



HAL
open science

Déclin des artiodactyles endémiques européens, autopsie d'une extinction

Romain Weppe

► **To cite this version:**

Romain Weppe. Déclin des artiodactyles endémiques européens, autopsie d'une extinction. Evolution [q-bio.PE]. Université de Montpellier, 2022. Français. NNT : 2022UMONG036 . tel-04160245

HAL Id: tel-04160245

<https://theses.hal.science/tel-04160245>

Submitted on 12 Jul 2023

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Spécialité : Écologie, Évolution, Ressources Génétique, Paléobiologie

Discipline : Paléobiologie

École doctorale GAIA

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier

Déclin des artiodactyles endémiques européens, autopsie d'une extinction

Présentée par Romain WEPPE

Le 30 Juin 2022

Sous la direction de Maëva ORLIAC (Directrice)
et de Fabien CONDAMINE et Guillaume GUINOT (Co-encadrants)

Devant le jury composé de

Mme. Jessica Madeleine THEODOR, Professeur, University of Calgary, Calgary (CA)	Rapporteuse
M. Grégoire METAIS, Chargé de recherche CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (FR)	Rapporteur
M. Julien CLAVEL, Chargé de recherche CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne (FR)	Examineur
Mme. Brigitte MEYER-BERTHAUD, Directrice de recherche CNRS, AMAP Montpellier, Montpellier (FR)	Examinatrice
M. Thierry SMITH, Chef d'Unité de Recherche, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Bruxelles (BE)	Examineur
Mme. Maëva ORLIAC, Chargée de recherche CNRS, Université de Montpellier, Montpellier (FR)	Directrice de thèse
M. Fabien CONDAMINE, Chargé de recherche CNRS, Université de Montpellier, Montpellier (FR)	Co-encadrant de thèse
M. Guillaume GUINOT, Maître de Conférences, Université de Montpellier, Montpellier (FR)	Co-encadrant de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Table des matières

Introduction générale	1
a) Les artiodactyles.....	2
b) Origine des artiodactyles.....	5
c) Les artiodactyles endémiques européens.....	7
d) La transition Eocène-Oligocène et la <i>Grande Coupure</i>	10
e) Spéciation et extinction au cours du temps et facteurs influençant la diversification....	15
f) Problématiques et objectifs scientifiques.....	17
g) Les phosphorites du Quercy.....	20
Bibliographies.....	23
Chapitre 1	38
1.1 Introduction.....	39
1.2 Matériels et méthodes.....	41
1.3 Article 1.....	42
1.4 Article 2.....	102
1.5 Article 3.....	125
1.6 Conclusions.....	178
Bibliographies.....	180
Chapitre 2	183
2.1 Introduction.....	184
2.2 Matériels.....	185
2.3 Méthodes.....	186
2.3.1 Constitution des jeux de données.....	186
2.3.1 a) Datation des localités fossilifères quercynaises et niveaux de références du Paléogène européen.....	186
2.3.1 b) Facteurs abiotiques de diversification.....	189
2.3.1 c) Mesures des caractères mandibulaires et dentaires.....	193
2.3.2 Traitement des jeux de données : analyse de diversité PyRate.....	194
2.3.2 a) Dynamique de la spéciation et de l'extinction.....	194
2.3.2 b) Évolution des caractères et corrélation.....	195
2.3.2 c) Modèle de birth-death multivarié.....	196
2.3.2 d) Modèle de diversité-dépendance sur des clades multiples.....	197
2.3.2 e) Modèle d'extinction âge-dépendant.....	198
2.4 Résultats et discussion.....	199
2.4.1 Dynamique de la diversité des artiodactyles européens.....	186
2.4.2 Moteurs évolutifs de la diversité des artiodactyles européens.....	207
2.4.2 a) Longévité et probabilité d'extinction.....	207
2.4.2 b) Effets des variables abiotiques sur la diversité.....	209
2.4.2 c) Diversité-dépendance inter- et intra- clades.....	218
2.4.3 Évolution des caractères morphologiques de part et d'autre de la TEO.....	225
2.5 Conclusions.....	229
2.6 Limites et perspectives.....	232
Bibliographies.....	235
Annexes Chapitre 2.....	246
Chapitre 3	262
3.1 Introduction.....	263
3.2 Matériels et méthodes.....	264
3.3 Résultats et discussion.....	266

3.3.1 Hypothèses d'homologies primaires.....	266
3.3.2 Analyse phylogénétique par parcimonie de Wagner.....	270
3.4 Conclusions.....	291
3.5 Limites et perspectives.....	293
Bibliographies.....	296
Annexes Chapitre 3.....	303
Conclusion générale	346
Remerciements	352
Abstract	354
Résumé	355

Introduction générale

a) Les artiodactyles

Les artiodactyles ou Artiodactyla Owen, 1848 constituent aujourd'hui un des plus importants ordres de mammifères vivants sur Terre (en termes de diversité, d'abondance, de culture, et de nourriture ; **Figure 1**). Leur incroyable succès évolutif en fait le groupe d'ongulés le plus diversifié et le plus abondant de la planète (Erfurt et Métais, 2007), avec près de 330 espèces existantes (**Figure 1**). Leur diversité familiale actuelle les place même en deuxième



Figure 1 : Diversité actuelle des Artiodactyla. Sont inclus ici les genres : *Balaenoptera* ; *Bos* ; *Camelus* ; *Capra* ; *Choeropsis* ; *Delphinapterus* ; *Delphinus* ; *Gazella* ; *Giraffa* ; *Hippopotamus* ; *Lama* ; *Oreamnos* ; *Phacochoerus* ; *Sus* ; *Tragulus*.

position derrière les rongeurs et au troisième rang en termes de diversité générique et spécifique (Burgin et al., 2018). Les artiodactyles se divisent actuellement en cinq groupes (Figure 1) : les cochons ou suoïdes [Suoidea Gray, 1821 *sensