and communities*, Columbia University Press, New York : 528 p.
- MADE, J. VAN DER 1999. Intercontinental relationship Europe-Africa et the Indian Subcontinent. In G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München : 457-472.
- MEIN, P. 1958. Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 5 : 153-154.

- 
- MEIN, P. 1965. *Rotundomys*, nouveau genre de Cricetidae (Mammalia, Rodentia) de la faune néogène de Montredon (Hérault). Bulletin de la Société Géologique de France 7(7) : 121-123.
- MEIN, P. 1975. Résultats du group de travail des vertébrés : biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. In Senes J. (Ed), Reports on activity faunas at the R.C.M.N.S. Working group (1971-1975), Bratislava : 78-81.
- MEIN, P. 1975. Une forme de transition entre deux familles de rongeurs. Colloques internationaux du centre national de la recherche scientifique 218 : 759-763.
- MEIN, P. 1984. Composition quantitative des faunes de mammifères du Miocène moyen et supérieur de la région Lyonnaise. Paléobiologie continentale 14(2) : 339-346.
- MEIN, P. 1989. Updating of MN zone. In E. H. Lindsay, V. Fahlbusch et P. Mein (eds.), European Neogene Mammal Chronology. NATO Advanced Study Institut Series Life Sciences, New York, 180A : 83-90.
- MEIN, P. 1999. Biochronologie et phases de dispersion chez les vertébrés cénozoïques. Bulletin de la Société géologique de France 170(2) : 195-204.
- MEIN, P. et M. FREUDENTHAL. 1971a. Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène moyen de Vieux-Collonges. Partie 1 : Le genre *Cricetodon* Lartet, 1851. Scripta Geologica 5 : 1-51.
- MEIN, P. et M. FREUDENTHAL. 1971b. Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. Scripta Geologica 2 : 1-37.
- MEIN, P. et M. FREUDENTHAL. 1981. Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 2. Cricetodontinae incertae sedis, Melissiodontinae, Placanthomyinae et Anomalomyinae Scripta Geologica 60(2) : 1-11.
- MEIN, P. et L. GINSBURG. 2002. Sur l'âge relatif des différents dépôts kastiques miocènes de La Grive St Alban (Isère). Cahiers scientifiques du Muséum d'Histoire naturelle 2 : 7-47.
- MEON, H., R. BALLELIO, C. GUERIN et P. MEIN. 1979. Approche climatique du Néogène supérieur (Tortonien à Pléistocène moyen ancien) d'après les faunes et les flores d'Europe occidentale. Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle 27B : 182-195.
- MEULEN, A. J. VAN DER, P. PELAEZ-CAMPOMANES et R. DAAMS. Sous presse. Revision of medium-sized cricetidae from the Miocene of the Daroca-Villafeliche area in the Calatayud-Teruel Basin (Zaragoza, Spain). Coloquios de Paleontología.
- MICHAUX, J., J.-P. AGUILAR, S. MONTUIRE, A. WOLFF et S. LEGENDRE. 1997. Les Murinae (Rodentia, Mammalia) néogènes du sud de la France : évolution et paléoenvironnements. Geobios M.S. 20 : 379-385.
- MILLER, K. G., M. D. FEIGENSON, J. D. WRIGHT et B. M. CLEMENT. 1991a. Miocene isotope reference section deep sea drilling project site 608: an evaluation of isotope et biostratigraphic resolution. Paleoceanography 6(1) : 33-52.
- MILLER, K. G., J. D. WRIGHT et R. G. FAIRBANKS. 1991b. Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, Eustasy et margin erosion. Journal of Geophysical Research 96 : 6829-6848.
- MONTUIRE, S. et C. GIRARD. 1998. Adaptation to environmental changes: communities need more time than species. Paläontologische Zeitschrift 72(1/2) : 241-248.
- MONTUIRE, S., S. LEGENDRE et O. MARIDET. Sous presse. Estimations of Late Miocene/Early Pliocene climate in Europe using rodents. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.
- MORALES, J., NIETO, M., KOHLER, M. et MOYA-SOLA, S. 1999. Large mammals from the Vallesian of Spain. In J. Agustí, L. Rook et P. Andrews (Eds), Hominoid evolution and climatic change in Europe. Vol. 1, The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe, Cambridge : 113-126.
- MOYA-SOLA, S. et AGUSTI, J. 1989. Bioevents and mammal successions in the Spanish Miocene. In E.H. Lindsay, V. Fahlbusch et P. Mein (Eds), European Neogene Mammal Chronology. NATO Advanced Study Institut Series Life Sciences, New York, 180A : 357-373.
- MULLER, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. Botanical Review 47(1) : 1-142.
- PAGANI, M. 1999. Late Miocene atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations et the expansion of C4 grasses. Science 285 : 876-879.
- PAGANI, M., M. A. ARTHUR et K. H. FREEDMANN. 1999. Miocene evolution of atmospheric carbon dioxide. Paleocenography 14 : 273-292.
- PHILIPPE, Y. 1994. Transfert zone in the Southern Jura Trust belt (Eastern France): geometry, development and comparison with analogue modeling Experiments. In A. Mascle (ed.),

- Hydrocarbon and petroleum geology of France, Special Publications of the European Association of Petroleum Geoscientists, Berlin-New York 4 : 327-346.
- PICKFORD, M. 1987. Concordance entre la paléontologie continentale de l'Est africain et les évènements paléo-océanographiques au Néogène. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris série II* 304(12) : 675-678.
- PICKFORD, M. 1997. Interplay between global tectonics and the palaeobiosphere during the Cainozoic Era. *In* E. Aguirre, J. Morales et D. Soria (eds.), *Registros fosiles e historia de la Tierra*. Complutense, Madrid : 27-55
- QUADE, J. et T. E. CERLING. 1995. Expansion of C4 grasses in the Late Miocene of Northern Pakistan: evidence from stable isotopes in paleosols. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 115 : 91-116.
- RABEDER, G. 1984. *Bransatoglis* (Gliridae, Rodentia, Mammalia) aus dem Mittel-miozän von Schönweg bei St. Andrä im Lavantall (Kärnten). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* 11 : 511-519.
- RAUP, D. M. et R. E. CRICK. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* 53(5) : 1213-1227.
- RENAUD, S. 1997. Modalités de l'évolution morphologique: analyse morphologique d'une spécialisation dentaire chez les Murinés, la stephanodontie. Thèse de paléontologie de l'Université de Montpellier II : 101 p.
- RENAUD, S., J. MICHAUX, J.-J. JAEGER et J.-C. AUFRAY. 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Mammalia) molars : non progressive evolutionary pattern in gradual lineage. *Paleobiology* 22(2) : 255-265.
- RENAUD, S., J. MICHAUX, P. MEIN, J.-P. AGUILAR et J.-C. AUFRAY. 1999. Patterns of size et shape differentiation during the evolutionary radiation of the European Miocene murine rodents. *Lethaia* 32 : 61-71.
- RÖGL, F. 1999. Mediterranean and Paratethys palaeogeography during the Oligocene et Miocene. *In* J. Agustí, L. Rook et P. Andrews (eds.), *The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe*. Vol. 1, Hominoid evolution and climatic change in Europe, Cambridge University Press : 8-22.
- ROOK, L. 1992. *Canis monticinensis* sp. nov., a new Canidae (Carnivora, Mammalia) from the late messinian of Italy. *Bollettino della Societa Paleontologica italiana* 31(1) : 151-156.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*, Cambridge University Press : 436 p.
- RÖSSNER, G. E. et K. HEISSIG. 1999. *The Miocene land mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich : 515 p.
- ROY, K. 2001. Analyzing temporal trends in regional diversity: a biogeographic perspective. *Paleobiology* 27(4) : 631-645.
- RUMMEL, M. 1999. Tribe Cricetodontini. *In* G. E. Rössner et K. Heissig (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München : 359-364
- SCHAUB, S. 1925. Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 45 : 1-100.
- SEN, S. 1997. Magnetostratigraphie calibration of the European Neogene mammal chronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 133 : 181-204.
- SEPKOSKI, J. J., R. K. BAMBACH, D. M. RAUP et J. W. VALENTINE. 1981. Phanerozoic marine diversity and fossil record. *Nature* 293 : 425-437.
- SHACKLETON, N.J. et KENNETT, J.P. 1975. Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: oxygen and carbon isotope analyse in DSDP sites 277, 279 and 281. *In* US Government Printing Office (Ed), *Initial Reports Deep Sea Drilling Project*. Washington D.C. 29 : 743-755.
- SIEGERT, M.J. 2001. *Ice Sheets and late quaternary environmental change*. John Wiley & Sons, New York : 231 p.
- SIMPSON, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13 : 57-73.
- SOLSONA, M., C. GILI et J. MARTINELL. 2000. Patterns of changes in the biogeographic distribution of Atlanto-Mediterranean Aporrhaidae (Gastropoda) from the Neogene to the present. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158 : 83-97.

- 
- SPEZZAFERRI, S., J. A. MCKENZIE et A. ISERN. 2002. Linking the oxygen isotope record of late Neogene eustasy to sequence stratigraphic pattern along the Bahamas margin: results from a paleoceanographic study of ODP Leg 166, site 1006 sediments. *Marine Geology* 3051 : 1-26.
- STEHLIN, H.G., 1910. Remarques sur les faunules de mammifères des couches Eocènes et Oligocènes du bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* 9 : 488-520.
- STORCH, G. 1978. Familie Gliridae Thomas, 1897 - Schläfer. In Niethammer, J. B. et Krapp F. (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden 1(1) : 243-258.
- SUC, J.-P. et G. CLAUZON. 1996. La crise de salinité messinienne, une histoire fabuleuse. *Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles* 85(1/2) : 9-23.
- SUC, J.-P., S. FAUQUETTE, M. BESEDIK, A. BERTINI, Z. ZHENG, G. CLAUZON, D. SUBALLYOVA, F. DINIZ, P. QUEZEL, N. FEDDI, M. CLET, E. BESSAIS, N. B. TAOUFIQ, H. MEON ET N. COMBOURIEU-Nebout. 1999. Neogene vegetation changes in West European et West circum-Mediterranean areas. In J. Agustí, L. Rook et P. Andrews (eds.), *The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe*. Vol. 1, Hominoid evolution and climatic change in Europe, Cambridge University Press : 378-388.
- TOBIEN, H. 1977. Ein Gewöllrest mit *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Öhningen (Baden-Württemberg). *Berichte Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau* 67 : 359-369.
- VIANEY-LIAUD, M. 1971. Données nouvelles sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* à l'Oligocène en Europe Occidentale. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 273D : 619-622.
- VIANEY-LIAUD, M. 1972. Contribution à l'étude des Cricetidés oligocènes d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 5(1) : 1-44.
- VIANEY-LIAUD, M. 1974. L'anatomie crânienne des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) essai de systématique des Cricetidés oligocènes d'Europe occidentale. *Géologie méditerranéenne* 1(3) : 1974.
- VIANEY-LIAUD, M. 1994. La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe Occidentale et sa descendance oligocène. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 26A : 117-160.
- VIDAL, L., T. BICKERT, G. WEFER ET U. RÖHL. 2002. Late Miocene sable isotope stratigraphy of SE Atlantic ODP Site 1085: Relation to Messinian events. *Marine Geology* 180 : 71-85.
- VINCENT, E. et W. H. BERGER. 1985. Carbon dioxide et polar cooling in the Miocene : the Monterey hypothesis. In E. T. Sundquist et W. S. Broecker (eds.), *The carbon cycle and atmospheric CO<sub>2</sub>*. American Geophysical Union Monograph, 32 : 455-468.
- VILLEGER, M. et J. ANDRIEUX. 1987. Phases tectoniques post-éocène et structuration polyphasée du panneau de couverture nord provençal (Alpes externes méridionales). *Bulletin de la Société géologique de France* 8(1) : 147-156.
- WEBB, S. D. et N. D. OPDYKE. 1995. Global climatic influence on cenozoic land mammal faunas. In *Effects of past global change on life*. Studies in Geophysics. National Academy Press, Washington : 184-208.
- WEERD, A. VAN DE et R. DAAMS. 1978. Quantitative composition of rodent faunas in the Spanish Neogene and paleoecological implications. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 81B(4) : 448-473.
- WEERD, A. VAN DE, R. ADROVER, P. MEIN ET D. SORIA. 1977. A new genus et species of the Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene of South-Western Europe. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 80B(5) : 429-439.
- WILSON, R. W. 1935. Cricetine-like rodents from the Sespe Eocene of California. *Proceedings of National Academy of Sciences* 21(1) : 26-32.
- WILSON, D. E. et D. A. M. REEDER. 1993. *Mammal species of the world*. A taxonomic et geographic reference. American Association of Mammalogists, Washington : 1207 p.
- WOLFE, J. A. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in Northern hemisphere. *American Scientist* 66 : 694-703.
- WOLFE, J. A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. In E. T. Sundquist et W. S. Broecker (eds.), *The carbon cycle et atmospheric CO<sub>2</sub>*. American Geophysical Union Monograph, 32 : 357-375.

- WOODRUFF, F. 1985. Changes in Miocene deep-sea benthic foraminiferal distribution in the Pacific Ocean: relationship to paleoceanography. *In* The Miocene Ocean: Paleoceanography and Biogeography. Geological Society of America Memoire 163 : 131-176.
- WOODRUFF, F. et SAVIN, S. 1991. Mid-Miocene isotope stratigraphy in deep sea: high-resolution correlations, paleoclimatic cycles, and sediment preservation. *Paleoceanography* 6 : 755-806.
- WOODRUFF, F., SAVIN, S. et DOUGLAS, R.G. 1981. Miocene stable isotope record: a detailed deep Pacific Ocean study and its paleoclimatic implications. *Science* 212 : 665-668.
- WU, W. 1982. Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). *Zitteliana* 9 : 37-80.
- WU, W. 1990. Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 30 : 65-105.
- WU, W. 1993. Neue Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. *Documenta Naturae* 81 : 1-149.
- ZACHOS, J. C., B. P. FLOWER ET H. PAUL. 1997. Orbitally paced climate oscillation across the Oligocene/miocene boundary. *Nature* 388 : 567-570.
- ZACHOS, J. C., N. J. SHACKLETON, J. S. REVENAUGH, H. PÄLIKE ET B. P. FLOWER. 2001. Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science* 292(5515) : 274-278.
- ZHENG, Z. 1990. Végétations et climats néogènes des alpes maritimes Franco-Italiennes d'après les données de l'analyse palynologique. *Paléobiologie continentale* 17 : 217-244.



# Planches

---

## Planche 1

### *Democricetodon affinis*, La Grive M (FSL)

1	-	M1 senestre (FSL)
2	-	M1 senestre (FSL)
3	-	M1 senestre (FSL)
4	-	M1 senestre (FSL)
5	-	M1 senestre (FSL)
6	-	m1 dextre (FSL)
7	-	m1 senestre (FSL)
8	-	m1 dextre (FSL)
9	-	M2 senestre (FSL)
10	-	m2 senestre (FSL)
11	-	M3 dextre (FSL)
12	-	m3 senestre (FSL)

### *Democricetodon affinis*, Vieux-Collonges (FSL)

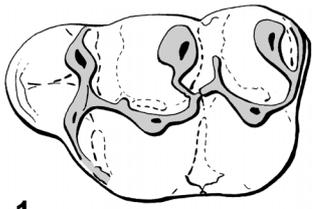
13	-	M1 senestre (FSL)
14	-	M1 senestre (FSL)
15	-	m1 senestre (FSL)
16	-	M2 dextre (FSL)
17	-	m2 senestre (FSL)
18	-	M3 senestre (FSL)
19	-	m3 senestre (FSL)

### *Democricetodon* aff. *affinis*, Langenmoosen (MNH)

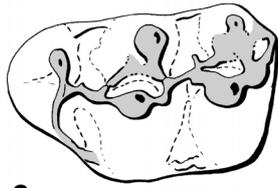
20	-	M1 senestre (MNH)
21	-	M1 dextre (MNH)
22	-	m1 senestre (MNH)
23	-	m1 dextre (MNH)
24	-	m1 senestre (MNH)
25	-	M2 senestre (MNH)
26	-	M2 senestre (MNH)
27	-	m2 dextre (MNH)
28	-	m2 senestre (MNH)
29	-	M3 senestre (MNH)
30	-	M3 senestre (MNH)
31	-	m3 dextre (MNH)
32	-	m3 dextre (MNH)

### *Democricetodon* aff. *freisingensis*, La Grive M (FSL)

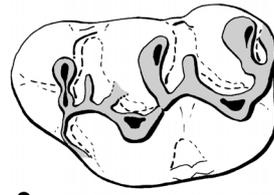
33	-	M1 dextre
34	-	m1 dextre
35	-	M2 senestre
36	-	m2 senestre
37	-	M3 dextre



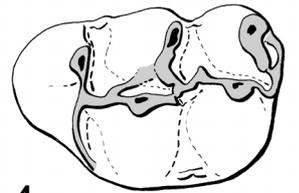
1



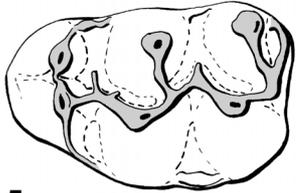
2



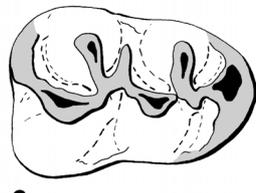
3



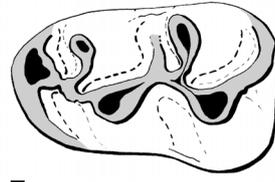
4



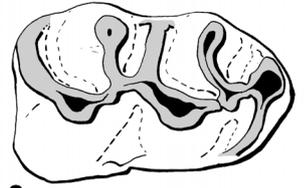
5



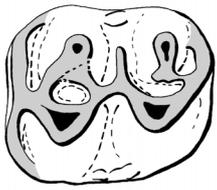
6



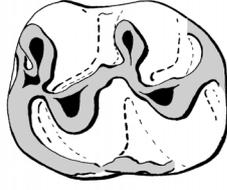
7



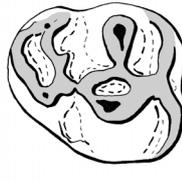
8



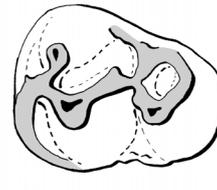
9



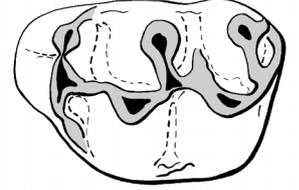
10



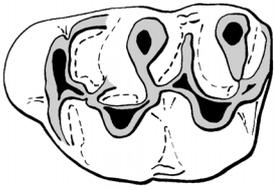
11



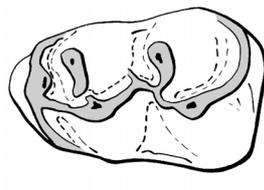
12



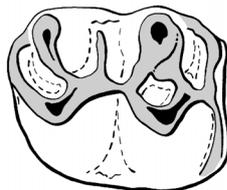
13



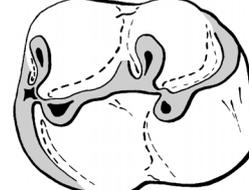
14



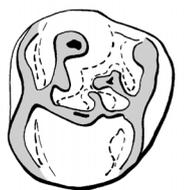
15



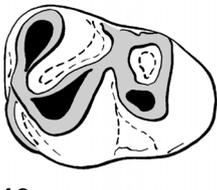
16



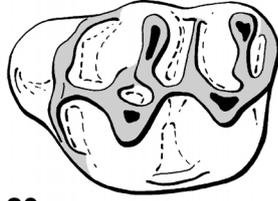
17



18



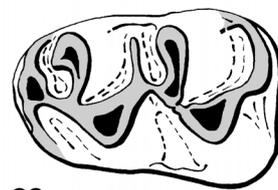
19



20



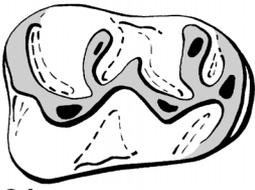
21



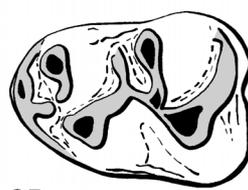
22



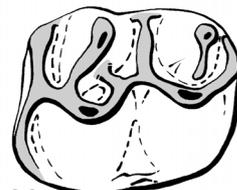
23



24



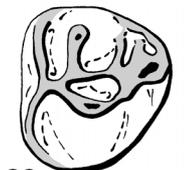
25



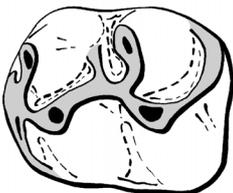
26



27



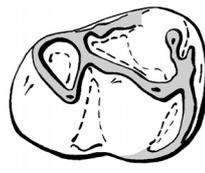
28



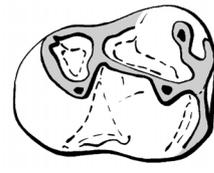
29



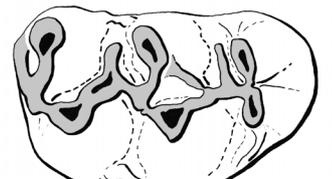
30



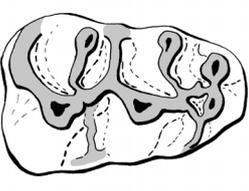
31



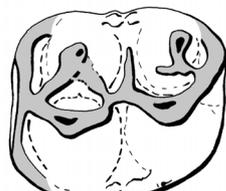
32



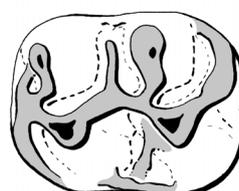
33



34



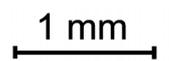
35



36



37



---

**planche 2**

*Democricetodon* aff. *freisingensis*, CD 24 (FSL)

1	-	M1 senestre
2	-	M1 dextre
3	-	m1 dextre
4	-	m1 senestre
5	-	M2 dextre
6	-	m2 senestre
7	-	M3 dextre
8	-	m3 senestre

*Democricetodon* aff. *gracilis*, Sansan (BSL)

9	-	M1 senestre
10	-	M3 senestre
11	-	M1 senestre
12	-	M1 senestre
13	-	m1 dextre
14	-	m1 dextre
15	-	M2 senestre
16	-	m2 senestre
17	-	m3 dextre

*Democricetodon brevis*, La Grive M (FSL)

18	-	M1 senestre
19	-	m1 senestre
20	-	m2 senestre
21	-	M2 senestre
22	-	M3 dextre
23	-	m3 dextre

*Democricetodon* cf. *brevis*, Giggenhausen (MNH)

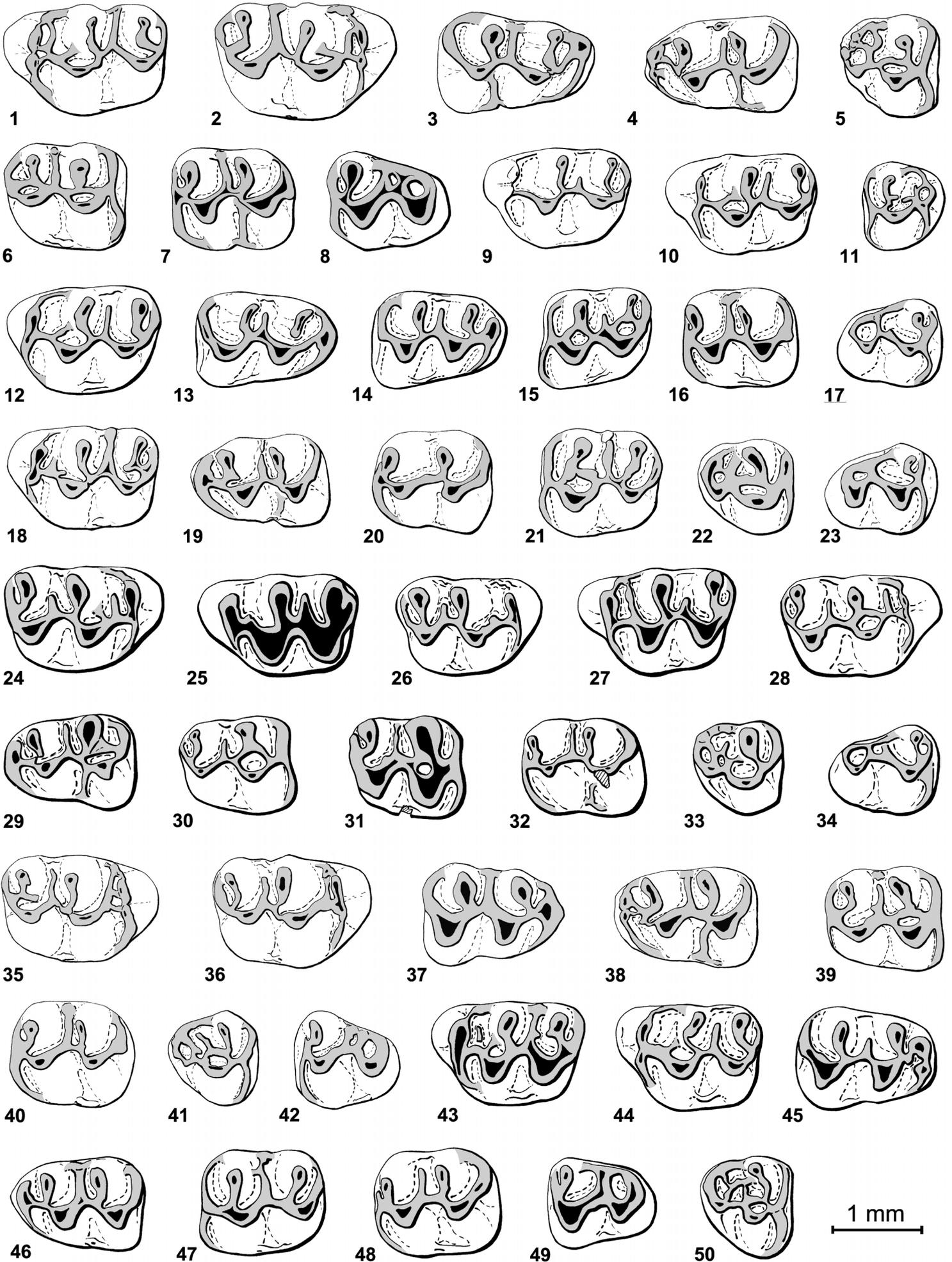
24	-	M1 dextre
25	-	M1 senestre
26	-	M1 dextre
27	-	M1 senestre
28	-	M1 dextre
29	-	m1 senestre
30	-	M2 dextre
31	-	M2 dextre
32	-	m2 senestre
33	-	M3 dextre
34	-	m3 dextre

*Democricetodon* aff. *brevis*, CD24 (FSL)

35	-	M1 dextre
36	-	M1 dextre
37	-	m1 dextre
38	-	m1 senestre
39	-	M2 dextre
40	-	m2 senestre
41	-	M3 dextre
42	-	m3 senestre

*Democricetodon* aff. *brevis*, Anwil (BSL)

43	-	M1 senestre
44	-	M1 senestre
45	-	m1 dextre
46	-	m1 senestre
47	-	M2 senestre
48	-	m2 senestre
49	-	m3 senestre
50	-	M3 dextre



---

### Planche 3

#### *Democricetodon gracilis*, Ziemetshausen (MNH)

1	-	M1 senestre
2	-	m1 senestre
3	-	M2 senestre
4	-	m2 senestre
5	-	M3 senestre

#### *Democricetodon gracilis*, Vermes 1 (BSL)

6	-	M1 dextre
7	-	m1 senestre
8	-	m1 dextre
9	-	m2 dextre
10	-	M3 dextre
11	-	m3 senestre

#### *Democricetodon gracilis*, Ebershausen (MNH)

12	-	m1 dextre
13	-	m1 senestre
14	-	M2 senestre
15	-	M2 dextre
16	-	m2 senestre
17	-	m3 dextre

#### *Democricetodon gracilis*, Sandelshausen (MNH)

18	-	M1 dextre
19	-	M1 dextre
20	-	M1 dextre
21	-	m1 senestre
22	-	m1 senestre
23	-	M2 dextre
24	-	m2 senestre
25	-	m2 senestre

#### *Democricetodon gracilis*, Puttenhausen (MNH)

26	-	m1 dextre
27	-	m1 senestre
28	-	m1 dextre
29	-	m1 dextre

#### *Democricetodon gracilis*, Edelstetten (MNH)

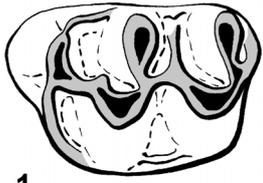
30	-	M1 senestre
31	-	m1 dextre
32	-	M2 senestre
33	-	m3 senestre

#### *Democricetodon gracilis*, Vieux-Collonges (FSL)

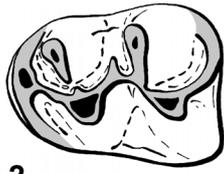
34	-	M1 senestre
35	-	m1 senestre
36	-	M2 dextre
37	-	M3 dextre
38	-	m3 senestre

#### *Democricetodon* aff. *mutilus*, Vieux-Collonges (FSL)

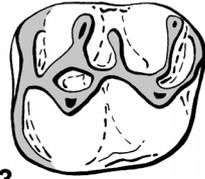
39	-	m1 senestre
40	-	M1 dextre
41	-	M2 dextre
42	-	m2 dextre
43	-	m3 senestre
44	-	M3 senestre



1



2



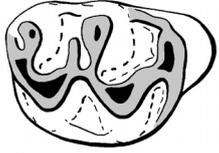
3



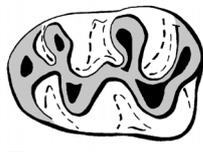
4



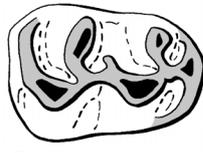
5



6



7



8



9



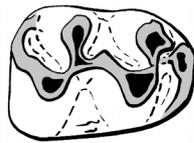
10



11



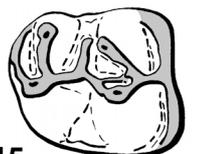
12



13



14



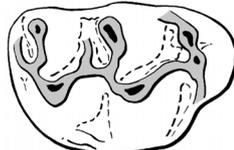
15



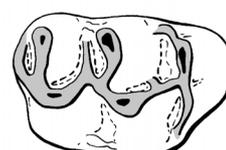
16



17



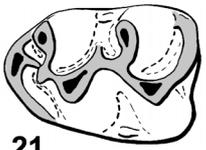
18



19



20



21



22



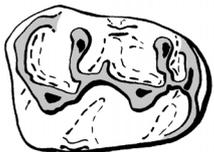
23



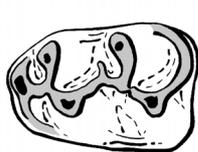
24



25



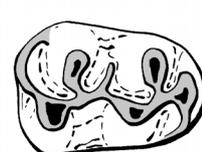
26



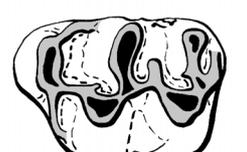
27



28



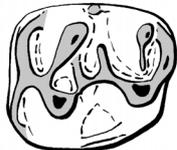
29



30



31



32



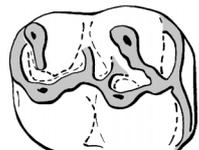
33



34



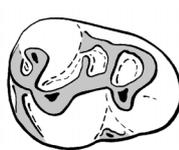
35



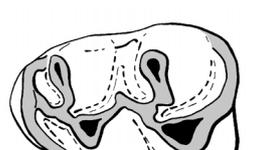
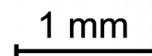
36



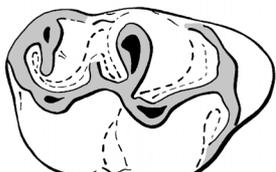
37



38



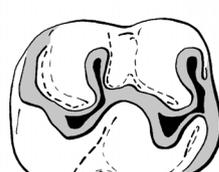
39



40



41



42



43



44

---

#### Planche 4

##### *Democracetodon cf. mutilus*, Giggenhausen (MNH)

- 1 - M1 dextre
- 2 - m1 dextre
- 3 - m1 dextre
- 4 - m2 senestre
- 5 - m2 dextre

##### *Democracetodon mutilus*, Vermes 1 (BSL)

- 6 - M1 senestre
- 7 - M1 dextre
- 8 - m1 dextre
- 9 - M2 senestre
- 10 - m2 dextre
- 11 - M3 senestre
- 12 - m3 dextre

##### *Democracetodon mutilus*, Puttenham (MNH)

- 13 - M1 dextre
- 14 - M1 senestre
- 15 - M1 senestre
- 16 - M1 dextre
- 17 - m1 senestre
- 18 - m1 dextre
- 19 - m1 dextre
- 20 - M2 dextre
- 21 - M2 senestre
- 22 - m2 dextre
- 23 - M3 senestre
- 24 - M3 dextre
- 25 - m3 dextre
- 26 - m3 senestre

##### *Democracetodon mutilus*, Edelstetten (MNH)

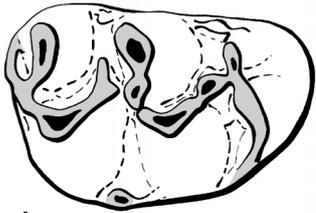
- 27 - m1 senestre
- 28 - M2 senestre

##### *Democracetodon cf. mutilus*, Bellenberg 2 (MNH)

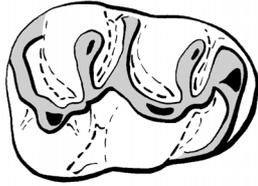
- 29 - M1 dextre
- 30 - m1 dextre
- 31 - M2 senestre
- 32 - m2 senestre
- 33 - M3 senestre
- 34 - m3 dextre

##### *Democracetodon cf. mutilus*, Bellenberg 1 (MNH)

- 35 - M1 dextre
- 36 - m1 senestre
- 37 - M3 senestre
- 38 - m1 dextre
- 39 - M2 dextre
- 40 - m2 dextre
- 41 - M3 senestre
- 42 - m3 senestre



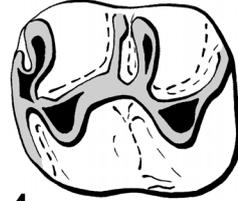
1



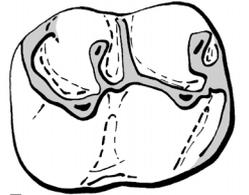
2



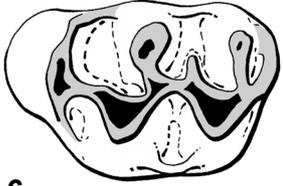
3



4



5



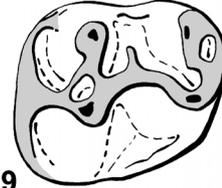
6



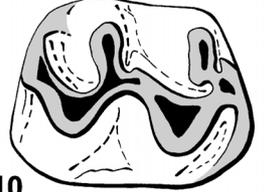
7



8



9



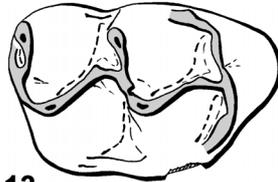
10



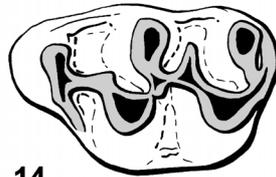
11



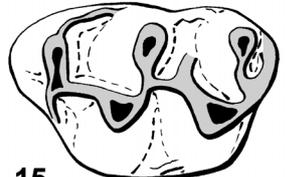
12



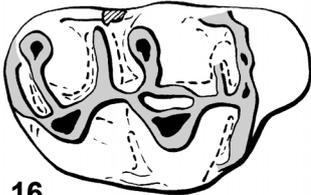
13



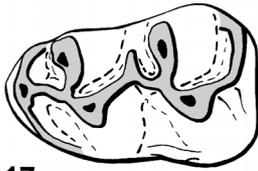
14



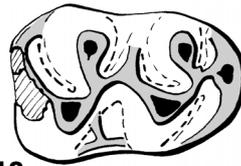
15



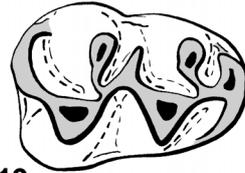
16



17



18



19



20



21



22



23



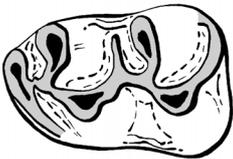
24



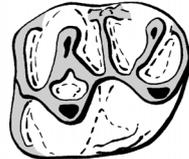
25



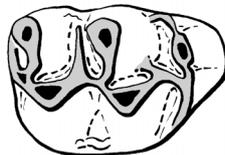
26



27



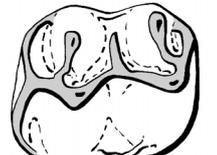
28



29



30



31



32



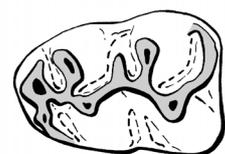
33



34



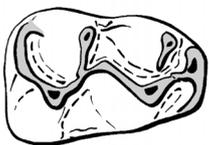
35



36



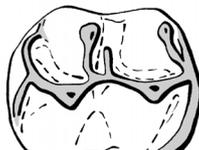
37



38



39



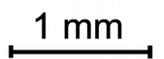
40



41



42



---

## Planche 5

### *Democricetodon mutilus*, Mohrenmoosen (MNH)

1	-	M1 dextre
2	-	M1 dextre
3	-	m1 dextre
4	-	m1 dextre
5	-	M2 dextre
6	-	m2 dextre
7	-	m3 dextre

### *Democricetodon mutilus*, Ebershausen (MNH)

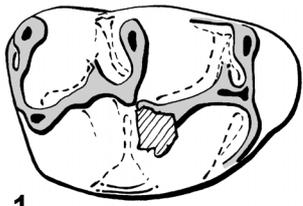
8	-	M1 dextre
9	-	M1 dextre
10	-	M2 dextre
11	-	M1 senestre
12	-	m1 senestre
13	-	m1 senestre
14	-	M2 senestre
15	-	m2 dextre
16	-	m2 dextre
17	-	m2 senestre
18	-	m3 dextre

### *Democricetodon mutilus*, Sandelshausen (MNH)

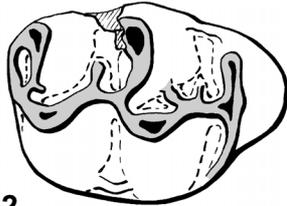
19	-	M1 dextre
20	-	M1 dextre
21	-	M1 dextre
22	-	m1 dextre
23	-	m1 dextre
24	-	m1 senestre
25	-	M2 senestre
26	-	m2 senestre
27	-	M3 senestre
28	-	m3 senestre
29	-	m3 dextre

### *Democricetodon cf. mutilus*, Vermes 2 (BSL)

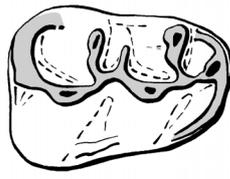
30	-	M1 senestre
31	-	M3 senestre
32	-	m1 senestre
33	-	M1 dextre
34	-	m1 dextre
35	-	M3 senestre
36	-	m3 senestre
37	-	M2 senestre
38	-	m2 dextre



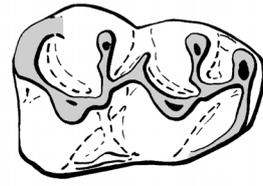
1



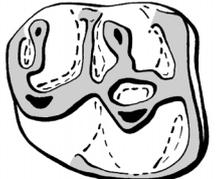
2



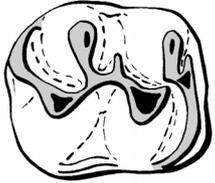
3



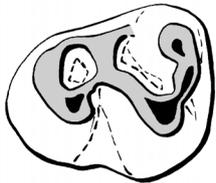
4



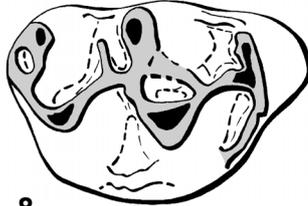
5



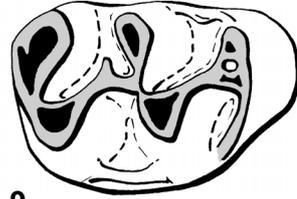
6



7



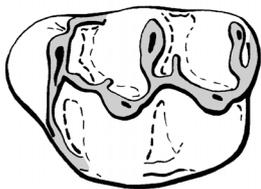
8



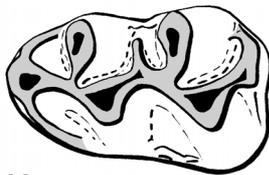
9



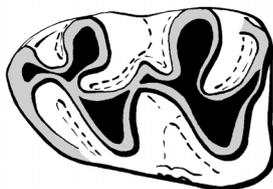
10



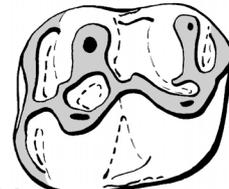
11



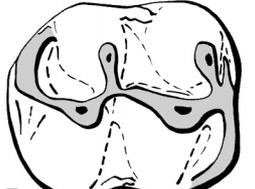
12



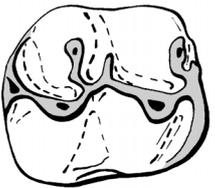
13



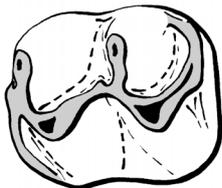
14



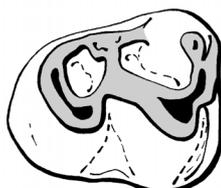
15



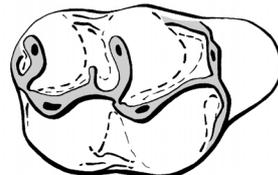
16



17



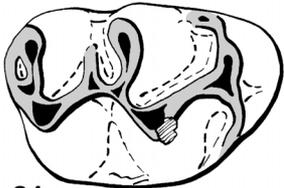
18



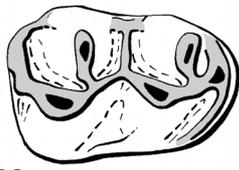
19



20



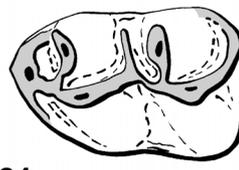
21



22



23



24



25



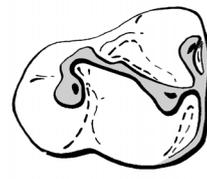
26



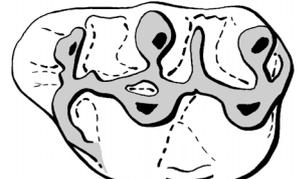
27



28



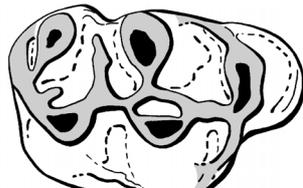
29



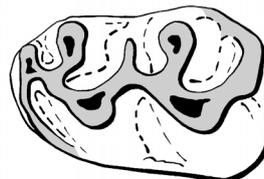
30



31



32



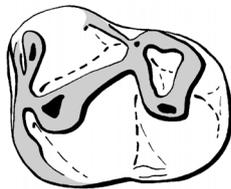
33



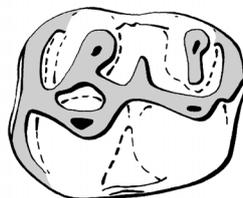
34



35



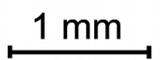
36



37



38



---

## Planche 6

### *Democricetodon gaillardi*, Anwil (BSL)

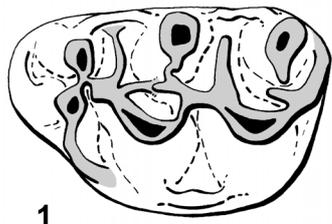
1	-	M1 senestre
2	-	M1 dextre
3	-	M1 senestre
4	-	m1 dextre
5	-	m1 dextre
6	-	m1 senestre
7	-	M2 senestre
8	-	m2 senestre
9	-	m3 senestre
10	-	M3 senestre
11	-	M3 senestre

### *Democricetodon gaillardi*, Sansan (BSL)

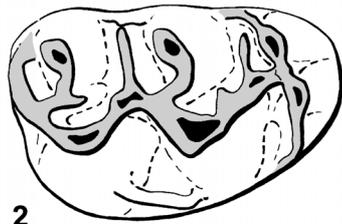
12	-	M1 dextre
13	-	M1 senestre
14	-	M1 senestre
15	-	M1 dextre
16	-	M1 dextre
17	-	m1 dextre
18	-	m1 dextre
19	-	M3 dextre
20	-	M2 dextre
21	-	m2 dextre
22	-	m1 dextre
23	-	m1 dextre
24	-	m3 dextre
25	-	m3 dextre

### *Democricetodon fourensis*, Vermes 2 (BSL)

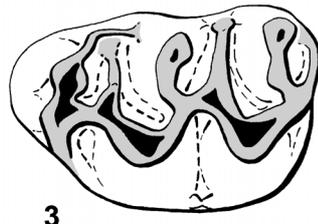
26	-	M1 dextre
27	-	M1 dextre
28	-	M2 dextre
29	-	M3 senestre
30	-	m1 dextre
31	-	m1 senestre
32	-	M2 senestre
33	-	M2 senestre
34	-	m2 dextre
35	-	m2 senestre
36	-	M3 senestre
37	-	m3 senestre
38	-	m3 senestre



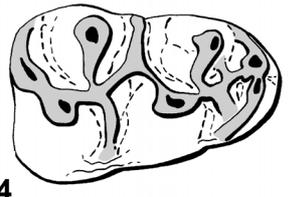
1



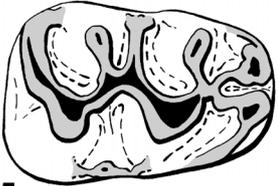
2



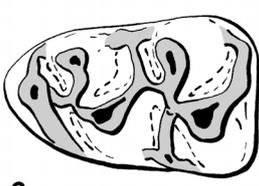
3



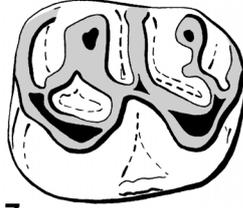
4



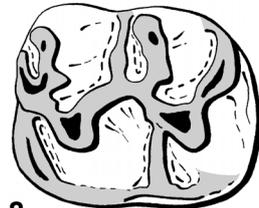
5



6



7



8



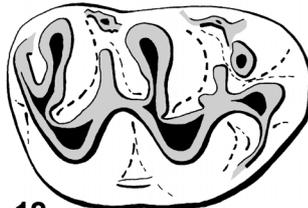
9



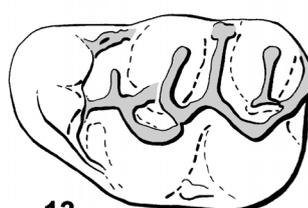
10



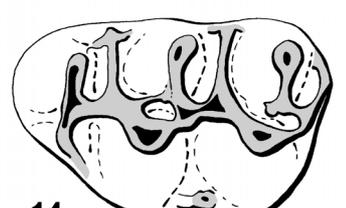
11



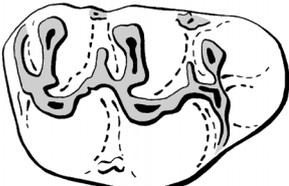
12



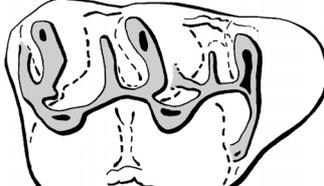
13



14



15



16



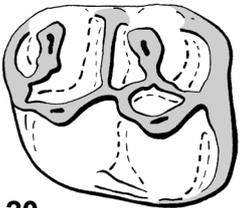
17



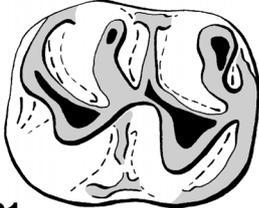
18



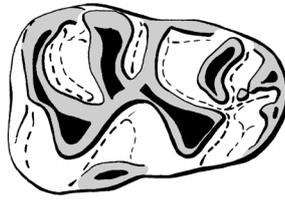
19



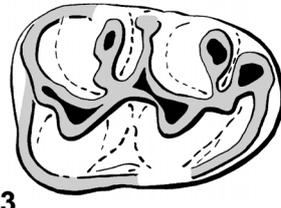
20



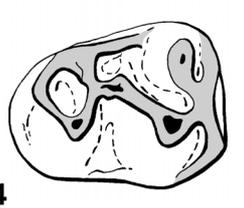
21



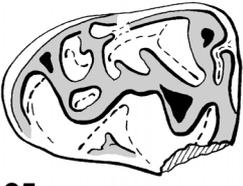
22



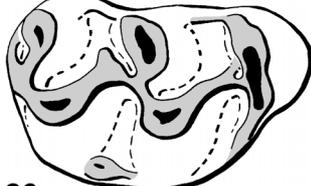
23



24



25



26



27



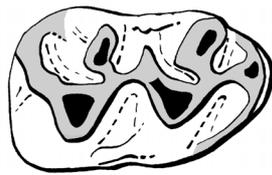
28



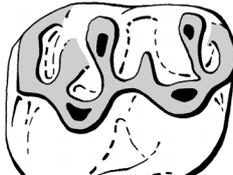
29



30



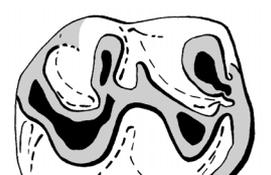
31



32



33



34



35



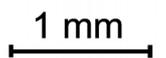
36



37



38



---

## Planche 7

### *Democricetodon freisingensis*, Giggenhausen (MNH)

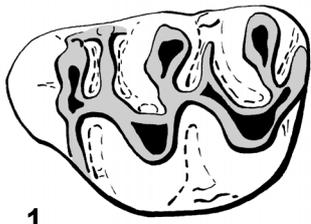
1	-	M1 senestre
2	-	M1 dextre
3	-	M1 dextre
4	-	M3 senestre
5	-	M3 senestre
6	-	M1 senestre
7	-	M1 dextre
8	-	m1 senestre
9	-	m2 dextre
10	-	M3 senestre
11	-	m1 senestre
12	-	m1 senestre
13	-	M2 dextre
14	-	m2 senestre
15	-	m2 dextre
16	-	M1 dextre
17	-	m3 dextre
18	-	m3 senestre

### *Democricetodon fourensis*, CD24 (FSL)

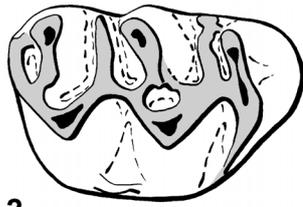
19	-	M2 dextre
20	-	M3 dextre
21	-	M1 dextre
22	-	M1 dextre
23	-	m1 dextre
24	-	m2 senestre
25	-	m3 senestre

### *Oryzomys flavescence*, Vénéuela (BSL)

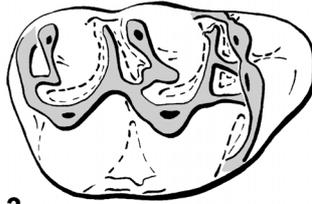
30	-	M1 senestre
31	-	M1 senestre
32	-	M1 dextre
33	-	M1 dextre
34	-	M1 dextre
35	-	M1 dextre
36	-	M1 dextre
37	-	M1 dextre
38	-	m1 dextre
39	-	m1 dextre
40	-	m1 dextre
41	-	m1 dextre
42	-	m1 dextre
43	-	m1 dextre
44	-	m1 senestre
45	-	M1 dextre



1



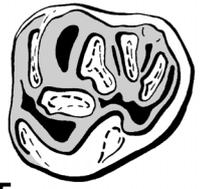
2



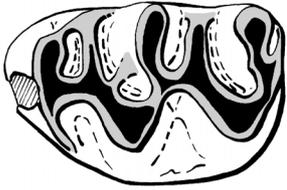
3



4



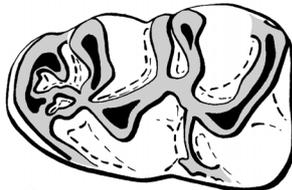
5



6



7



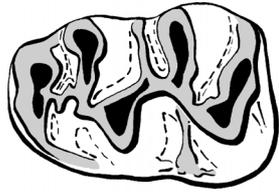
8



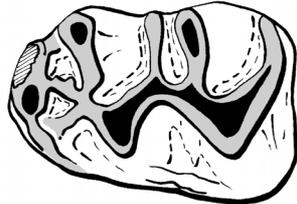
9



10



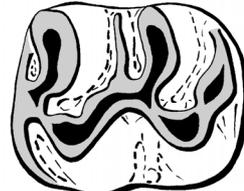
11



12



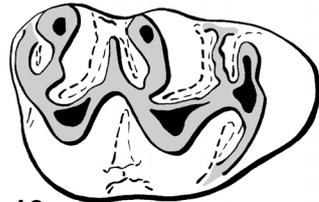
13



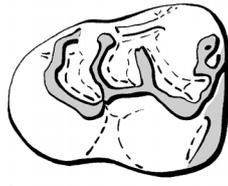
14



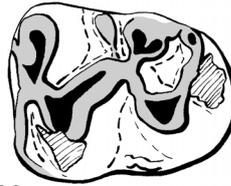
15



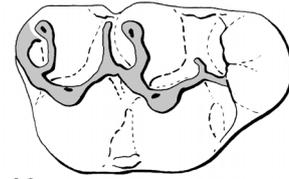
16



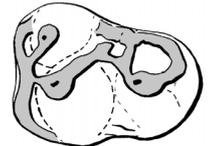
17



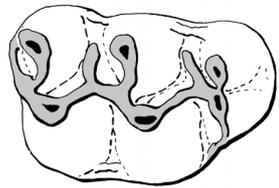
18



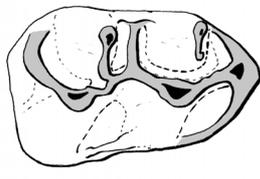
19



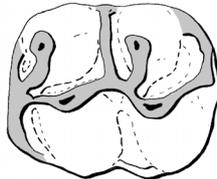
20



21



22



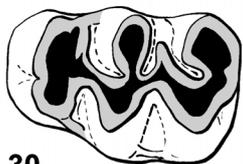
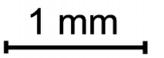
23



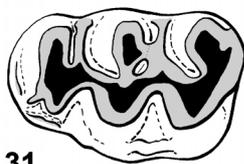
24



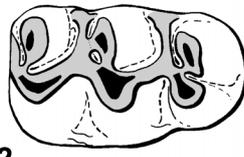
25



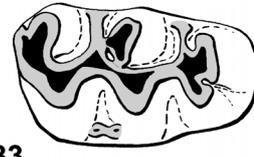
30



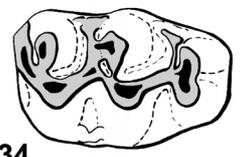
31



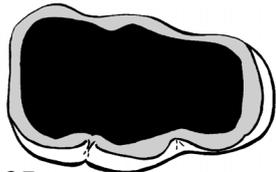
32



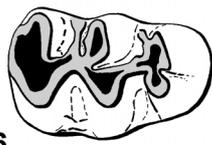
33



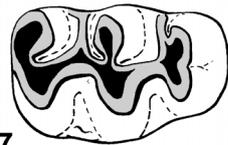
34



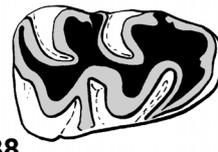
35



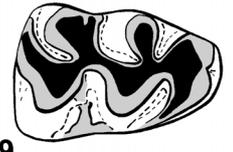
36



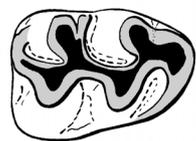
37



38



39



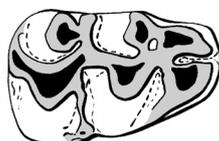
40



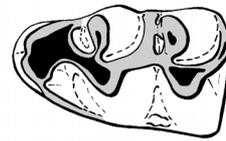
41



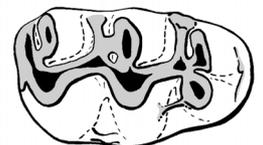
42



43



44



45



# **Annexes**

---

**Annexe 1** : p. 229

Mesures des dents de *Oryzomys Flavescens* des collections de Bâle. Pour chaque crâne, chaque dent a été mesurée ainsi que l'ensemble des rangées dentaires. Pour chaque individu est indiqué le numéro de référence dans les collections de Bâle (N), le sexe de l'animal (S) avec femelle (F), male (M) et le matériel dont le sexe n'est pas indiqué (?). Les mesures de dents de gauche (g) et de droite (d) sont différenciées pour chaque individu.

Les mensurations sont indiquées selon le code suivant :

M1-première molaire supérieure ; M2-deuxième molaire supérieure ; M3-troisième molaire supérieure ; m1-première molaire inférieure ; m2-deuxième molaire inférieure ; m3-troisième molaire inférieure ; Mx-maxillaire, rangée de dents supérieures ; Md-mandibule, rangée de dents inférieures ; L-longueur ; l-largeur.

**Annexe 2** : p. 230

Liste, arrêtée au 01/01/2002, des 641 localités utilisée dans l'étude du chapitre « Contrôle de la biodiversité et contexte paléobiogéographique ». Les localités sont classées par biozone, par pays et par région.

Certains bassins sédimentaires ou certaines régions très proches les unes des autres, ne présentant individuellement pas assez de localités pour une étude de la biodiversité, ont été regroupés sous un même ensemble. Ces ensembles ont par la suite été traités comme des régions à part entière.

Ainsi sont regroupés dans cette liste :

- en Allemagne, le Baden-Württemberg et la Bavière (Bayern)
- en France, les régions Languedoc et Roussillon
- en Espagne, la région de Madrid et le Bassin de Guadalajara ; les bassins de Teruel, Calatayud et Daroca ; les bassins de Castellon, Alcoy et Valencia ; les bassins de Alicante et Murcia ; les régions du Vallès-Penedès et de S. Urgell ; les bassins de Jucar et Albacete ; la région de Grenade et les bassins de Guadix-Baza, Cadiz et Cordoba
- en Europe de l'Est, la beaucoup plus faible densité des gisements à amené à les regrouper par pays.

Cette liste est suivie des références correspondantes (annexe 3)

**Annexe 3** : p. 241

Références bibliographiques des listes fauniques des gisements de l'annexe 2.

## Annexe 1

N°	s	M1		M2		M3		m1		m2		m3		Mx		Md	
		L	I	L	I	L	I	L	I	L	I	L	I	L	I	L	I
3088	F	1,710	1,096	1,178	1,075	0,868	0,902	1,593	1,014	1,198	1,045	1,136	0,851	3,582	1,096	3,782	1,045
	g	1,706	1,098	1,161	1,040	0,833	0,884	1,562	1,002	1,135	1,028	1,094	0,899	3,605	1,098	3,757	1,028
3109	F	1,616	1,084	1,154	1,051	0,883	0,894	1,590	0,994	1,214	0,999	1,140	0,835	3,545	1,084	3,712	0,999
	g	1,655	1,062	1,135	1,062	0,878	0,893	1,553	0,986	1,207	1,008	1,125	0,883	3,532	1,062	3,711	1,008
3087	M	1,723	1,103	1,262	1,130	0,911	0,945	1,557	1,026	1,219	1,042	1,112	0,899	3,730	1,130	3,811	1,042
	g	1,764	1,134	1,247	1,115	0,883	0,954	1,603	1,012	1,220	1,034	1,143	0,903	3,709	1,134	3,844	1,034
3111	F	1,684	1,120	1,183	1,068	0,852	0,912	1,602	0,997	1,231	0,997	1,048	0,917	3,643	1,120	3,756	0,997
	g	1,730	1,090	1,225	1,060	0,892	0,937	1,596	0,980	1,172	0,976	1,077	0,899	3,690	1,090	3,748	0,980
3110	M	1,405	0,898	0,972	0,883	0,756	0,758	1,328	0,832	0,963	0,840	0,948	0,744	3,079	0,898	3,134	0,840
	g	1,372	0,874	0,978	0,872	0,738	0,756	1,261	0,841	1,020	0,855	0,959	0,746	3,027	0,874	3,126	0,855
3113	F	1,679	1,035	1,066	1,029	0,807	0,890	1,527	0,944	1,176	0,963	1,098	0,859	3,507	1,035	3,646	0,963
	g	1,665	1,058	1,114	1,023	0,844	0,854	1,538	0,971	1,170	0,976	1,065	0,860	3,480	1,058	3,628	0,976
3112	? d	1,683	1,038	1,138	1,026	0,785	0,850	1,483	0,962	1,138	0,967	1,069	0,838	3,470	1,038	3,611	0,967
	g	1,687	1,021	1,125	1,004	0,824	0,854	1,468	0,952	1,146	0,963	1,055	0,815	3,514	1,021	3,572	0,963
4942	F	1,567	1,030	1,135	1,037	0,866	0,889	1,415	0,953	1,168	0,951	1,056	0,843	3,444	1,037	3,571	0,953
	g	1,568	1,052	1,166	1,046	0,847	0,867	1,441	0,947	1,188	0,963	1,048	0,838	3,435	1,052	3,550	0,963
4943	M	1,588	0,955	1,150	0,954	0,812	0,820	1,452	0,854	1,144	0,857	1,078	0,752	3,445	0,955	3,605	0,857
	g	1,619	0,977	1,125	0,981	0,813	0,827	1,462	0,879	1,139	0,904	1,057	0,798	3,490	0,981	3,577	0,904
3104	F	1,746	1,066	1,215	1,027	0,869	0,922	1,603	1,010	1,247	0,996	1,066	0,893	3,690	1,066	3,799	1,010
	g	1,750	1,072	1,246	1,079	0,868	0,862	1,627	1,018	1,277	1,006	1,080	0,893	3,686	1,079	3,782	1,018
3099	? d	1,737	1,150	1,213	1,061	0,861	0,902	1,594	1,008	1,211	1,002	1,090	0,891	3,631	1,150	3,815	1,008
	g	1,732	1,138	1,166	1,048	0,876	0,868	1,589	1,004	1,181	1,026	1,101	0,875	3,598	1,138	3,787	1,026
3092	d	1,591	0,976	1,105	0,965	0,800	0,824	1,496	0,906	1,126	0,922	1,006	0,800	3,346	0,976	3,559	0,922
	g	1,574	0,986	1,146	0,945	0,783	0,776	1,500	0,910	1,116	0,922	1,010	0,785	3,362	0,986	3,567	0,922
3091	M	1,700	1,108	1,196	1,137	0,904	0,902	1,562	0,980	1,211	0,996	1,079	0,861	3,632	1,137	3,763	0,996
	g	1,747	1,116	1,192	1,104	0,868	0,899	1,588	1,000	1,194	1,027	1,098	0,886	3,635	1,116	3,768	1,027
3105	? d	1,749	1,072	1,186	1,056	0,900	0,937	1,536	0,953	1,200	0,978	1,090	0,868	3,747	1,072	3,713	0,978
	g	1,738	1,043	1,185	1,058	0,903	0,902	1,526	0,984	1,189	0,949	1,108	0,826	3,734	1,058	3,685	0,984
3100	F	1,466	0,919	1,010	0,911	0,731	0,760	1,276	0,839	1,008	0,843	0,901	0,759	3,058	0,919	3,152	0,843
	g	1,447	0,924	0,958	0,912	0,718	0,778	1,308	0,854	1,023	0,852	0,905	0,749	3,042	0,924	3,169	0,854
3095	M	1,680	1,101	1,144	1,082	0,826	0,860	1,566	0,999	1,212	1,006	1,127	0,880	3,563	1,101	3,766	1,006
	g	1,712	1,109	1,171	1,091	0,813	0,864	1,522	0,988	1,195	1,016	1,097	0,872	3,544	1,109	3,744	1,016
3090	? d	1,744	1,033	1,144	1,045	0,879	0,912	1,550	0,936	1,200	0,924	1,091	0,849	3,659	1,045	3,752	0,936
	g	1,707	1,046	1,164	0,993	0,909	0,918	1,524	0,908	1,188	0,924	1,090	0,810	3,622	1,046	3,720	0,924
3106	? d	1,674	1,038	1,158	1,047	0,858	0,912	1,749	1,011	1,262	1,029	1,196	0,844	3,564	1,047	4,148	1,029
	g	1,666	1,020	1,150	1,042	0,790	0,887	1,746	1,064	1,282	1,054	1,160	0,835	3,514	1,064	4,146	1,064
3101	M	1,980	1,150	1,211	1,084	0,943	1,018	1,737	0,986	1,276	0,958	1,245	0,892	4,040	1,150	4,232	0,986
	g	1,930	1,146	1,138	1,095	0,941	0,985	1,718	0,986	1,218	1,006	1,242	0,886	3,927	1,146	4,181	1,006
3096	F	1,587	0,981	1,127	0,985	0,824	0,849	1,446	0,890	1,095	0,942	1,032	0,841	3,420	0,985	3,542	0,942
	g	1,608	1,000	1,106	0,991	0,819	0,835	1,468	0,872	1,134	0,911	1,062	0,815	3,401	1,000	3,533	0,911
3093	F	1,546	0,971	1,055	0,957	0,788	0,832	1,443	0,916	1,114	0,924	1,031	0,819	3,320	0,971	3,550	0,924
	g	1,565	0,989	1,054	0,982	0,814	0,851	1,486	0,865	1,128	0,899	1,065	0,810	3,327	0,989	3,593	0,899
3107	M	1,670	1,015	1,142	0,989	0,835	0,881	1,522	0,968	1,200	0,957	1,086	0,886	3,541	1,015	3,710	0,968
	g	1,694	1,010	1,130	0,990	0,855	0,857	1,512	0,944	1,209	0,950	1,076	0,853	3,582	1,010	3,675	0,950
3102	F	1,761	1,023	1,152	1,008	0,859	0,882	1,531	0,938	1,180	0,962	1,140	0,815	3,618	1,023	3,783	0,962
	g	1,784	1,042	1,202	1,016	0,866	0,890	1,506	0,946	1,182	0,964	1,129	0,814	3,673	1,042	3,775	0,964
3097	F	1,646	1,030	1,120	0,990	0,756	0,848	1,478	0,899	1,127	0,908	1,046	0,791	3,397	1,030	3,522	0,908
	g	1,667	1,043	1,093	0,966	0,820	0,834	1,500	0,911	1,118	0,912	1,025	0,794	3,439	1,043	3,542	0,912
3094	F	1,623	1,078	1,208	1,083	0,875	0,900	1,505	1,012	1,225	1,040	1,044	0,897	3,592	1,083	3,714	1,040
	g	1,655	1,050	1,188	1,056	0,848	0,882	1,532	0,996	1,243	1,022	1,084	0,860	3,590	1,056	3,718	1,022
3108	M	1,704	1,095	1,143	1,052	0,809	0,906	1,548	1,005	1,174	0,976	1,074	0,837	3,537	1,095	3,732	1,005
	g	1,684	1,103	1,144	1,086	0,864	0,929	1,565	0,977	1,183	0,972	1,072	0,821	3,528	1,103	3,729	0,977
3103	M	1,618	1,046	1,072	1,022	0,815	0,868	1,485	0,973	1,064	0,959	1,118	0,799	3,424	1,046	3,592	0,973
	g	1,609	1,049	1,081	1,039	0,748		1,483	0,941	1,116	0,955	1,126	0,826	3,364	1,049	3,608	0,955
3098	F	1,589	1,015	1,064	1,007	0,849	0,870	1,506	0,946	1,073	0,942	1,072	0,785	3,424	1,015	3,575	0,946
	g	1,590	1,000	1,055	0,971	0,874	0,846	1,504	0,898	1,077	0,904	1,083	0,841	3,414	1,000	3,537	0,904
3089	F	1,771	1,160	1,246	1,134	0,928	0,953	1,592	1,024	1,165	1,053	1,118	0,938	3,780	1,160	3,786	1,053
	g	1,786	1,140	1,243	1,088	0,916	0,967	1,622	0,990	1,213	1,022	1,108	0,923	3,738	1,140	3,816	1,022
3084	M	1,687	1,104	1,153	1,074	0,809	0,878	1,488	0,968	1,143	0,973	1,088	0,804	3,488	1,104	3,625	0,973
	g	1,660	1,052	1,128	1,039	0,793	0,888	1,442	0,916	1,140	0,954	1,104	0,819	3,456	1,052	3,605	0,954
3086	F	1,698	1,033	1,224	1,057	0,886	0,917	1,597	0,950	1,246	1,004	1,177	0,899	3,623	1,057	3,870	1,004
	g	1,706	1,022														

---

## Annexe 2

### MP 28

#### France

##### Bassin aquitain & Quercy

Pech Desse Remy *et al.*, 1987  
Pech du Fraysse Biochrom'97  
Portal Remy *et al.*, 1987

##### Massif central

Cournon Hugueney, 1997  
Cournon-les-Soumérooux Hugueney, 1997

#### Germany

##### Baden-Württemberg & Bayern

Gaimersheim Fahlbusch, 1970  
Herrlingen 8 Ziegler, 1994

#### Spain

##### Ebro

Fraga W-4 Agustí *et al.*, 1985  
Las Canotas Agustí *et al.*, 1985  
Torrente de Cinca 4,7,18 Agustí *et al.*, 1985

##### Madrid-Guadalajara

Canales Alvarez Sierra *et al.*, 1999  
Carrascosa 1 Daams *et al.*, 1986

##### Teruel-Calatayud-Daroca

Vivel del Rio Hugueney *et al.*, 1987; Alvarez Sierra *et al.*, 1999

#### Switzerland

Fornant 6,7 Burbank *et al.*, 1992  
Le Macheret Engesser *et al.*, 1984  
Moulin de Haut Crêt Engesser *et al.*, 1984  
Paudèze 11 Engesser *et al.*, 1984

### MP 29

#### France

##### Bassin aquitain & Quercy

La Milloque Brunet, 1979

##### Massif central

Les Chauffours Hugueney, 1997  
Mine-des-Rois Hugueney, 1997  
Verneuil Hugueney, 1997

#### Germany

##### Baden-Württemberg & Bayern

Herrlingen 9 Ziegler, 1994

#### Spain

##### Madrid-Guadalajara

Carrascosa 2 Daams *et al.*, 1986  
Parrales Daams *et al.*, 1986; Alvarez Sierra *et al.*, 1999  
Sayatón 1 Alvarez Sierra *et al.*, 1996

##### Teruel-Calatayud-Daroca

Hinojosa de Jarque 2 Cuenca & Canudo, 1994

##### Switzerland

Findreuse 15-18,24-25 Burbank *et al.*, 1992  
Brochene Fluh 19;20 Engesser & Mödden, 1997  
Rickenbach Biochrom'97

### MP 30

#### France

##### Bassin aquitain

Dieupentale Beaudelot & Olivier, 1978  
La Salle "Calcaire à *H. ramondi*" Sigé *et al.*, 1995  
Moissac 2 De Bonis, 1972; Ringeade, 1978  
Thézels Comte, 2000

##### Massif central

Peublanc Hugueney, 1997  
Coderet Biochrom'97  
Gannat - sommet Hugueney, 1997

##### Provence

Venelles Aguilar *et al.*, 1978

#### Germany

##### Baden-Württemberg & Bayern

Burgmagerbein I Hrubesch, 1957; Schalk, 1957; Fahlbusch, 1970; Schmidt-Kitller & Vianey-Liaud, 1979; Mödden, 1993; Deinemann, 1987  
Eggingen-Erdbeerhecke Werner, 1994  
Eggingen-Mittelhart 1,2 Werner, 1994  
Ehrenstein 4 Werner, 1994

##### RheinHessen

Rott bei bonn Mörs, 1995

Spain	
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Sayatón 6	Daams, 1989
Switzerland	
Auboranges	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Brochene Fluh 53	Engesser & Mödden, 1997
Findreuse 8,11,14	Burbank <i>et al.</i> , 1992
Küttigen	Engesser & Mödden, 1997
La Cornalle	Engesser <i>et al.</i> , 1984
La Grangette	Engesser <i>et al.</i> , 1984
La Vaudèze	Engesser <i>et al.</i> , 1984
Rances	Hugueneu & Kissling, 1972
<u>MN 1</u>	
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Pauhliac	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
Moissac	De Bonis, 1972; Hugueneu & Ringeade, 1989
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
La Paillade	Aguilar, 1974
Les Cévennes	Aguilar, 1974
Plaissan	Aguilar, 1977b
<u>Massif central</u>	
Billy-sommet	Hugueneu, 1997
Saulcet	Hugueneu, 1974; Hugueneu, 1997
Germany	
<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
Lautern 2	Ziegler & Werner, 1994
Tomerdigen	Tobien, 1974; Tobien, 1975; Tobien, 1977
Treuchtlingen 2	Dehm, 1978
Ulm-Westtangente	Werner, 1994
Weißenburg 6	Dehm, 1978; Mayr, 1979
<u>Rheinhessen</u>	
Corbículaschichten	Tobien, 1980
Weisenau	Tobien, 1980
Spain	
<u>Ebro</u>	
Autol 1	Cuenca, 1985; Alvarez Sierra, 1987; Cuenca <i>et al.</i> , 1992
Santa Cilia	Alvarez Sierra, 1987; Alvarez Sierra <i>et al.</i> , 1990
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Moncalvillo	Daams <i>et al.</i> , 1987
Parrales	Daams <i>et al.</i> , 1986
Switzerland	
Findreuse 2-4,11,13,22,27,31,33	Burbank <i>et al.</i> , 1992
Bois Genoud	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Boudry 2	Engesser & Mödden, 1997
Les Pierrettes	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Mèbre 570, 630, E3	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Petite Chamberonne	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Sorge	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Wischberg bei Langenthal	Schaub & Huerzeler, 1948; Tobien, 1975
<u>MN 2a</u>	
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Aillas	Hugueneu & Ringeade, 1989
Cocumont	Hugueneu & Ringeade, 1989
Colomier	Duranthon, 1993
Gans	Hugueneu & Ringeade, 1989
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Caunelles	Aguilar, 1974
<u>Massif central</u>	
Chavroches	Hugueneu, 1997
Cluzel	Hugueneu, 1997
Marcoin	Hugueneu, 1997
Montaigu	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
Poncenat	Hugueneu, 1997
<u>Provence</u>	
Lambert	Gigot & Mein, 1973; Hugueneu <i>et al.</i> , 1992
Spain	
<u>Ebro</u>	
Cetina de Aragon	Daams, 1976
Fuenmayor	Martinez Salanova, 1987; Daams, 1990; Cuenca <i>et al.</i> , 1992
Quel 1	Alvarez Sierra, 1987; Lacomba & Martinez Salanova, 1988; Daams, 1990; Cuenca <i>et al.</i> , 1992
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Moheda	Alvarez Sierra, 1987
Vallejo	Daams <i>et al.</i> , 1986

Switzerland	
La Chaux 7	Engesser & Mödden, 1997
Les Bergières	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Messen	Engesser, 1976
<u>MN 2b</u>	
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Balzac	Hugueneu & Ringeade, 1989
Laugnac	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
<u>Bassin Parisien</u>	
Selles-sur-Cher	Ginsburg & Hugueneu, 1980
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Bouzigues 1, 1H	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Lespignan	Aguilar, 1974
Germany	
<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
Schaffhausen 1A	Dehm, 1978
Schaffhausen 1B	Dehm, 1978
<u>RheinHessen</u>	
Budenheim	Tobien, 1980
Frankfurt-Nordbassin	Stefan-Hartl, 1972; Tobien, 1980
Spain	
<u>Ebro</u>	
San Juan	Alvarez Sierra <i>et al.</i> , 1990; Daams, 1990; Cuenca <i>et al.</i> , 1992
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Alcocer 3b	Alvarez Sierra, 1987
Loranca 1	Daams <i>et al.</i> , 1986
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Navarrete del Rio	Adrover, 1978; Daams & Freudenthal, 1981; Sése, 1987
Ramblar 1	Cuenca, 1988; Daams <i>et al.</i> , 1988; Daams, 1990
Switzerland	
Mèbre 698	Engesser <i>et al.</i> , 1993
Vully 1	Engesser & Mödden, 1997
<u>MN 3</u>	
Austria	
Eggenberg-Maigen	Mein, 1989
Czechoslovakia	
Merkur North	Fejfar, 1989
Tuchorice	Fejfar, 1989
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Cestas:Moulin Neuf	Duranthon & Cahuzac, 1997
Crémat-0	Sigé <i>et al.</i> , 1991
Estrepouy	Ginsburg, 1974; Bulot, 1980
Marsolan	Baudelot & Collier, 1982
Navère	Bulot & Ginsburg, 1996
Pessac:Cap-de-Bos inf.	Duranthon & Cahuzac, 1997
St-Vincent-de-Lamonojoie	Bulot & Ginsburg, 1996; Ginsburg & Bulot, 2000
<u>Bassin Parisien</u>	
Chitenay	Ginsburg, 1990; Ginsburg <i>et al.</i> , 2000
La Brosse (Meigné-le-Vicomte)	Ginsburg <i>et al.</i> , 2000
La Termelière, sables inf cont	Ginsburg & Bonneau, 1995
Pontigné, sable gris	Ginsburg & Bonneau, 1995
Sables inf cont, syncl d'Esvres	Ginsburg & Bonneau, 1995
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Baixas 202 C	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Beaulieu	Aguilar <i>et al.</i> , 1996
Bouzigues 2	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Bouzigues 1A	Sigé <i>et al.</i> , 1997
Espira-du-Conflent	Bucher, 1982; Ginsburg & Bonneau, 1995
Serre de Vergès	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Ste Catherine 2,3,9	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Germany	
<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
Stubersheim 3	Wu , 1993
Weißenburg 5	Dehm, 1978
Wintershof-West	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
Portugal	
Avenida do Uruguay	Antunes & Mein, 1987
Universidade Catolica	Antune, 1969; Antunes & Mein, 1971; Antunes & Mein, 1987
Spain	
<u>Castellon-Valencia</u>	
Alto de Ballester 1	Montoya <i>et al.</i> , 1996
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Huerta de O.	Daams <i>et al.</i> , 1986
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Agreda	Daams & Freudenthal, 1988

Ateca 1,3	Daams <i>et al.</i> , 1977
Bañon 5	Alvarez Sierra, 1987; Daams & Freudenthal, 1988
Moratilla 1	Daams <i>et al.</i> , 1988; Daams, 1990
<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
Molí Calopa	Agustí <i>et al.</i> , 1985
Sant Andreu de La Barca	Agustí <i>et al.</i> , 1985
Switzerland	
Bierkeller	Kälin, 1997
Goldingen Tobel 1,8	Kälin, 1997
Trub-Sältenach	Kälin, 1997
<u>MN 4</u>	
Austria	
Oberdorf O3,O4	Daxner-Höck, 1998
Czechoslovakia	
Dolnice	Fejfar, 1989
Orechov	Cicha <i>et al.</i> , 1972
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Bézian	Bulot, 1972; Bulot, 1980; Ginsburg & Bulot, 2000
Chêne-de-Navère	Bulot, 1981; Ginsburg & Bulot, 2000
Foissin-Serido	Ginsburg & Bulot, 2000
La Romieu	Bulot, 1986; De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
La Romieu sup.	Bulot, 1986
Montréal-du-Gers	Crouzel <i>et al.</i> , 1988; Ginsburg & Bulot, 2000
Pellecahus	Ginsburg & Bulot, 2000
Serido	Bulot, 1974; Ginsburg & Bulot, 2000
<u>Bassin Parisien</u>	
Aérotrain	Bulot, 1988; Ginsburg, 1989
Artenay	Bulot, 1988; Ginsburg, 1989
Baigneaux-en-Beauce	Ginsburg, 1989
Suèvre	Bulot, 1988
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Ste Catherine 4-8	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Lo Fournas 1	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Port la Nouvelle	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
<u>Provence</u>	
Château de Fabrègues	Aguilar & Clauzon, 1981
Chateaufredon 1	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Germany	
<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
Altheim 1	Dehm, 1978
Erkertshofen 1	Dehm, 1978
Erkertshofen 2	Wu, 1993
Forsthart	Ziegler & Fahlbush, 1986; Wu, 1993
Günzburg	Reichenbacher <i>et al.</i> , 1998
Langenau	Heizmann <i>et al.</i> , 1980
Rauscheröd	Ziegler & Fahlbush, 1986
Rembach	Ziegler & Fahlbush, 1986; De Bruijn & Saraç, 1992; Wu, 1993
Poland	
Belchatov C	Kowalski, 1997
Greece	
Aliveri	De Bruijn <i>et al.</i> , 1980; Benda & De Bruijn, 1982; van der Meulen & de Bruijn, 1982; Hofmeijer & De Bruijn, 1985; López-Martinez, 1986; Hofmeijer & De Bruijn, 1988; Alvarez Sierra <i>et al.</i> , 1987
Spain	
<u>Castellon-Valencia</u>	
Araya	Agustí <i>et al.</i> , 1988
Buñol	van de Made <i>et al.</i> , 1998
Mas Antolino ,2	Agustí <i>et al.</i> , 1988
Rubielos de Mora 1	Montoya <i>et al.</i> , 1996
Rubielos de Mora 2	Montoya <i>et al.</i> , 1996
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Corcoles	Daams <i>et al.</i> , 1986; Daams, 1990
Escamilla	Daams <i>et al.</i> , 1986
Moratines	Sése <i>et al.</i> , 1985
Pajares	Sése <i>et al.</i> , 1990
Priego 3	Daams <i>et al.</i> , 1986
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Armantes 1	Daams <i>et al.</i> , 1977
Artesilla	van der Meulen & Daams, 1992; Azanza <i>et al.</i> , 1993
Moratilla 3	van der Meulen & Daams, 1992
San Roque 1	Daams & Freudenthal, 1988
Torralba 1	Daams <i>et al.</i> , 1977
Valdemoros 1a, 3b	Daams <i>et al.</i> , 1977
Valtorres 1	Daams <i>et al.</i> , 1977
Vargas 1a	Daams & Freudenthal, 1988
Villafeliche 2a,4	Daams <i>et al.</i> , 1977

<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
Can Julià	Agustí <i>et al.</i> , 1985
Can Martí Vell 1	Agustí, 1983; Agustí <i>et al.</i> , 1985
Can Martí Vell 2	Agustí, 1983
Sant Mamet	Agustí <i>et al.</i> , 1985
<u>MN 5</u>	
Austria	
Leoben	Mottl, 1970
Obergänserndorf 2	Daxner-Höck, 1998
Teiritzberg 1,2	Daxner-Höck, 1998
Voitsberg	Mottl, 1970
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Baudignan	Duranthon & Cahuzac, 1997
Castelnau d'Arbieu	Bulot <i>et al.</i> , 1992
en Domine à Castre	Bulot <i>et al.</i> , 1986
Polastron	Buffetaut <i>et al.</i> , 1984
Poudenas:Peyrecrèchen	Duranthon & Cahuzac, 1997
Rimbez:Lapeyrie base	Duranthon & Cahuzac, 1997
<u>Bassin Parisien</u>	
Falun Grand-Trouvé	Ginsburg & Bonneau, 1995
Faluns Pont Levoy-Thenay	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
Falun Pontigné	Ginsburg & Bonneau, 1995
Thenay	Ginsburg & Sen, 1977; Sen & Makinsky, 1983
<u>Centre-Est</u>	
Isle d'Abeau droite	Guérin & Mein, 1971 *
Vieux-Collonges	Guérin & Mein, 1971 *
Greece	
Antonios	Koufos & Syricles, 1997
Thymiana	Tobien, 1968; Tobien, 1979
Germany	
<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
Bellenberg 1,2	Boon, 1991
Betlinshausen	Boon, 1991
Budenhäusen	Boon, 1991
Ebershausen	Boon, 1991
Edelstetten	Boon, 1991
Engelswies 1,2,3	Ziegler, 1995
Langenmoosen	Fejfar, 1972; Mayr 1979; Ziegler & Fahlbusch, 1986; Heissig, 1995
Maßendorf	Schötz, 1979; Schötz, 1993
Mohrenhausen	Boon, 1991 (Unpublished thesis)
Niederraichbach	Schötz, 1979; Schötz, 1993
Puttenhausen	Wu, 1982; Wu, 1990
Sandelzhausen	Fahlbusch <i>et al.</i> , 1974; Heissig, 1989a, 1989b
Schellenfeld 2-4	Ziegler, 1995
Ziemetshausen 1b	Heissig, 1989a, 1989b; Boon, 1991
Portugal	
Amor	Antunes & Mein, 1982; Antunes <i>et al.</i> , 1996
Chelas 1,2	Antunes <i>et al.</i> , 1996
Spain	
<u>Ebro</u>	
Tarazona de Aragon	Valdès <i>et al.</i> , 1986
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Almodovar	Sésé <i>et al.</i> , 1985
Arroyo Olivivar	Sésé <i>et al.</i> , 1985
Henares 2	Sésé <i>et al.</i> , 1985; Alberdi <i>et al.</i> , 1985
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Armantes 3,4	Daams <i>et al.</i> , 1977
Las Planas 4	Daams <i>et al.</i> , 1977; Daams, 1981
Mira	Agustí <i>et al.</i> , 1988
Moratilla 2,4	van der Meulen & Daams, 1992
Muela Alta	van der Meulen & Daams, 1992
Muñebrega 1,3	Daams <i>et al.</i> , 1977
Switzerland	
Chatzloch	Kälin, 1997
Dürrenäsch-Höhenrain	Kälin, 1997
Elgg	Biedermann, 1863
Frohberg	Kälin, 1997
Hotwiel	Kälin, 1997
Tobel Hombrechtikon	Kälin, 1997
Vermes 1	Kälin, 1997
<u>MN 6</u>	
Austria	
Göriach	Mottl, 1970
Czechoslovakia	
Neudorf-Spalte	Cicha <i>et al.</i> , 1972

France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Liet	Duranthon & Cahuzac, 1997
Sansan	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992; Ginsburg & Bulot 2000
<u>Centre-Est</u>	
Crucillieux	Mein com. pers
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Baixas	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Beaumont 2,3	Aguilar & Clauzon, 1981
Castelnou 6	Aguilar <i>et al.</i> , 1994
Leucate Butte 1	Aguilar, 1977a; Aguilar & Magné, 1978; Aguilar, 1980
Lo Fournas 8,10	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Luc-sur-Orbieu	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Ste Catherine 1	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Veyran	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
<u>Provence</u>	
Aiguines 3a,3b	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Estruguettes 1-5	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Grande Combe	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Préforan	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Reynier	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Vallon des plaines	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Germany	
<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
Gallenbach 2b,2c,3a	Heissig, 1989a, 1989b
Gisseltshausen 1a,1b	Heissig, 1989a, 1989b
Göttschlag 1b	Heissig, 1989a, 1989b
Hohenraunau	Heissig, 1989a, 1989b
Laimering 2	Heissig, 1989a, 1989b
Unterneul 1a,1c	Heissig, 1989a, 1989b
Unterzolling 1a	Heissig, 1989a, 1989b
Ziemetshausen 1a	Heissig, 1989a, 1989b
Öhningen	Tobien, 1977
<u>Rheinessen</u>	
Steinberg	Heitzmann & Fahlbusch, 1983
Portugal	
Povoia de Santarem	Antunes & Mein, 1977
Spain	
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Henares 1	Sése <i>et al.</i> , 1985
Paracuellos 3	Alberdi <i>et al.</i> , 1985; Sésé <i>et al.</i> , 1985
Paracuellos 5	Alberdi <i>et al.</i> , 1985
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Armantes 7,8	Daams <i>et al.</i> , 1977
Arroyo del Val 6	Daams <i>et al.</i> , 1977
Borjas	Freudenthal, 1988
Manchones	López-Martinez, 1977; De Bruijn, 1966; Freudenthal, 1963; Daams & Freudenthal,
1988	
<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
Can Almirall	Agustí <i>et al.</i> , 1985
Switzerland	
Hüllistein 2,3,5	Bürgisser <i>et al.</i> , 1983
Martinsbrünneli	Bürgisser <i>et al.</i> , 1983
Zeglingen	Kälin, 1993
<u>MN 7-8</u>	
Austria	
Bullendorf	Daxner-Höck, 1996
France	
<u>Bassin aquitain</u>	
Pouézas:Le Cayron	Duranthon & Cahuzac, 1997
Simorre	Ginsburg & Bulot, 2000
Sos	Magné <i>et al.</i> , 1985; Ginsburg & Bulot, 2000
Sos:Matilon	Duranthon & Cahuzac, 1997
<u>Centre-Est</u>	
La Grive L3	Mein & Ginsburg (in press)
La Grive L5	Mein & Ginsburg (in press)
La Grive L7	Mein & Ginsburg (in press)
La Grive M	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992; Mein & Ginsburg (in press)
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Cases de Pène	Mein & Cornet, 1973; Aguilar, 1995
La Grenatière	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Lo Fournas 2, 3, 5	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
<u>Provence</u>	
Chateaufort 2	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Colombier bas	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Colombier haut	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Estruguettes 6-7	Aguilar <i>et al.</i> , 1999

Greece & Crete		
	Plackia (Crete)	De Bruijn & Meulenkamp, 1972 ; van der Made, 1996
Germany		
	<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
	Petersbush 6	Bolliger & Rummel, 1994
	Sallmannsberg bei Landshut	Heissig, 1989a, 1989b
	Steinheim	Fraas, 1970; Heissig, 1995
Poland		
	Opole 1,2	Kowalski, 1989
Portugal		
	Cerrado da Pedra	Antunes & Mein, 1983
Spain		
	<u>Madrid-Guadalajara</u>	
	Lupiana	Sése <i>et al.</i> , 1990
	<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
	Toril 1,2	Daams & Freudenthal, 1988; Daams <i>et al.</i> , 1989
	<u>Vallés-Penedés&amp;S.Urgell</u>	
	Can Missert	Agustí <i>et al.</i> , 1985
	Castell de Barbera	Aguilar <i>et al.</i> , 1979; Agustí <i>et al.</i> , 1985
	Hostalets de Pierola inf.	Agustí & Gibert, 1982
	Masquefa	Truyols <i>et al.</i> , 1986
	Sant Quirze	Agustí, 1980; Agustí <i>et al.</i> , 1985
Switzerland		
	Anwil	Engesser, 1972
	Bois de Raube 3	Kälin, 1997
	Vermes 2	Engesser <i>et al.</i> , 1981; Kälin, 1993
<u>MN 9</u>		
<b>Austria</b>		
	Götzendorf-Sandberg	Bachmayer & Wilson, 1985a; Rögl, 1993; Daxner-Höck, 1996
	Inzersdorf	Daxner-Höck, 1996
	Stixneusiedl	Daxner-Höck, 1996
	Vösendorf	Daxner-Hock, 1966; Bachmayer & Wilson, 1985a
France		
	<u>Bassin Parisien</u>	
	Doué-la-Fontaine	Ginsburg <i>et al.</i> , 1979; Aguilar, 1981
	<u>Centre-Est</u>	
	Jurieux	Mein, 1985
	Priay B	Welcomme <i>et al.</i> , 1991
	<u>Languedoc-Roussillon</u>	
	Castelnou 1B	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Germany		
	<u>Baden-Württemberg &amp; Bayern</u>	
	Hammerschmiede	Mayr & Fahlbusch, 1975
	Höwenegg im Hegau	Tobien, 1986
	Petersburch 14	Bolliger & Rummel, 1994
	<u>Rhein Hessen</u>	
	Eppelsheim	Tobien, 1980
Hungary		
	Rudabanya	Rabeder, 1985
Rumania		
	Comanesti 2	Rabeder, 1985
Spain		
	<u>Duero</u>	
	Valles de Fuentidueña	Agustí, 1978
	<u>Madrid-Guadalajara</u>	
	Cendejas de la Torre 2	Sésé <i>et al.</i> , 1990
	Cerro Batallones	Morales, 1992
	Ledanca	Sésé <i>et al.</i> , 1990
	<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
	Nombrevilla	Aguilar <i>et al.</i> , 1979
	Pedregueras 1A,2A,2C	Aguilar <i>et al.</i> , 1979
	<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
	Ballestar	Agustí, 1978
	Bisbal 1,2	Gibert <i>et al.</i> , 1981
	Can Lobateres	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
	Hostalets de Pierola sup.	Agustí & Gibert, 1982
	Can Petit	Agustí, 1978
	Can Ponsic 1	Aguilar <i>et al.</i> , 1979
	El Firal	Aldana-Carrasco, 1992
	Santiga	Beaumont & Crusafont, 1982
Switzerland		
	Charmoille	Schaeffer, 1966
<u>MN 10</u>		
<b>Austria</b>		
	Neusiedl	Daxner-Höck, 1996
	Richardhof	Daxner-Höck, 1996

France		
	<u>Centre-Est</u>	
	Ambérieu 1,2a,2c	Farjanel & Mein, 1984
	Dionay	Mein, 1999
	Douvre	Mein, 1999
	Priay A	Guérin & Mein, 1971; Welcomme <i>et al.</i> , 1991
	Sermenaz	Mein <i>et al.</i> , 1972
	Soblay	Mein, 1999
	<u>Languedoc-Roussillon</u>	
	Lo Fournas 6,7	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
	Montredon	Aguilar, 1982; López-Martinez, 1988
	<u>Provence</u>	
	Les Bourbons	Guérin & Mein, 1971
	Les Envers	Clauzon, 1990
Hungary		
	Csákvár	Rabeder, 1989
Greece & Crete		
	Biodrak	De Bruijn, 1976
	Kastellios Hill - K1,K3 (Crete)	De Bruijn & Zachariasse, 1979 ; van der Made, 1996
	Lefkon	De Bruijn, 1989
	RP1	De Bonis <i>et al.</i> , 1992a
Portugal		
	Asseiceira	Antunes <i>et al.</i> , 1992
	Freiria de Rio maior	Antunes & Mein, 1977; Antune & Mein, 1979; Antunes <i>et al.</i> , 1992
Rumania		
	Tataros	Rabeder, 1985
Spain		
	<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
	La Roma 2	Alcalá, 1994; van Dam, 1997
	Masia del Barbo	van de Weerd, 1976; De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
	<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
	Can Casablanças 2	Agustí <i>et al.</i> , 1985
	Can Perellada	Agustí & Gibert, 1982
	Riu Ripoll	Agustí <i>et al.</i> , 1985
	Terrassa	Agustí <i>et al.</i> , 1984; Alcalá & Montoya, 1991
	Torrent de Febulines	Agustí & Gibert, 1982
	Torrent de Febulines M	Agustí & Gibert, 1982
	Trinchera Norte Autopista	Agustí & Gibert, 1982
	Trinchera Norte Autopista 2	Agustí & Gibert, 1982
	Trinchera Sur Autopista	Agustí & Gibert, 1982
	Trinchera Sur Autopista 2	Agustí & Gibert, 1982
	Viladecavalls	Agustí <i>et al.</i> , 1985
<u>MN 11</u>		
Austria		
	Eichkogel	Bachmayer & Wilson, 1985b; Daxner-Höck, 1970; Daxner-Höck, 1972; Daxner-Höck, 1972; Daxner-Höck, 1977; Daxner-Höck, 1980; Daxner-Höck & de Bruijn, 1981 ; Rabeder, 1989,
	Kohfidisch	Bachmayer & Wilson, 1985b; Daxner-Höck, 1996
France		
	<u>Centre-Est</u>	
	Ambérieu 3	Farjanel & Mein, 1984
	Chasnes	Vilain <i>et al.</i> , 1989
	Mollon	Mein, 1999
	<u>Ardèche</u>	
	Aubignas 1	Azanza <i>et al.</i> , 1993
	Saint Bauzile	Mein <i>et al.</i> , 1983; Mein & Romaggi, 1991
	<u>Provence</u>	
	Bernardière	Mein, 1999
	Lobrieu	Mein & Truc, 1966; Mein, 1999
	Pertuis	Aguilar & Clauzon, 1982
	Valréas	Mein, 1999
Germany		
	<u>Rheinhesen</u>	
	Dorn-Dürkheim	Franzen & Storch, 1975; Daxner-Höck, 1980
Hungary		
	Györszentmárton	Rabeder, 1989
Italy		
	Baccinelo V0	Engesser, 1989; Kotsakis <i>et al.</i> , 1997
Spain		
	<u>Alicante-Murcia</u>	
	Crevillente 2,4b	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992; Martin Suarez & Freudenthal, 1993
	<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
	Alfambra	Alcalá <i>et al.</i> , 1991; van Dam, 1997
	El Regajo 2	Alcalá <i>et al.</i> , 1991; van Dam, 1997
	La Celia	Alcalá <i>et al.</i> , 1991
	Los Aguanaces	Alcalá <i>et al.</i> , 1991
	Los Gargantones	Alcalá <i>et al.</i> , 1991
	Puente Minero	Alcalá <i>et al.</i> , 1991; Alcalá, 1994; van Dam, 1997

Tortajada A	Alcalá <i>et al.</i> , 1991; van Dam, 1997
Valdecebro 4	Alcalá <i>et al.</i> , 1991
Vivero de Pinos	Alcalá <i>et al.</i> , 1991
<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
Olivas	Gilbert <i>et al.</i> , 1980; Alcalá <i>et al.</i> , 1991
Piera	Agustí <i>et al.</i> , 1985; Agustí <i>et al.</i> , 1986; Alcalá <i>et al.</i> , 1991
<b>MN 12</b>	
France	
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Castelnou 1	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
<u>Ardèche</u>	
Aubignas 2	Azanza <i>et al.</i> , 1993
<u>Provence</u>	
Cucuron stade	Mein, 1999
Italy	
Baccinello V1	Engesser, 1989; Kotsakis <i>et al.</i> , 1997
<b>Greece</b>	
Mytilini 1A	Koufos <i>et al.</i> , 1997
Pikermi	López-Martínez, 1976; Solounias, 1981
Samos	Solounias, 1981
<b>Spain</b>	
<u>Alicante-Murcia</u>	
Casa del Acero	Agustí <i>et al.</i> , 1985; Agustí, 1986
Crevillente 5a,15	Freudenthal <i>et al.</i> , 1991; Martín Suárez & Freudenthal, 1993; Montoya & Alberdi, 1995; Martín Suárez & Freudenthal, 1998
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Aljezares de Teruel	Adrover, 1986; Alcalá, 1987
Concud "Cerro de Garita"	Adrover, 1988; Alcalá, 1994
Concud "Las Pedrizas"	Adrover, 1988
Los Mansuetos	de Bruijn <i>et al.</i> , 1992; Alcalá, 1994; van Dam, 1997
<u>Vallés-Penedés &amp; S.Urgell</u>	
Camallera 1	Gibert <i>et al.</i> , 1981
<b>MN 13</b>	
France	
<u>Centre-Est</u>	
Lissieu	Mein, 1999
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Castelnou 3	Aguilar <i>et al.</i> , 1999
Vivès	Clauzon <i>et al.</i> , 1982
<u>Provence</u>	
La Tour	Aguilar <i>et al.</i> , 1982; Aguilar <i>et al.</i> , 1989
Ratavoux	Aguilar & Clauzon, 1982
Hungary	
Polgárdi	Rabeder, 1989
Italy	
Baccinello V2	Engesser, 1989
Baccinello V3	Rook, 1992; Kotsakis <i>et al.</i> , 1997
Brisighella = Monticino	Rook, 1992; Kotsakis <i>et al.</i> , 1997
Ciabot Cagna	Cavallo <i>et al.</i> , 1993
Monticino quarry	Masini & Rook, 1993
<b>Greece</b>	
Anno Metochi M1,2,3	De Bruijn, 1989
Ditiko	De Bonis <i>et al.</i> , 1992a, 1992b
Maramena	Schmidt-Kittler <i>et al.</i> , 1995
Monasteri	De Bruijn, 1989
Rema Marmara	De Bruijn, 1989
<b>Spain</b>	
<u>Alicante-Murcia</u>	
Crevillente 8,17,22,31	Martín Suárez & Freudenthal, 1998
Librilla 1	Montenat <i>et al.</i> , 1975
<u>Castellon-Valencia</u>	
Casablanca-M	Agustí & Galobart, 1986
Venta del Moro	Mathisen & Morales, 1981
<u>Granada-Guadix-Baza</u>	
Salobreña	Aguilar <i>et al.</i> , 1984
Cortijo de la Piedra	Sésé, 1989
Pino Mojon	Sésé, 1989
Calicasas 3,4a,5a	Martín Suárez pers. com.
Purcal 3,13	Martín Suárez pers. com.
<u>Madrid-Guadalajara</u>	
Algora	Sésé <i>et al.</i> , 1990
Almendros	Daams <i>et al.</i> , 1986
Canteras de Iberia	Sanz <i>et al.</i> , 1992
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Bunker de Valdecebro	Adrover <i>et al.</i> , 1993; van Dam, 1997

Celadas 1,2	Adrover <i>et al.</i> , 1993
El Arquillo 1,4	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992; Adrover <i>et al.</i> , 1993
La Gloria 1,5	Adrover <i>et al.</i> , 1993; van Dam, 1997
Los Casiones	Alcalá, 1994; van Dam, 1997
La Masada del Valle 6,7	Adrover <i>et al.</i> , 1993; van Dam, 1997
Milagros	Alcalá, 1994; van Dam, 1997
Rambla de Valdecebro 3,6	Adrover <i>et al.</i> , 1993; van Dam, 1997
Villastar	Adrover <i>et al.</i> , 1993
<b>MN 14</b>	
France	
<u>Centre-Est</u>	
Péage de Roussillon	Aguilar <i>et al.</i> , 1989
<u>Massif central</u>	
Pont-de-Gail	Ginsburg, 1975
<u>Languedoc-Roussillon</u>	
Aigues Vives	Ambert <i>et al.</i> , 1998
Celleneuve	Aguilar <i>et al.</i> , 1989
Font Estramar	Aguilar <i>et al.</i> , 1991
Montpellier - Marnes	Michaux, 1969a, 1969b
Montpellier - Sables	Michaux, 1969a, 1969b
Servian	Chaline & Michaux, 1974; Ambert <i>et al.</i> , 1998
Terrats	Michaux, 1976 ; Aguilar <i>et al.</i> , 1984
Thuir	Aguilar <i>et al.</i> , 1991
Vendargues	Mein & Michaux, 1970; Chaline & Michaux, 1974
Villeneuve de la Raho	Mein & Aymar, 1985
Vivès 2	Aguilar <i>et al.</i> , 1989
<u>Provence</u>	
Chabrier	Mein & Michaux, 1970
Hauterives	Guérin & Mein, 1971
Hautimagne	Mein & Michaux, 1970; Aguilar <i>et al.</i> , 1983
Spain	
<u>Ebro</u>	
Campredo	Agustí <i>et al.</i> , 1983
San Onofre	Agustí & Gilbert, 1987
Via ferrea E del Cerro de Redo	Agustí <i>et al.</i> , 1983
<u>Castellon-Valencia-Alcoy</u>	
Alcoy	López-Martinez, 1977
Alcoy 2	Esteban & Lacomba, 1989
<u>Granada-Guadix-Baza</u>	
Gorafe 1	Agustí & Martin Suarez, 1987
Gorafe 4	Agustí & Martin Suarez, 1987
Gorafe A	Ruiz Busto <i>et al.</i> , 1984; Alberdi <i>et al.</i> , 1988
Purcal 4	Castillo <i>et al.</i> , 1990; Martin Suarez pers. com.
<u>Teruel-Calatayud-Daroca</u>	
Celadas 9	Mein <i>et al.</i> ; 1983; Adrover <i>et al.</i> , 1993
La Calera 2=Aldehuela	Adrover, 1986
La Gloria 4	Adrover <i>et al.</i> , 1993; Alcalá, 1994
Lomas de Casares 2,3	Mein <i>et al.</i> , 1991; unpublished data
Peralejos E	Azanza & Menedez, 1992, adrover <i>et al.</i> , 1992
Celadas 3,4b,5,14	Adrover <i>et al.</i> , 1993
<u>Jucar-Albacete</u>	
Fuente del Viso	Opdyke <i>et al.</i> , 1990
Bulgaria	
Dorkovo	Thomas <i>et al.</i> , 1986
Greece	
Kardia	van de Weerd, 1979; van der Meulen & von Kolfschoten, 1986
Kato Afiatis	Daams & van der Meulen, 1980
Marites	De Bruijn <i>et al.</i> , 1970
Ptolemaïs 1	van de Weerd, 1979; van der Meulen & von Kolfschoten, 1986
Spilia O	De Bruijn, 1989
Hungary	
Baroth-Köpecz	Kormos, 1935
Osztramos 1	Janossy, 1971
Osztramos 9	Janossy & Kordos, 1977
Osztramos 10	Janossy & Kordos, 1977
Rumania	
Ciuperceni 1	Terzea, 1997
Poland	
Podlesice	De Bruijn <i>et al.</i> , 1992
Portugal	
Alvade - Esbarrondadoiru	Antunes & Mein, 1989, 1995
Alvade - Sta Margarida	Antunes & Mein, 1989, 1995
Alvade - Val de Zebro	Antunes & Mein, 1989, 1995

---

MN 15

France

Languedoc-Roussillon

Frontignan  
Mont Hélène  
Nîmes  
Perpignan (Serrat d'en Vacquer)  
Sète

Chaline & Michaux, 1974  
Aguilar & Michaux, 1984; Aguilar *et al.*, 1986  
Cordy, 1976  
De Bruijn, 1992  
Aguilar *et al.*, 1983

Spain

Granada-Guadix-Baza

Galera 1  
Gorafe 2  
Gorafe 3  
Gorafe 5  
Huescar 3  
Asta Regia (Cadiz)  
Belmez 0,1(Cordoba)  
Cañada del Castaño 1

Martin Suarez pers. com.  
De Bruijn, 1974  
Martin Suarez, 1985  
Martin Suarez, 1985  
Alberdi *et al.*, 1988; Agustí, 1986; Martin Suarez, 1988  
Castillo & Agustí, 1996  
Bachelet & Castillo, 1990; Castillo, 1992  
Martin Suarez, 1988

Teruel-Calatayud-Daroca

El Arquillo 3  
Villalba-alta (poyato)

Mein & Adrover, 1978  
Adrover *et al.*, 1977; Adrover, 1986

Jucar-Albacete

Abengibre  
Cuesta de Mahora  
El Carrasco  
Fuente albillia  
La Recuera

Mein *et al.*, 1978  
Mein *et al.*, 1990  
Martinez-Salanova & Esteban, 1985; Esteban & Martinez-Salanova, 1987  
Unpublished  
Mein *et al.*, 1978

Alicante-Murcia

La Juliana (Alicante)

Montenat & De Bruijn, 1976; Mein, 1981; Adrover 1986

Switzerland

Vue des Alpes

Bolliger *et al.*, 1993

Greece

Apolakkia  
Ptolemaïs 3

Benda *et al.*, 1977  
van de Weerd, 1978

Hungary

Csarnota 2

Kretzoi, 1962; Jánossy, 1979

Poland

Węse 1

Kowalski, 1989

Rumania

Ciuperceni 2  
Debren 2  
Malusteni-Beresti

Terzea, 1997  
Radulescu & Samson, 1985  
Macarovici, 1973

Czechoslovakia

Ivanovce A,B

Fejfar & Heinrich, 1985

## Annexe 3

- ADROVER, R. 1978. Les rongeurs et lagomorphes (Mammalia) du Miocène inférieur continental de Navarrete del Río (Province de Teruel, Espagne). Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 72 : 3-47.
- ADROVER, R. 1986. Nuevas faunas de roedores en el Mio-Plioceno continental de la region de teruel (españa). Interes bioestratigrafico y paleoecologico. Instituto de Estudios Turolense 1986 : 1-423.
- ADROVER, R. 1988. Estado actual de las investigaciones paleontológicas en la provincia de Teruel. Instituto de Estudios Turolense 1988 : 89-148.
- ADROVER, R., P. MEIN, and E. MOISSENET. 1992. Contribution al conocimiento de la fauna de roedores del Plioceno de la region de Teruel. Revista Teruel 79 (1) : 91-151.
- ADROVER, R., P. MEIN, and E. MOISSENET. 1993. Roedores de la transición Mio-Pliocene de la región de Teruel. Paleontologia i Evolució 26/27 : 47-84.
- ADROVER, R., A. van. de WEERD, P. MEIN, and D. SORIA, 1977. A new genus and species of the Cricetidae (Mam. Rod.) from the Pliocene of south western Europe. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen, 80 B : 429-439.
- AGUILAR, J.-P. 1974. Les rongeurs du miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marines et continentale. Geobios 7 (4) : 345-398.
- AGUILAR, J.-P. 1977a. Données nouvelles sur l'âge des formations lacustres des bassins de narbonne - Sigean et de Leucate (aude) à l'aide des micromammifères. Geobios 10 (4) : 643-645.
- AGUILAR, J.-P. 1977b. Les gisements continentaux de Plaissan et de la nouvelle faculté de médecine (Hérault) leur position stratigraphique. Geobios 10 (1) : 81-101.
- AGUILAR, J.-P. 1980. Rongeurs du Miocène inférieur et moyen en Languedoc. Leur appart pour les corrélations marin-continentale et la stratigraphie. Palaeovertebrata 9 (6) : 155-203.
- AGUILAR, J.-P. 1981. Evolution des rongeurs miocènes et paléogéographie de la Méditerranée occidentale, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Unpublished thesis, Montpellier, 218 p.
- AGUILAR, J.-P. 1982. Contribution à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). 2- Les rongeurs. Palaeovertebrata 12 (3) : 81-117.
- AGUILAR, J.-P. 1995. Evolution de la lignée Megacricetodon collongensis-Megacricetodon roussillonensis (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) au cours du Miocène inférieur et moyen dans le sud de la France. Palaeovertebrata 24 : 1-45.
- AGUILAR, J.-P., L. D. BRANDY, and L. THALER. 1984. Les rongeurs de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le problème de la migration messinienne. Paléobiologie continentale 14 (2) : 3-17.
- AGUILAR, J.-P., and G. CLAUZON. 1981. Découverte de trois nouveaux gisements à rongeurs d'âge miocène en Provence nord-orientale. Implications géodynamique et paléogéographique. Compte Rendu de l'Académie des Sciences 292 II : 909-912.
- AGUILAR, J.-P., M. CALVET, and J. MICHAUX. 1983. Les rongeurs pliocènes de mont-Hélène (Pyrénées-Orientales), nouveau jalon entre les faunes d'Hautimagne et de Sète; implications sur les environnements continentaux dans le Sud de la France. In : Mediterranean Neogene continental paleoenvironments and paleoclimatic evolution, R.C.M.N.S. Interim-Colloquium, Montpellier, abstract volume : 9-12.
- AGUILAR, J.-P., M. CALVET, et J. MICHAUX. 1986. Description des rongeurs Pliocènes de la faune du Mont-Hélène (Pyrénées-Orientales, France), nouveau jalon entre les faunes de Perpignan (Serrat-d'en-Vacquer) et de Sète. Palaeovertebrata 16 (3) : 127-144.
- AGUILAR, J.-P., M. CALVET, and J. MICHAUX. 1991. Présence de Progonomys (Muridae, Rodentia, Mammalia) dans une association de rongeurs de la fin du Miocène moyen (Castelnou 1B, Pyrénées-Orientales, France). Geobios 24 : 503-508.
- AGUILAR, J.-P., M. CALVET, and J. MICHAUX. 1994. Les rongeurs de Castelnou 6 (Pyrénées-orientales, France) et les corrélations entre faunes ibériques et Françaises au Miocène moyen. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 192 (1) : 109-131.
- AGUILAR, J.-P., and G. CLAUZON. 1982. Evolution géodynamique de la Provence septentrionale au cours du Miocène supérieur et terminal d'après les faunes de rongeurs. Compte Rendu de l'Académie des Sciences 294 II : 915-920.
- AGUILAR, J.-P., G. CLAUZON, A. D. GOËR DE HERVE, H. MALUSKI, J. MICHAUX, et J.-L. WELCOMME. 1996. The MN3 fossil mammal-bearing locality of Beaulieu (France): biochronology, Radiométric dating, and lower age limit of early Neogene renewal of mammalian fauna in Europe. Newsletters on Stratigraphy 34 (3) : 177-191.
- AGUILAR, J.-P., G. CLAUZON, and J. MICHAUX. 1989. La limite Mio-Pliocène dans le Sud de la France d'après les faunes de rongeurs; état de la question et remarques sur les datations à l'aide des rongeurs. Bollettino della Società Paleontologica Italiana 28 (2/3) : 137-145.
- AGUILAR, J.-P., G. CLAUZON, and J. MICHAUX. 1999. Nouveaux Cridétidés (Rodentia, Mammalia) dans le Miocène moyen de la région de Digne (Alpes de Haute Provence). Systématique, biochronologie, corrélations. Palaeontographica 253 (1/3) : 1-25.
- AGUILAR, J.-P., J.-Y. CROCHET, M. GREEN, and B. SIGÉ. 1982. Contribution à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). Palaeovertebrata 12 (3) : 75-140.
- AGUILAR, J.-P., G. ESCARGUEL, and J. MICHAUX. 1999. A succession of Miocene rodent assemblages from fissure fillings in southern France: palaeoenvironmental interpretation and comparison with Spain. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 145 : 215-230.
- AGUILAR, J.-P., and J. MAGNÉ. 1978. Nouveaux gisements à rongeurs dans des formations marines miocènes du Languedoc méditerranéen. Bulletin de la Société géologique de France 20 (6) : 803-805.
- AGUILAR, J.-P., et J. MICHAUX. 1984. Le gisement à micromammifères du Mont-Hélène (Pyrénées-Orientales): apport à la connaissance de l'histoire des faunes et des environnements continentaux, implications stratigraphiques pour le Pliocène du Sud de la France. Paléobiologie continentale 14 (2) : 19-31.
- AGUILAR, J.-P., J. AGUSTÍ, and J. GIBERT. 1979. Rongeurs miocènes dans le Valles-Penedes. 2-Rongeurs de Castell de Barbera. Palaeovertebrata 9 (1) : 17-31.
- AGUILAR, J.-P., J. MICHAUX, B. BACHELET, M. CALVET, and J.-P. FAILLAT. 1991. Les nouvelles faunes de rongeurs proches de la limite Mio-Pliocène en Roussillon. Implications Biostratigraphiques et Biogéographiques. Palaeovertebrata 20 (4) : 147-174.
- AGUILAR, J.-P., J. MICHAUX, D. NURY, J. SUDRE, F. TOURAINE, and M. VIANEY-LIAUD. 1978. Découverte d'un gisement très riche (Mammifères et Mollusques principalement) à Venelles (Bouches-du-Rhône), premier niveau repère important dans la série du "Gypse d'Aix". Compte Rendu de l'Académie des Sciences 287 D : 439-442.
- AGUSTÍ, J. 1978. El Vallesien inferior de la Península Ibérica y su fauna de roedores (MAMM.). Acta Geológica Hispánica 13 (4) : 137-141.

- AGUSTÍ, J. 1980. La asociación de *Hispanomys* y *Cricetodon* (Rodentia, Mammalia) en el Mioceno Superior del Vallès-Penedès (Cataluña, España). *Acta Geológica Hispánica* 15 (2) : 51-60.
- AGUSTÍ, J. 1982. Distribució dels rosegadors fòssils de la Mediterrània Occidental durant el Neogen. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural, sec. geol.* 48 (3) : 107-122.
- AGUSTÍ, J. 1983. Roedores (Mammalia) del Mioceno inferior de Can Martí Vell (Vallès-Penedès, Cataluña, España). *Estudios geológicos* 39 : 417-430.
- AGUSTÍ, J. 1985. Bioestratigrafía de los depósitos Plio-Pleistocenos de la depresión Guadix-Baza (Prov. Granada). *Paleontología i Evolució* 18 : 13-18.
- AGUSTÍ, J. 1986. Nouvelles espèces de *Cricetids* vicariantes dans le Turolien moyen de Fortuna (Prov. Murcia, Espagne). *Geobios* 19 (1) : 5-11.
- AGUSTÍ, J. 1986. Synthèse biostratigraphique du Plio-Pléistocène de Guadix-Baza (Province de Granada, Sud-Est de l'Espagne). *Geobios* 19 (4) : 505-510.
- ALBERDI, M. T., M. A. ALONSON-DIAGO, E. CERDENO, A. V. MAZO, J. MORALES, and C. SESÉ. 1989. Biostratigrafía de las faunas de mamíferos de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Acta del II Congreso Geológico de España 1988*, 1 : 245-248.
- AGUSTÍ, J., P. ANADÓN, S. ARBIOL, and L. CABRERA. 1985. Biozonación mediante Roedores (Mammalia) del tránsito Oligoceno-Mioceno en el sector sureste de la cuenca del Ebro. *Paleontología i Evolució* 18 : 131-149.
- AGUSTÍ, J., P. ANADÓN, L. GINSBURG, P. MEIN, and E. MOISSENET. 1988. Araya et Mira: nouveaux gisements de Mammifères dans le Miocène inférieur-moyen des chaînes Ibériques orientales et méditerranéennes. Conséquences stratigraphiques et structurales. *Paleontología i Evolució* 22 : 83-101.
- AGUSTÍ, J., P. ANADÓN, and R. JULIA. 1983. Nuevos datos sobre el Plioceno del Baix Ebre. Aportacion a la correlacion entre las escalas marina y continental. *Acta Geológica Hispánica* 18 (2) : 123-130.
- AGUSTÍ, J., L. CABRERA, and S. MOYÀ-SOLÀ. 1985. Sinopsis estratigráfica del Neógeno de la fosa del Vallès-Penedès. *Paleontología i Evolució* 18 : 57-81.
- AGUSTÍ, J., and A. GALOBART. 1986. La sucesión de micromamíferos en el complejo cástico de Casablanca (Almenara, Castellón): problemática biogeográfica. *Paleontología i Evolució* 20 : 57-62.
- AGUSTÍ, J., and J. GIBERT. 1982. Roedores e Insectívoros (Mammalia) del Mioceno Superior de Can Jofresa y Can Perellada (Vallès-Penedès, Cataluña). *Paleontología i Evolució* 27 : 29-41.
- AGUSTÍ, J., and J. GIBERT. 1987. Roedores y Lagomorfos (Mammalia) del Plioceno de San Onofre (Baix Ebre, NE. de España). *Paleontología i Evolució* 19 : 57-60.
- AGUSTÍ, J., and E. MARTÍN SUÁREZ. 1987. El Plioceno continental de la depression Guadix-Baza (Prov. Granada) y su fauna de micromamíferos. Nota preliminar. *Acta Geológica Hispánica* 19 (4) : 277-281.
- AGUSTÍ, J., S. MOYÀ-SOLÀ, and J. GIBERT. 1984. Mammal distribution dynamics in the eastern margin of the iberian peninsula during the miocene. *Paléobiologie continentale* 14 (2) : 33-46.
- AGUSTÍ, J., S. MOYÀ-SOLÀ, J. GILBERT, J. GUILLÉN, and M. LABRADOR. 1985. Nuevos datos sobre la bioestratigrafía del Neógeno continental de Murcia. *Paleontología i Evolució* 18 : 83-93.
- AGUSTÍ, J., S. MOYÀ-SOLÀ, and J. PONS-MOYÀ. 1986. Venta Micena (Guadix-Baza basin, South-Eastern Spain): its place in the Plio-Pleistocene mammal succession in Europe. *Geologica Romana* 25 : 33-62.
- ALBERDI, M. T., M. HOYOS, A. V. MAZO, J. MORALES, C. SESÉ, and D. SORIA. 1985. Biostratigrafía, paleoecología y biogeografía del Terciario de la Provincia de Madrid. In : M. T. Alberdi (ed.), *Geología y paleontología del terciario continental de la provincia de Madrid*, Museo nacional de ciencias naturales : 99-105.
- ALCALÁ, L. 1987. Los Aljzares de Teruel. Historia y estado actual. *Geogaceta* 3 : 61-63.
- ALCALÁ, L. 1994. Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel. Instituto de Estudios Turolense. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Instituto de Estudios Turolense 1994 : 285-298.
- ALCALÁ, L., and P. MONTOYA. 1991. Las faunas de macromamíferos del Turolense inferior español. *Paleontología i Evolució* 23 : 111-119.
- ALCALÁ, L., C. SESÉ, E. HERRÁEZ, and R. ADROVER. 1991. Mamíferos del Turolense inferior de Puente Minero (Teruel, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 86 (1/4) : 205-251.
- ALDANA-CARRASCO, E. J. 1992. Los Castoridae (Rodentia, Mammalia) del Neogeno de Catalonia (España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 2 : 99-141.
- ALVAREZ SIERRA, M. A. 1987. Estudio sistemático y bioestratigráfico de los Eomyidae (Rodentia) del Oligoceno superior y Mioceno inferior español. *Scripta Geologica* 86 : 1-207.
- ALVAREZ SIERRA, M. A., R. DAAMS, and A. J. VAN DER MEULEN. 1987. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). VII. The Eomyidae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 90 B (1) : 47-56.
- ALVAREZ SIERRA, M. A., R. DAAMS, and J. I. L. ANDUEZA. 1996. The rodents from the upper Oligocene of Sayatón 1, Madrid basin (Guadalajara, Spain). *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 99 (1/2) : 1-23.
- ALVAREZ SIERRA, M. A., R. DAAMS, J. I. LACOMBA, N. LOPEZ MARTINEZ, A. J. VAN DER MEULEN, C. SESÉ, and J. D. VISSER. 1990. Palaeontology and biostratigraphy (micromammals) of the continental Oligocene-Miocene deposits of the North-Central Ebro basin (Huesca, Spain). *Scripta Geologica* 94 : 1-77.
- ALVAREZ SIERRA, M. A., R. DAAMS, and P. PELÁEZ-CAMPOMANES. 1999. The late Oligocene rodent faunas of Canales (MP28) and Parrales (MP29) from the Iborra basin, province of Cuenca, Spain. *Revista Española de Paleontología* 14 (1) : 93-116.
- AMBERT, P., AGUILAR, J.-P. and MICHAUX, J. 1998. Evolution géodynamique messino-pliocène en Languedoc central: le paléo-réseau hydrographique de l'Orb et de l'Hérault (Sud de la France). *Geodinamica Acta* 11(2/3) : 139-146.
- ANTUNES, M. T. 1969. Mamíferos nao marinhos do Miocénico de Lisboa. *Boletim Sociedade Geologica de Portugal* 17 : 75-85.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1971. Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. IX- Rongeurs et insectivores (Burdigalien inférieur et Hévétien inférieur). *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa* 16 C (2) : 327-349.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1977. Mammifères miocènes du bassin du Tage. Povao de Santarém, Pero Filho, Choes (Secorio). *Ciências da Terra* 3 : 143-165.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1979. Le gisement de Freiria de Rio Maior, Portugal, et sa fauna de mammifères; nouvelle espèce de *Rotundomys*, conséquences stratigraphiques. *Geobios* 12 (6) : 913-919.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1982. Vertébrés du Miocène moyen de Amor, Leiria; importance stratigraphique. *Ciências da Terra* 6 : 11-28.

- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1983. Petits mammifères de la fin du Miocène moyen dans les dépôts marins de Cerrado da Pedra, Alcacer do Sal; conséquences stratigraphiques. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 69 (2) : 373-379.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1987. Petits mammifères du Burdigalien inférieur (Universidade Católica, Avenida do Uruguay). *Ciências da Terra* 8 : 123-138.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1989. Petits mammifères du Miocène terminal du bassin de Alvalade (Portugal). Comparaison avec des faunes de l'Espagne et du Maghreb. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 28 : 161-170.
- ANTUNES, M. T., and P. MEIN. 1995. Nouvelles données sur les petits mammifères du Miocène terminal du bassin d'Alvalade, Portugal. *Comunicações de Instituto Geológico e Mineiro* 81 : 85-96.
- ANTUNES, M. T., P. LEGOINHA, A. NASCIMENTO, and J. PAIS. 1996. The evolution of the lower Tagus basin (Lisbon and Setubal Peninsula, Portugal) from Lower to Early Middle Miocene. *Géologie de la France* 4 : 59-77.
- ANTUNES, M. T., I. SOULIÉ-MÄRSCHKE, P. MEIN, and J. PAIS. 1992. Le gisement de Asseiceira, Portugal (Miocène supérieur). Données complémentaires sur Freiria de Rio Maior. *Ciências da Terra* 11 : 219-153.
- AZANZA, B., F. d. BROIN, A. GALOYER, L. GINSBURG, and S. ZOUHRI, 1993. Un nouveau site à Mammifères dans le Miocène supérieur d'Aubignas (Ardèche). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 317 II (8) : 1129-1134.
- AZANZA, B., E. CERDENO, L. GINSBURG, J. MADE VAN DER, and P. TASSY, 1993. Les grands mammifères du Miocène inférieur d'Artesilla, bassin de Calatayud-Teruel (Province de Saragosse, Espagne). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris 4<sup>e</sup> série* 15 (1/4): 105-153.
- BACHELET, B., and C. CASTILLO RUIZ, 1990. Radiation évolutive et lignées chez les *Stephanomys* (Rodentia, Mammalia), muridés dominants du Pliocène d'Europe sud-occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 311 II (4) : 493-499.
- BACHMAYER, F., and R. W. WILSON. 1985a. Die kleinsaugerfauna von Götzendorf Niederosterreich. *Sitzungsberichten der Österr. Akademie der Wissenschaften* 196 (6) : 303-319.
- BACHMAYER, F., and R. W. WILSON. 1985b. Environnemental significance and stratigraphic position of some mammal faunas in the Neogene of eastern Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 87 A : 101-114.
- BAUDELLOT, S., and A. COLLIER, 1982. Les faunes de mammifères Miocènes du Haut-Armagnac (Gers-France): les Gliiridés (Mam. Rod.). *Geobios* 15 (5) : 705-727.
- BAUDELLOT, S., and P. OLIVIER. 1978. Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène terminal de Dieupentale (Sud-Ouest de la France : Tan et Garonne). *Geobios* 11 (1) : 5-19.
- BEAUMONT, G., and M. CRUSAFONT-PAIRÓ. 1982. Les félidés (Mammifères, Carnivores) du Vallésien du Vallès, Catalogne, Espagne. *Archives des Sciences de Genève* 35 (1) : 41-64.
- BENDA, L., and H. DE BRUIJN. 1982. Biostratigraphic correlations in the Eastern Mediterranean Neogene. 7. Calibration of Sporomorph and rodent-association in Aliveri-Kymi basin Island of Euboa (Greece). *Newsletters on Stratigraphy* 11(3) : 128-135.
- BENDA, L., J. E. MEULENKAMP, and A. VAN DE WEERD. 1977. Biostratigraphic correlations in the Eastern Mediterranean Neogene. *Newsletters on Stratigraphy* 6 : 117-130.
- BIEDERMANN, W. G. 1863. Petrefakten aus der Umgegend von Winterthur die braunkohlen von Elgg. Anhang: Hyainailouros sulzeri. *Petrefakten aus dem Umgegend von Winterthur* :1-23.
- BIOCHROM'97. 1997. Synthèse et tableaux de corrélations. In : J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.). *Actes de Congrès Biochrom'97, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier* 21 : 769-805
- BOLLIGER, T., B. ENGESSER, and M. WEIDMANN. 1993. Première découverte de mammifères pliocènes dans le Jura neuchâtelois. *Eclogae Geologicae Helveticae* 86 (3) : 1031-1068.
- BOLLIGER, T., and M. RUMMEL. 1994. Säugetierfunde aus Karstspalten - Die komplexe Genese am Beispiel eines Steinbruches bei Peterbuch, südliche Frankenalb (Bayern). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 34 : 239-264.
- BONIS, L., de, 1972. Découverte d'un nouveau gisement de mammifères dans la "molasse de l'Agenais". Son intérêt pour la stratigraphie de l'Oligocène supérieur du bassin d'Aquitaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 275 D : 2323-2326.
- BONIS, L. de, G. BOUVRAIN, D. GERAADS, and G. D. KOUFOSA. 1992. A skull of *Hystrix primigenia* from the late Miocene of Macedonia (Greece). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1992 (2) : 75-87.
- BONIS, L. de, G. BOUVRAIN, D. GERAADS, and G. D. KOUFOSA. 1992. Diversity and paleoecology of greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 91 : 99-121.
- BOON, E. 1991. Die Cricetiden und Sciuriden der oberen Süßwasser-Molasse von bayerisch-schwaben und ihre Stratigraphische Bedeutung. *paläontologie*, Unpublished thesis, München, 159 p.
- BRUIJN, H. de. 1974. The Ruscinian rodent succession in southern Spain and its implications for the biostratigraphic correlation of Europe and north America. *Senckenbergiana Lethaea* 55 (1-5) : 435-443.
- BRUIJN, H. de. 1966. Some new Miocene Gliiridae from the Catalayud area (Prov. Zaragoza, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 69 (3) : 58-78.
- BRUIJN, H. de. 1976. Vallesian and Turolian rodents from Beotia, Attica and Rhodes (Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 79 (5) : 361-384.
- BRUIJN, H. de. 1989. Smaller mammals from the Upper Miocene and Lower Pliocene of the Strimon Basin, Greece. Part 1. Rodentia and Lagomorpha, Continental faunas at the Miocene/Pliocene boundary. *International Workshop, Faenza. Bollettino della Società Paleontologica italiana* 28 (2-3) : 189-196.
- BRUIJN, H. de., R. DAAMS, G. DAXNER-HÖCK, V. FAHLBUSCH, L. GINSBURG, P. MEIN, and J. MORALES. 1992. Report of the RCNMNS working group on fossil mammals, Reinsburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26 (2/3) : 65-118.
- BRUIJN, H. de., M. R. DAWSON, and P. MEIN. 1970. Upper Pliocene rodentia, Lagomorpha and insectivora (Mammalia) from the isle of Rhodes (Greece) I. The Rodentia. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 73 B : 1-17.
- BRUIJN, H. de., A. J. VAN DER MEULEN, and G. KATSIKATOS, 1980. The mammals from the lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). 1. The Sciuridae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 83 B : 241-261.
- BRUIJN, H. de. and J. E. MEULENKAMP, 1972. Late Miocene rodents from the Pandanassa formation (province of Rethymnon, Crete, Greece) . *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen*, 75 B : 54-60.
- BRUIJN, H. de., and G. SARAÇ. 1992. Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part II. *Mirabella* (Paracricetodontinae, Muroidea). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 95 (1) : 25-40.

- BRUIJN, H. de. and G. SARAÇ, 1992. Early Miocene rodent fauna from the Eastern Mediterranean area. Part II. *Mirabella* (Paracricetodontinea, Muroidea). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 95 (1) : 25-40.
- BRUIJN, H. de. and W. J. ZACHARIASSE, 1979. The correlation of marine and continental biozones of Kastellios Hill reconsidered. *Annales Géologiques des Pays Helleniques* H.S. (1) : 219-226.
- BRUNET, M. 1979. Les Cricetidae (Rodentia, Mammalia) de La Milloque (Bassin aquitaine): horizon repère de l'Oligocène supérieur. *Geobios* 12 (5) : 653-673.
- BUCHER, H. 1982. Etude des genres *Marcuinomys* Lavocat et *Lagopsis* Schlosser (Lagomorpha, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen de France: Implications biostratigraphiques et phylogénétiques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 4 C (1/2) : 43-74.
- BUFFETAUT, E., F. CROUZEL, F. JUILLARD, and F. STIGLIANI. 1984. Le crocodylien longirostre *Gavialosuchus* dans le Miocène moyen de Polastron (Gers, France). *Geobios* 17 (1) : 113-117.
- BULOT, C. 1972. Les Cricétidés (Rodentia) de Bézian (Gers). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 108 (3-4) : 349-356.
- BULOT, C. 1974. Recherche de rongeurs fossiles dans les terrains miocènes de la région lectouroise. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 110 (3-4) : 245-249.
- BULOT, C. 1980. Découverte de nouveaux rongeurs dans le gisement d'Estrepouy (Gers). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 2 C (4) : 397-406.
- BULOT, C. 1980. Nouvelle description de deux espèces du genre *Megacricetodon* (Cricetidae, Rodentia) du Miocène de Bézian (Zone de la Romieu). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 2 C (1) : 3-16.
- BULOT, C. 1981. Le Chêne-de-Navère : nouveau gisement de mammifères du Miocène gersois. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 117 (1-2-3-4) : 133-145.
- BULOT, C. 1986. Distinction de deux niveaux fossilifères dans le gisement traditionnel de La Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 8 C (4) : 483-497.
- BULOT, C. 1988. Nouvelles études des rongeurs et des lagomorphes du Miocène de Suèvres (Loir-et-Cher). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 10 C (4) : 385-404.
- BULOT, C., 1986. Distinction de deux niveaux fossilifères dans le gisement traditionnel de La Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris* 8 C (4) : 483-497.
- BULOT, C., 1988. Nouvelle étude des rongeurs et des lagomorphes du Miocène de Suèvres (Loir et Cher) France, *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris* 10 C (4) : 385-404.
- BULOT, C., and L. GINSBURG, 1996. Précisions sur l'âge des gisements à mammifères miocènes de Saint-Vincent-de-Lamontjoie ( Lot-et-Garonne) et de Navère (Gers). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris* 18 C (4) : 615-628.
- BULOT, C., L. GINSBURG, and F. JUILLARD. 1986. Un nouveau gisement à mammifères miocènes du Bassin aquitaine ; en Domine à Crastes (Gers). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 122 : 181-191.
- BULOT, C., L. GINSBURG, and P. TASSY. 1992. Le gisement à mammifères miocènes de Castelnau-d'Arbieu (Gers). Données nouvelles et implications biostratigraphiques. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 314 II : 533-537.
- BURBANK, D. W., B. ENGESSER, A. MATTER, and M. WEIDMANN. 1992. Magnetostratigraphic chronology mammalian faunas and stratigraphic evolution of the lower freshwater molasse, Haute Savoie (France). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 85 (2) : 399-431.
- BÜRGISSER, H. M., H. FURRER, and K. A. HÜNERMANN. 1983. Stratigraphie und Säugetierfaunen der mittelmiozänen Fossilfundstellen Hüllstein und Martinsbrünneli (obere SüBwassermolasse, Nordostschweiz). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 76 (3) : 733-762.
- CASTILLO, C. 1992. *Paraethomys belmezensis* nov. sp. (Rodentia, Mammalia) du Pliocène de Cordoba (Espagne). *Geobios* 25 (6) : 775-780.
- CASTILLO, C., and J. AGUSTÍ. 1996. Early Pliocene rodents (Mammalia) from Asta Regia (Jerez basin, Southwestern Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 99 (1/2) : 25-43.
- CASTILLO, C., M. FREUDENTHAL, E. MARTÍN-SUÁREZ, M. V. MARTINEZ, and P. RIVAS. 1990. New localities with fossil micromammals in the pliocene of the Granada basin (Spain). *Scripta Geologica* 93 : 41-46.
- CAVALLO, O., S. SEN, J.-C. RAGE, and J. GAUDANT. 1993. Vertébrés messiniens du faciès à congéries de Ciabòt Cagna, Corneliano d'Alab (Piémont, Italie). *Rivista Piemontese di Storia Naturale* 14 : 3-22.
- CHALINE, J., and J. MICHAUX. 1974. Les rongeurs du Pléistocène inférieur de France. In : *Ve congrès du Néogène Méditerranéen*. *Mémoires du B.R.G.M.* 78 : 89-97.
- CICHA, I., V. FAHLBUSCH, and O. FEJFAR. 1972. Die biostratigraphische korrelation einiger jungtertiärer wirbeltierfaunen mitteleuropas. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 140 (2) : 129-145.
- CLAUZON, G. 1990. Genèse et évolution du piémont néogène subalpin du Bas-Dauphiné. *Livret-guide de l'excursion préforum du 3ème Forum National de Géomorphologie*. In : F. Degaugue (ed), *Karst et géosystèmes karstiques dans les domaines méditerranéen*, Travaux – CNRS unité associée N°903, 19 : 1-78.
- CLAUZON, G., J.-P. AGUILAR, and J. MICHAUX. 1982. Découverte de rongeurs d'âge miocène supérieur dans le bassin tertiaire de Céret (Pyrénées-Orientales) : implications stratigraphiques, structurales et paléogéographiques. *Bulletin du B.R.G.M.* 2 (4) : 285-293.
- COMTE, B. 2000. Rythmes et modalités de l'évolution chez les rongeurs a la fin de l'Oligocène - leur relations avec les changements de l'environnement. *Palaeovertebrata* 29 (2-4) : 84-360.
- CORDY, J. M., 1976, *Essai sur la microévolution du genre Stephanomys* (Rod. Mur.): Unpublished thesis, Liège : 351 p.
- CROUZEL, F., F. DURANTHON, and L. GINSBURG. 1988. Découverte d'un riche gisement à petits et grands mammifères d'âge Orléanien dans le département du Gers (France). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 307 II : 101-104.
- CUENCA, G., 1985, *Los roedores (mam.) del Mioceno inferior de Autol (la Rioja)*. Ediciones Instituto de Estudios Riojanos Logroño 2 : 7-96.
- CUENCA, G., 1988. Revision de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la Fosa de Calatayud-Montalban, *Scripta Geologica* 87 : 1-116.
- CUENCA, G., and J. I. CANUDO. 1994. Les micromammifères de l'oligocène supérieur des calcaires de Hinojosa de Jarque (Montalban-Aliaga, Teruel, Espagne). *Geobios* 27 (3) : 353-384.
- CUENCA, G., J. I. CANUDO, C. LAPLANA, and J. A. ANDRES. 1992. Bio y cronoestratigrafia con mamíferos en la Cuenca Terciaria del Ebro: ensayo de síntesis. *Acta Geologica Hispanica* 27 (1/2) : 127-143.
- DAAMS, R. 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleontologica Bulletin*, Special publication 3:115. DAAMS, R. 1989. The micromammals fauna from the upper Oligocene of Sayatón 6, Madrid basin, prov. of Guadalajara. *Scripta Geologica* 89 : 57-69.

- DAAMS, R., 1990. Hypsodont Myomiminae (Gliridae, Rodentia) from the Miocene and the Oligocene-Miocene boundary interval of Spain. *Scripta Geologica* 95 : 1-62.
- DAAMS, R., and M. FREUDENTHAL. 1981. Aragonian : the stage concept versus Neogene mammals zones. *Scripta Geologica* 62 : 1-17.
- DAAMS, R., and M. FREUDENTHAL. 1988. Megacricetodon (Cricetidae) from the Aragonian and lower Vallesian of the Calatayud-Teruel Basin. *Scripta Geologica Spec. Issue 1* : 39-95.
- DAAMS, R., M. FREUDENTHAL, J. I. LACOMBA, and M. A. ALVAREZ. 1989. Upper Oligocene micromammals from Pareja, Loranca Basin, prov. of Guadalajara, Spain. *Scripta Geologica* 89 : 27-56.
- DAAMS, R., M. FREUDENTHAL, and M. A. SIERRA. 1987. Rambian : a new stage for continental deposits of early Miocene age. *Geologie en Mijnbou* 65 : 297-308.
- DAAMS, R., M. FREUDENTHAL, and A. van de WEERD, 1977. Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. *Newsletters of Stratigraphy* 6 (1) : 42-55.
- DAAMS, R., J. I. LACOMBA, and N. LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1986. Nuevas faunas de micromamíferos del Terciario continental de la Depresion intermedia (provincia de Cuenca, España centro-oriental). *Estudios Geológicos* 42 : 181-186.
- DAAMS, R., and A. WEERD, van de, 1980. Early Pliocene small mammals from the Aegean Island of Karpathos (Greece) and their paleogeographic significance. *Geologie en Mijnbouw* 59 (4) : 327-331.
- DAM, J. A. van. 1997. The small mammals from the Upper Miocene of Teruel-Alfambra region (Spain): paleobiology and paleoclimatic reconstructions. *Geologica Ultraiectina* 156 : 1-204.
- DAXNER-HÖCK, G. 1966. Ein neuer cricetodontide (Rodentia, Mammalia) aus dem Pannon des Wiener Beckens. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 71 : 27-36.
- DAXNER-HÖCK, G. 1970. Die wirbeltierfuna aus dem Alt-Pliozän (O-Pannon) vom Eichkogel bei Mödling (NÖ). *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien* 74 : 597-605.
- DAXNER-HÖCK, G. 1972. Cricetinae aus dem Alt-Pliozän vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich) und von Vösendorf bei Wein. *Paläontologische Zeitschrift* 46(3/4) : 133-150.
- DAXNER-HÖCK, G. 1972. Die Wirbeltierfauna aus dem Alt-Pliozän (Pont) vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich). IV. Gerbillinae (Rodentia, Mammalia). *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien* 76 : 143-160.
- DAXNER-HÖCK, G. 1977. Muridae, Zapodidae und Eomyidae des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). *Paläontologische Zeitschrift* 51(1/2) : 19-31.
- DAXNER-HÖCK, G. 1980. Rodentia (Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). 1. Spalacinae und Castoridae. 2. Übersicht über die gesamte Nagetierfauna. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 83 : 135-152.
- DAXNER-HÖCK, G. 1996. Faunenwandel im Obermiozän und Korrelation der MN-"Zonen" mit dem Biozonen des Pannons der Zentralen Paratethys. *Beiträge zur Paläontologie* 21 : 1-9.
- DAXNER-HÖCK, G. 1998. Säugetien (Mammalia) aus dem Karpat des Korneuburger Beckens. 3. Rodentia und Carnivora. *Beiträge zur Paläontologie* 23 : 367-407.
- DAXNER-HÖCK, G. 1998. Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich). 7. Rodentia 2 und Lagomorpha (Mammalia). *Annalen des Natruhistorischen. Museums in Wien* 99A : 139-162.
- DAXNER-HÖCK, G., and H. DE BRUIJN. 1981. Gliridae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). *Paläontologische Zeitschrift* 55(2) : 157-172.
- DEHM, R. 1978. Neue tertiäre Spaltenfüllungen im süddeutschen Jura. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und histotische Geologie* 18 : 289-313.
- DIENEMANN, A. 1987. Die Gattungen Eucricetodon und Pseudocricetodon (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. *Bayerische Akademis der Wissenschaften* 165 : 1-171.
- DURANTHON, F. 1993. Nouveaux gisements à Rongeurs dans les molasses oligo-miocènes de la région Toulousaine. *Palaeovertebrata* 22 (2/3) : 113-136.
- DURANTHON, F., and B. CAHUZAC. 1997. Eléments de corrélation entre échelles marines et continentales: les données du bassin d'Aquitaine au Miocène. In J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès BiochroM'97. Actes de Congrès BiochroM'97, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier* 21 : 591-608.
- ENGESSER, B. 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland), Tätigkeitsbericht Naturforschende Gesellschaft Baselland 28 : 37-363.
- ENGESSER, B. 1976. Zum Milchgebiss der Dimyliden (Insectivora, Mammalia). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 69 (3) : 795-808.
- ENGESSER, B. 1989. The late tertiary small mammals of the Maremma region (Tuscany, Italy). 2nd part : Muridae and Cricetidae (rodentia, Mammalia). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 28 (2/3) : 227-252.
- ENGESSER, B., L. GINSBURG, M. WEIDMANN, and H. BUCHER, 1993. Les faunes de mammifères et l'âge de la molasse grise de Lausanne (Aquitaniens). *Bulletin de Géologie de Lausanne* 321 : 209-259.
- ENGESSER, B., N. A. MAYO, and M. WEIDMANN. 1984. Nouveaux gisements de mammifères dans la molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 107 : 1-38.
- ENGESSER, B., A. METTER, and M. WEIDMANN, 1981. Stratigraphie und Säugetier Faunen des Mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 74 (3) : 893-952.
- ENGESSER, B., and C. MÖDDEN. 1997. A new version of the biozonation of the lower freshwater molasse (Oligocene and Agenian) of Swizerland and Savoy on the basis of fossil mammals. In J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès BiochroM'97. Actes de Congrès BiochroM'97, Inst. Montpellier* 21 : 475-499.
- ESTEBAN, J. and J.I. LACOMBA. 1989. El yacimiento de Alcoy -2, nuevo nivel con micromamíferos del Plioceno inferior (MN15) en la area de Alcoy. *Coll. Homenaje R. Adrover, Bioeventos y Sucesiones faunísticas en el Terciario Continental Iberico* 17.
- ESTEBAN, F. J., and J. MARTINEZ-SALANOVA, 1987. *Mimomys ischus* nsp, y *Mimomys realensis* nsp, dos nuevos arvicolidos (Rod; Mam.) del Plioceno de la Cuenca del Jucar (Albacete). *Estudios Geológicos* 43 : 299-308.
- FAHLBUSCH, V. 1970. Populationsverschiebungen bei tertiären nagetieren, eine studie an oligozänen unt miozänen Eomyidae europas. *Verlag der bayerischen Akademie der Wissenschaften* 145 : 7-136.
- FAHLBUSCH, V., H. GALL, and N. SCHMIDT-KITTLER. 1974. Die obermiozäne fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970-73 beiträge zur Sedimentologie und fauna. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und histotische Geologie* 14 : 103-128.
- FARJANEL, G., and P. MEIN. 1984. Une association de mammifères et de pollens dans la formation continentale des "Marnes de Bresse" d'âge Miocène supérieur, à Ambérieu (Ain). *Géologie de la France* 1-2 : 131-148.
- FEJFAR, O. 1972. Ein neuer Vertreter der Gattung *Anomalomys* Gaillard, 1900 (Rodentia, Mammalia) aus dem europäischen Miozän (Karpat). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 141 (2) : 168-193.

- FEJFAR, O. 1989. The Neogene VP sites of Czechoslovakia: a contribution to the neogene terrestrial biostratigraphy of Europe based on rodents. In : E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (eds.), European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series 180 A : 211-236.
- FEJFAR, O., and W. D. HEINDRICH, 1985. Importance of two sites of fossil vertebrates, Ivanocce and Hajnacka, for mammalian paleontology in European Pliocene and Early Pleistocene : present stage of knowledge and problems. *Vestník Ústředního ústavu geologického* 60 (4) : 213-224.
- FRAAS, O. 1870. Die fauna von Steinheim. *Jahreshefte des Verein für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 26 (2/3) : 145-306.
- FRANZEN, J. L., and G. STORCH. 1975. Die unterpliozäne (turalische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 1. Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. *Senckenbergiana lethaea* 56 (4/5) : 233-303.
- FREUDENTHAL, M. 1963. Entwicklungsstufen der Miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische bedeutung. *Beaufortia* 10 (119) : 51-157.
- FREUDENTHAL, M. 1988. Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel basin (Spain). *Scripta Geologica Special issue 1* : 1-302.
- FREUDENTHAL, M., J. I. LACOMBA, and E. MARTÍN SUÁREZ. 1991. The Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene of Crevillente (prov. Alicante, Spain). *Scripta Geologica* 96 : 9-46.
- GIBERT, J., J. AGUSTÍ, and S. MOYÀ-SOLÀ. 1981. Nuevos datos sobre la biostratigrafía del Ampurdán. *Boletín Geológico y Minero* 61 (6) : 705-712.
- GIGOT, P., and P. MEIN. 1973. Découverte de mammifères Aquitaniens dans la molasse Burdigalienne du gofle de Digne. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 276 : 3293-3294.
- GINSBURG, L. 1974. Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. *Ve congrès du Néogène Méditerranéen, mémoires du B.R.G.M.* 78 : 153-167.
- GINSBURG, L. 1975. Etude paléontologique des vertébrés pliocènes de Pont-De-Gail (Cantal). *Bulletin de la Société géologique de France* 17 (5) : 752-759.
- GINSBURG, L. 1989. The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orléanian in the Loire basin (France). In : E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (eds.), European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series. Life Sciences. NATO ASI Series 180 A :157-176
- GINSBURG, L., and M. BONNEAU. 1995. La succession des faunes de mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 16 C (2/4) : 313-328.
- GINSBURG, L., and C. BULOT. 2000. Le cadre stratigraphique de Sansan. In : L. Ginsburg (ed.), *La faune miocène de Sansan et son environnement, Mémoire du Muséum d'Histoire Naturelle de paris. Mémoire du Muséum d'Histoire Naturelle de paris* 183 : 39-67.
- GINSBURG, L., J. CHENEVAL, P. JANVIER, D. POUIT, and S. SEN. 2000. Les vertébrés des sables continentaux d'âge orléanien inférieur (MN 3) de Mauvières à Moncibly-sur-Maulne (Indre et Loire), La Brosse à Meigné-le-vicomte (Maine et Loire) et Chitenay (Loir-et-Cher). *Geodiversitas* 22 (4) : 597-631.
- GINSBURG, L., and M. HUGUENEY. 1980. La faune de mammifères du Miocène inférieur de Selles-sur-Cher (Loir-et-Cher). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 2 C (3) : 271-176.
- GINSBURG, L., P. JANVIER, and J. MORNAND, 1979. Découverte d'une faune de mammifères terrestres d'âge Vallésien dans le Falun Miocène de Doué-la-Fontaine (Maine et Loire). *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France* 5-6 : 223-227.
- GINSBURG, L., and S. SEN. 1977. Une faune à Micromammifères dans le falun miocène de Thenay (Loir-et-Cher). *Bulletin de la Société géologique de France* 19 (5) : 1159-1166.
- GUÉRIN, C., and P. MEIN. 1971. Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine Rhodanien. *Documents du Laboratoire Geologique de l'Université de Lyon H.S.* : 131-170.
- HEISSIG, K. 1989a. Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren serie der Oberen SüBwassermolasse Bayerns. *Geologica Bavarica* 94 : 239-257.
- HEISSIG, K. 1989b. The faunal succession of Bavarian molasse reconsidered - correlation of the MN 5 and MN 6 faunas. In : E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (eds.), European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series 180 A :181-192
- HEISSIG, K. 1995. Die Entwicklung der großen Democricetodon-Arten und die Gattung *Collimys* (Cricetidae, Mamm.) im späten Mittelmiozän. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 35 : 87-108.
- HEIZMANN, E. P. J., and V. FAHLBUSCH. 1983. Die mittelmiozäne Wirbeltierfauna vom Steinberg (Nördlinger Ries) eine Übersicht. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 23 : 83-93.
- HEIZMANN, E. P. J., L. GINSBURG, and C. BULOT. 1980. *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodantider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 58 B :1-27.
- HOFMEIJER, G. K., and H. BRUIJN, de, 1985. The mammals from the lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). part IV: The Spalacidae and Anomalomyidae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 88 B: 185-198.
- HOFMEIJER, G. K., and H. BRUIJN, de, 1988. The mammals from the lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 8: The Cricetidae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 91 B (2) : 185-204.
- HRUBESCH, K. 1957. Zahnstudien an tertiären rodentia als beitrage zu deren stammesgeschichte. Über die Evolution der Melissiodontidae, eine revision des genus *Melissiodon*. *Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse* 83 : 1-100.
- HUGUENEY, M. 1974. Gisements de petits mammifères dans la région de Saint-Gérand-le-Puy. *Revue Scientifique du Bourbonnais et du centre de la France* : 52-68.
- HUGUENEY, M. 1997. Biochronologie mammalienne dans le paléogène et le miocène inférieur du centre de la France : synthèse réactualisée. In : J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès BiochroM'97. Actes de Congrès BiochroM'97, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier* 21 : 416-430
- HUGUENEY, M., R. ADROVER, E. MOISSENET, and N. SCHMIDT-KITTLER. 1987. Les Mammifères de Vivel del Río (prov. de Teruel, Espagne; Oligocène supérieur): un riche gisement stratifié en comparaison avec des faunes karstiques. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 A : 117-130.
- HUGUENEY, M., and D. KISSLING. 1972. Nouveaux gisements de mammifères de l'Oligocène supérieur de Suisse occidentale. *Geobios* 5 (1) : 55-66.
- HUGUENEY, M., P. MEIN, and M. RINGEADE. 1992. Nouvelle datations des gisements de mammifères du bassin de Digne (Lambert et Barles; Sud-Est de la France); extension probable de la transgression aquitaniennne dans cette région. *Paleontologia i Evolució* 24-25 : 123-134.

- HUGUENEY, M., and M. RINGEADE. 1989. Synthesis on the "Aquitainian" lagomorph and rodent faunas of the aquitaine basin (France). In : E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Series 180 A : 139-156.
- JANOSSY, D., 1971. Middle Pliocene Microvertebrate Fauna from the Osztranos loc I (Northern Hungary). *Annales Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici* 64 : 27-52.
- JÁNOSY, D. 1979. A Magyarországi Pleisztocén tagolása gerinces faunák alapján. *Akadémiai Kiadó*, 207 pp.
- JANOSSY, D., and L. KORDOS, 1977. The faunistical and karst-morphological review of paleontological localities for vertebrates at Osztramos (northern Hungary). *Fragmenta Mineralogica et Paleontologica* 8 : 39-72.
- KÄLIN, D., 1993. Stratigraphie und Säugetierfaunen der oberen Süßwassermolasse der Nordwest Schweiz. *Dissertation Eidgenössischen Technischen* 10152 : 1-238.
- KÄLIN, D. 1997. The mammal zonation of the upper marine molasse of switzerland reconsidered. A local biozonation of MN2-MN5. In : J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès Biochrom'97. Actes de Congrès Biochrom'97*, Inst. Montpellier 21 : 515-535
- KORMOS, T., 1934. Neue Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der Villäuyer-Gegend. *Földtani Közöny* 64 : 296-321.
- KOTSAKIS, T., G. BARISONE, and L. ROOK. 1997. Mammalian biochronology in an insular domain: The Italian Tertiary faunas. In : J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès Biochrom'97. Actes de Congrès Biochrom'97*, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier 21 : 341-442
- KOUFOS, G. D., and G. E. SYRIDES. 1997. A new Early/Middle Miocene mammal locality from Macedonia Greece. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, 325 II : 511-516.
- KOUFOS, G. D., G. E. SYRIDES, D. S. KOSTOPOULOS, K. H. KOLIADIMOU, I. A. SYLVESTROU, G. C. SEITANIDIS, and T. D. VLACHOU, 1997. New excavations in the Neogene mammalian localities of Mytilinii, Samos island, Greece. *Geodiversitas* 19 (4) : 877-885.
- KOWALSKI, K. 1989. Stratigraphy of Neogene mammals of Poland. In : E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Series 180 A : 193-209
- KOWALSKI, K. 1997. Rodents of the locality Belchatów in Poland. In : J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès Biochrom'97. Actes de Congrès Biochrom'97*, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier 21 : 697-703.
- KRETZOI, M. 1962. Fauna und faunenhorizont von Csarnota. *Földtani intézet Evi Jeletentese* 1959 : 297-315.
- LACOMBA, J. I., and J. MARTINEZ SALANOVA, 1988. *Quercomys Bijmai* gen.nov. sp. nov. (Gliridae, R. M.) del transito oligoceno-mioceno español. *Estudios Geologicos* 44 : 107-118.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1976. Lagomorpha from the Turolian of Pikermi (Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 79 B (4) : 235-244.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1977. Nuevos lagomorphos (Mammalia) del Neogeno y Cuaternario Español. *Trabajo sobre Neogeno-Cuaternario* 8 : 7-15.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1986. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). VI. The ochotonid lagomorph *Albertona balkanica* n. gen. n. sp. and its relationships. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 89 B (2) : 177-197.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1988. Contribution à l'étude du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). 1- Les lagomorphes. *Palaeovertebrata Mémoire extraordinaire* : 3-14.
- MACAROVICI, N. 1973. L'évolution de la faune des mammifères fossiles du Pliocène et du Pleistocène de la Roumanie. *Lucrarele Statiunii Stejarul Geol.-Geogr.* 1972-1973 : 25-31.
- MADE, J. van der. 1996. Pre-Pleistocene land mammals from Crete. In : D. S. Reese (ed.), *Pleistocene and Holocene faunas of Crete and its first Settlers*, *Monographs in World Archaeology*. *Monographs in World Archaeology* 28 : 69-79.
- MADE, J. van der., M. BELINCHN, and P. MONTOYA. 1998. *Suoidea* (Mammalia) from the Lower Miocene locality of Buñol, Valencia, Spain. *Geobios* 31 (1) : 99-112.
- MAGNÉ, J., S. BAUDELLOT, F. CROUZEL, Y. GOURINARD, and M.-J. WALLEZ. 1985. La mer du Langhien inférieur a envahi le centre du Bassin aquitain: arguments biostratigraphiques et géochronologiques. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 300 II (19) : 961-964.
- MARTINEZ-SALANOVA, J. 1987. Estudio palaeontologico de los micromamiferos del Mioceno inferior de Fuen mayor (La Rioja). *Ediciones Instituto de Estudios Riojanos* 10 : 1-83.
- MARTINEZ-SALANOVA, J. and ESTEBAN, F.J. 1985. Análisis paleontológico y bioestratigráfico de nuevas faunas de Micromamíferos pliocenos en la Cuenca del Júcar (Albacete). *Inf. comp. Hojas MAGNA* : 24-28,24-29,24-30,24-31.
- MARTÍN-SUÁREZ, E. 1988. Une nouvelle espèce d'*Apodemus* (Rodentia, Mammalia) du pliocène de la dépression de Guadix-Baza (Grenade, Espagne). *Geobios* 21 (4) : 523-529.
- MARTÍN-SUÁREZ, E., 1988, Sucesiones de micromamiferos en la depresion Guadix-Baza. Unpublished thesis, Grenade, 241 P.
- MARTÍN-SUÁREZ, E., and M. FREUDENTHAL. 1993. *Muridae* (Rodentia) from the lower Turolian of Crevillente (Alicante, Spain). *Scripta Geologica* 103 : 65-118.
- MARTÍN-SUÁREZ, E., and M. FREUDENTHAL. 1998. Biostratigraphy of the continental upper Miocene of Grevillente (Alicante, SE Spain). *Geobios* 31 (6) : 839-847.
- MARTÍN-SUÁREZ, E., and M. FREUDENTHAL. 1993. *Muridae* (Rodentia) from the lower Turolian of Crevillente (Alicante, Spain). *Scripta Geologica* 103 : 65-118.
- MASINI, F., and L. ROOK. 1993. *Hystrix primigenia* (Mammalia, Rodentia) from the late Messinian of the Monticino gypsum quarry (Faenza, Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 32 (1) : 79-87.
- MATHISEN, M., and J. MORALES. 1981. Stratigraphy, facies and depositional environments of the Venta des Moro vertebrate locality, Valencia, Spain. *Estudios geologicos* 37 : 199-207.
- MAYR, H., 1979. Gebissmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. Unpublished thesis, Ludwig-Maximilians University, Munich, 380 p.
- MAYR, H., and V. FAHLBUSCH, 1975. Eine unterpliozäne Kleinsäuger Fauna aus der oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 15 : 91-111.
- MEIN, P. 1981. Mammal zonations: Introduction. *Proceeding of VII th International Congress on Mediterranean Neogene* 1979. *Annales Géologiques du Pays Hellénique H.S.* (4) : 83-88.
- MEIN, P. 1985. A new direct correlation between marine and continental scales in Rhodanian Miocene. *VIIIth Congress R.C.M.N.S., Hungarian geological Survey Abstract volume* : 377-379.
- MEIN, P. 1989. Die Kleinsäugerfauna des Untermiozäns (Eggenburgien) von Maigen, Neiderösterreich. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 90 A : 49-58.
- MEIN, P. 1999. The late Miocene small mammal succession from France, with emphasis on the Rhône valley localities. In : J. Agustí, L. Rook, and P. Andrews (eds.), *The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe* 1 : 140-164

- MEIN, P., and R. ADROVER. 1978. Yacimiento de El Arquillo III en Teruel, España. *Acta Geológica Hispánica* 12 (1/3) : 46-48.
- MEIN, P., and J. AYMAR. 1985. Découverte récente de mammifères dans le Pliocène du Roussillon. Note préliminaire. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 22 : 1-25.
- MEIN, P., and C. CORNET. 1973. Les incidences de la découverte d'un remplissage karstique fossilifère sur l'interprétation morphologique de la surface d'arasion de Vingrau. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 2 : 54-55.
- MEIN, P. and L. GINSBURG. 2002. Sur l'âge relatif des différents dépôts kastiques miocènes de La Grive St Alban (Isère). *Cahiers scientifiques du Muséum d'Histoire naturelle*.
- MEIN, P., E. H. LINDSAY, E. MOISSENET, N. OPDYKE, and A. PEREZ GONZALES. 1990. Pliocene continental formation of the Jucar valley at Valdeganga surroundings: biostratigraphy, magnetostratigraphy. IXth RCMNS Congress, Barcelona. Abstract volume : 235-236.
- MEIN, P., H. MÉON, J.-P. ROMAGGI, and E. SAMUEL. 1983. La vie en Ardèche au Miocène supérieur d'après les documents trouvés dans la carrières de la montagne d'Andance. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 21 : 37-44.
- MEIN, P., and J. MICHAUX. 1970. Un nouveau stade dans l'évolution des rongeurs pliocènes de l'Europe sud-occidentale. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 270 D : 2780-2783.
- MEIN, P., E. MOISSENET, and R. ADROVER. 1983. Stratigraphie.-L'extension et l'âge des formations continentales pliocènes du fossé de Teruel (Espagne). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 296 II : 1603-1610.
- MEIN, P., E. MOISSENET, and R. ADROVER. 1991. Biostratigraphie du Néogène Supérieur du bassin de Teruel. *Paleontologia i Evolució* 23 : 121-139.
- MEIN, P., E. MOISSENET, and G. TRUC. 1978. Les formations continentales du Néogène supérieur des vallées du Jucar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne), biostratigraphie et environnement. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 72 : 99-147.
- MEIN, P., and J. P. ROMAGGI. 1991. Un Glirodé (Mammalia, Rodentia) planeur dans le Miocène supérieur de l'Ardèche: une adaptation non retrouvée dans la nature actuelle. In : P. R. Racheboeuf and C. Babin (eds.), *Les fossiles sont en forme: morphographie, morphologie, morphométrie, morphofonctionnelle, morphogénèse*. *Geobios M.S.* 13 : 45-50.
- MEIN, P., and G. TRUC. 1966. Faciès et association faunique dans le Miocène supérieur continental du Haut-Comtat Venaissin. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 13 : 273-276.
- MEIN, P., G. TRUC, and R. BALLÉSIO. 1972. Age des formations de la Côte de Dombes à la lumière d'éléments paléontologiques nouveaux. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 274 : 2016-2018.
- MEULEN, A. J. van der, and H. de BRUIJN, 1982. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2. The Gliroidae. *Proceedings of the Koninklijke Akademie van Wetenschappen* 85 B (4) : 485-524.
- MEULEN, A. J. van der., and R. DAAMS. 1992. Evolution of Early-Middle Miocene rodents faunas in relation to long term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 93 : 227-253.
- MEULEN, A. J. van der., and T. van KOLFSCHOTEN. 1986. Review of the late Turolian to Early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memoria della Societa Geologica Italiana* 31 : 201-211.
- MICHAUX, J. 1969a. Les gisements de vertébrés de la région montpelliéraine. 3. Gisements pliocènes. *Bulletin du B.R.G.M.* 11 : 31-37.
- MICHAUX, J. 1969b. Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du midi de la France. *Palaeovertebrata* 3 (1) : 1-25.
- MICHAUX, J., 1976. Découverte d'une faune de petits mammifères dans le Pliocène continental de la vallée de la Canterrane (Roussillon); ses conséquences stratigraphiques. *Bulletin de la Société Géologique de France* 18 : 165-170.
- MÖDDEN, C. 1993. Revision der Archaeomyini Schlosser (Rodentia, Mammalia) des europäischen Oberoligozän. *Schweizerische paläontologische Abhandlungen* 115 : 1-83.
- MONTENAT, C., and H. de BRUIJN, 1976. The Ruscian rodent faunule from La Juliana (Murcia); its implication for the correlation of continental and marine biozones. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 79 B (4) : 245-255.
- MONTENAT, M. C., L. THALER, and J. A. V. COUVERING. 1975. La faune de rongeurs de Librilla. Corrélations avec les formations marines du Miocène terminal et les datations radiométriques du volcanisme de Barqueros (Province de Murcia, Espagne méridionale). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 281 D : 519-522.
- MONTOYA, P., and M. T. ALBERDI, 1995. Crevillente 15 y Crevillente 16, dos nuevos yacimientos con macromamíferos en el Mioceno superior de Alicante (España). *Estudios geológicos* 51 : 159-182.
- MONTOYA, P., E. PEÑALVER, F. RUIZ-SANCHEZ, C. DE SANTISTEBAN, L. ALCALÁ, and M. BELINCHÓN. 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, n° extr. Juino 1996 : 215-224.
- MONTOYA, P., E. PENALVER, F. RUIZ-SANCHEZ, C. d. SANTISTEBAN, L. ALCAZLA, M. BELINCHON, and J. I. LACOMBA, 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista española Paleontologica*, n° extr. Juino 1996 : 215-224.
- MORALES, J., J. CAPITÁN, J. P. CALVO, and C. SESÉ. 1992. Nuevo Yacimiento de vertebrados del Mioceno superior al Sur de Madrid (Cero Batallones, Torrejón de Velasco). *Geogaceta* 12 : 77-80.
- MÖRS, T. 1995. Die Säugetiere der oberoligozänen fossilagerstätte Rott bei Bonn (Rheinland). *Decheniana* 149 : 205-232.
- MOTTL, M., 1970. Die jungtertiären Säugetier Faunen der Steiermark, Südöst Österreichs. Graz, Joanneum, Mus. Berg. *Geologische Technische Mitteilungen* 31 : 77-168.
- OPDYKE, N., P. MEIN, E. MOISSENET, A. PEREZ GONZALES, E. H. LINDSAY, and M. PETKO. 1989. The magnetic stratigraphy of the late Miocene sediments of the Cabriel basin, Spain. In : E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Series. NATO ASI Series 180 A : 507-514.
- RABEDER, G. 1985. Pannonien. 5.5 Die Säugetiere des Pannonien. In : A. Papp, A. Jambor, and F. Steininger (eds.), *Chronostratigraphie und Neostatotypen, Miozän der Zentralen Paratethys*. Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften 6 : 440-463.
- RABEDER, G. 1989. Pontien. 4.5. Pontian Mammals. 4.5.1. Die Säugetiere des Pontien in Österreich und Ungarn, p. 821-836, *Chronostratigraphie und Neostatotypen. Neogen der Westlichen ("Zentrale") Paratethys*. Beograd 8 : 821-836.
- RADULESCO, C., and P. SAMSON, 1985. Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in south eastern Transylvania (Romania). *Travaux de l'Institut Spéologique Racovitza* 24 : 85-95.

- REICHENBACHER, B., R. BÖTTCHER, H. BRACHER, G. DOPPLER, W. V. ENGELHARDT, H.-J. GREGOR, K. HEISSIG, E. P. J. HEIZMANN, F. HOFMANN, D. KÄLIN, K. LEMCKE, H. LUTERBACHER, E. MARTINI, F. PFEIL, W. REIFF, A. SCHREINER, and F. F. STEININGER. 1998. Graupensandrinne - Ries-Impakt : Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und oberen Sübwassermolasse (Nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 149 (1) : 127-161.
- RÉMY, J. A., J.-Y. CROCHET, B. SIGÉ, J. SUDRE, L. DE BONIS, M. VIANEY-LIAUD, M. GODINOT, J.-L. HARTENBERGER, B. LANGE-BADRÉ, and B. COMTE. 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy: mise à jour des liste fauniques et nouveaux gisements des mammifères fossiles. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 A : 169-188.
- RINGEADE, M., 1978. Contribution à la biostratigraphie des faciès continentaux d'Aquitaine (Eocène supérieur-Miocène inférieur) par l'étude des micromammifères et des charophytes. Unpublished thesis, Bordeaux, 318 pp.
- RÖGH, F., H. ZAPFE, R. L. BERNOR, R. L. BRZOBOHATY, G. DAXNER-HÖCK, I. DRAXLER, O. FEJFAR, J. GAUDANT, P. HERMANN, G. RABEDER, O. SCHULTZ, and R. ZETTER. 1993. Die Primatenfundstelle Götzendorf an der Leitha (Obermiozän des Wiener Beckens, Niederösterreich). *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 136 (2) : 503-526.
- ROOK, L. 1992. Italian Messinian localities with vertebrate faunas. *Paleontologia i Evolució* 24-25 : 141-147.
- RUIZ BUSTOS, A., C. SESÉ, C. DABRIO, J. PENA, and J. PADIAL. 1984. Geología y fauna de micromamíferos del nuevo yacimiento del Plioceno inferior de Gorafe-A (Depresion de Guadix-Baza, Granada). *Estudios geológicos* 40 : 231-241.
- SANZ, E., C. SESÉ, and J. P. CALVO. 1992. Primer hallazgo de micromamíferos de edad turoliense en la cuenca de Madrid. *Estudios geológicos* 48 (3/4) : 171-178.
- SCHAEFER, H., 1966. Die Pontische Säugetier fauna von Charmoille (Jura Bernois) I. Ein leitung Rodentia. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 77 (1) : 87-96.
- SCHALK, K. 1957. Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Bissingen. *Geologica Bavarica* 31 : 1-107.
- SCHAUB, S., and J. HÜRZELER, 1948. Die Säugetierfauna des Aquitanien vom Wischberg bei Langenthal. *Eclogae Geologicae Helveticae* 41 (2) : 354-366.
- SCHMIDT-KITTLER, N., H. d. BRUIJN, and C. DOUKAS, 1995. The vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscianian Boundary (Neogene) 1. General Introduction. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 28 A : 9-18.
- SCHMIDT-KITTLER, N., and M. VIANEY-LIAUD. 1979. Evolution des Aplodontidae oligocènes européens. *Palaeovertebrata* 9 (2) : 1-82.
- SCHÖTZ, M. 1979. Neue funde von Eomyiden aus dem Jungtertiär Niederbayern. *Aufschluss* 30 : 465-473.
- SCHÖTZ, M. 1980. *Anomalomys minor* Fejfar, 1972 (Rodentia, Mammalia) aus zwei jungtertiären Fundstellen Niederbayerns. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 20 : 119-132.
- SCHÖTZ, M. 1993. Zwei Hamsterfaunen (Rodentia, Mammalia) aus der niederbayerischen Molasse. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 33 : 155-193.
- SEN, S., and M. MAKINSKY. 1983. Nouvelles découvertes de micromammifères dans les faluns miocènes de Thenay (Loir-et-Cher). *Geobios* 16 (4) : 461-469.
- SESÉ, C. 1987. *Eucricetodon* and *Melissiodon* (Cricetidae, Rodentia) from the Rambian and Lower Aragonian of the Calamocha area (Calatayud-Teruel basin, Spain). *Scripta Geologica* 83 : 1-17.
- SESÉ, C. 1989. Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Trabajo sobre Neogeno-Cuaternario* 11 : 185-213.
- SESÉ, C., N. LÓPEZ-MARTÍNEZ, and E. HERRÁEZ. 1985. Micromamíferos (Insectívoros, Roedores y Lagomorfos) de la provincia de Madrid. In : M. T. Alberdi (ed.), *Geología y paleontología del terciario continental de la provincia de Madrid*, Museo nacional de ciencias naturales : 29-39
- SESE, C., A. M. A. ZARZA, and J. P. CALVO. 1990. Nuevas faunas de micromamíferos del Terciario continental del ne de la cuenca de Madrid (Prov. de Guadalajara, España). *Estudios geológicos* 46 : 433-451.
- SIGÉ, B., J.-P. AGUILAR, J. G. ASTRUC, B. MARANDAT, J. RIVELINE, and J. VILLATTE. 1995. Sur l'âge mammalogique (MP 30; Chattien terminal, Oligocène supérieur) du "calcaire à *Helix ramondi*" de La Salle (Causse du Sud Quercy, Sud-Ouest de la France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 11 : 697-710.
- SIGÉ, B., J.-P. AGUILAR, and B. MARANDAT. 1991. Extension au Miocène inférieur des remplissages phosphatés du Quercy. La faune des vertébrés de Crémat (Lot, France). *Geobios* 24 (4) : 497-502.
- SIGÉ, B., J.-Y. CROCHET, J. SUDRE, J.-P. AGUILAR, and G. ESCARGUEL. 1997. Nouveaux sites d'âges variés dans les remplissages karstiques du Miocène inférieur de Bouzigues (hérault, sud de la France). Partie I: sites et faunes 1 (Insectivores, Chiroptères, Artiodactyles). *Geobios M.S.* (20) : 477-483.
- SOLOUNIAS, N. 1981. Mammalian fossils of Samos and Pikerini. Part 2. Resurrection of a classic turolian fauna. *Annals of the Carnegie Museum* 50 (8) : 231-270.
- STEPHAN-HARTL, R. 1972. Die altmiozäne Säugetierfauna des Nord-basin and der Nierderräder Schleusenammer und ihre stratigraphische Stellung. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung* 64 : 1-97.
- TERZEA, E. 1997. Biochronologie du Pliocène du bord méridional du Bassin Dacique (Roumanie). In : J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes de Congrès BiochroM'97. Actes de Congrès BiochroM'97, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier* 21: 649-660
- THOMAS, H., N. SPASSOV, E. KODJUMDIEVA, J.-L. POIDEVIN, V. POPOV, S. SEN, P. TASSY, and D. VISET. 1986. Résultats préliminaires de la première mission paléontologique franco-bulgare à Dorkovo (arrondissement de Pazardjik, Bulgarie). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 302 II (16) : 1037-1042.
- TOBIEN, H. 1968. Paläontologische Ausgrabungen nach jungtertiären Wirbeltieren auf der Insel Chios (Griechenland) und bei Maragheh (NW-Iran). Sonderdruck aus dem Jahrbuch der Vereinigung "Freunde der Universität Mainz" 1968 : 51-58.
- TOBIEN, H., 1974. Zur Gebißstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen in Jüngerem Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden* 3 : 95-214.
- TOBIEN, H., 1975. Zur Gebißstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen in Jüngerem Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen* 103 : 103-186.
- TOBIEN, H. 1977. Ein Gewöllrest mit *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Öhningen (Baden-Württemberg). *Berichte des Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau* 67 : 359-369.

- 
- TOBIEN, H. 1979. Die mittelmiozänen Wirbeltierfundstellen südlich Thymiana (Insel Chios, Ägäis, Griechenland). 1 Teil: Einleitung. *Annales Géologiques du Pays Hellénique* 28 (1976) : 489-494.
- TOBIEN, H. 1980. Taxonomic status of some Cenozoic mammalian local faunas from the Mainz basin. *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen* 9 : 203-235.
- TOBIEN, H. 1986. Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht. *Carolinea* 44 : 9-34.
- TRUYOLS, J., J. V. SANTAFÉ, J. AGUSTÍ, P. BUSQUETS, L. I. CABRERA, C. LOPEZ, A. PERMANYER, and J. D. PORTA. 1986. Guia de la excursió de las segundas jornadas de Paleontología a la fosa del Vallès-Penedès. *Paleontologia i Evolució* 20 : 317-325.
- VALDÉS, G. G., C. SESÉ, and H. ASTIBIA. 1986. Micromamíferos (Rodentia y Lagomorpha) del yacimiento del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza). *Estudios geológicos* 42 : 41-55.
- VILAIN, R., P. MEIN, and G. TRUC. 1989. Le contacte Quaternaire-Miocène (marnes de Bresse), au camp de Chanes, commune de Béligneux (Ain, France). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 58 (3) : 111-120.
- WEERD, A. van de. 1976. Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of Teruel-Alfambra region, Spain. *Utrecht Micropaleontological Bulletins Special publication* 2 : 1-218.
- WEERD, A. van de. 1979. Early Ruscinian Rodents and Lagomorpha (Mammalian) from the lignites near Ptolemais (Macedonia, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 82 B (2) : 127-170.
- WELCOMME, J.-L., J.-P. AGUILAR, and L. GINSBURG. 1991. Découverte d'un nouveau Pliopitèque (Primates, Mammalia) associé à des rongeurs dans les sables du Miocène supérieur de Priay (Ain, France) et remarques sur la paléogéographie de la Bresse au Vallésien. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 313 II : 723-729.
- WERNER, J. 1994. Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands - Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 200 B : 1-263.
- WU, W. 1982. Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenham (Niederbayern). *Zitteliana Abhandlungen der Bayerische für Paläontologie und historische Geologie* 9 : 37-80.
- WU, W. 1990. Die Gliiriden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenham (Niederbayern). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 30 : 65-105.
- WU, W. 1993. Neue Gliiridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (Orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. *Senckenbergiana Lethaea* 8 (1) : 1-149.
- ZIEGLER, R. 1994. Rodentia (Mammalia) aus den oberoligozänen Spaltenfüllungen Herrlingen 8 und Herrlingen 9 bei Ulm (Baden-Württemberg). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 196 B : 1-81.
- ZIEGLER, R. 1995. Die untermiozänen Kleinsäugerfaunen aus den Süßwasserkalken von Engelswies und Schellenfeld bei Sigmaringen (Baden-Württemberg). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 228 B : 1-53.
- ZIEGLER, R., and V. FAHLBUSCH. 1986. Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. *Zitteliana Abhandlungen der Bayerische für Paläontologie und historische Geologie* 14 : 3-80.
- ZIEGLER, R., and J. WERNER. 1994. Die Kleinsäugerfauna von Lautren 2 bei Ulm- Ein Beitrag zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 207 B : 1-69.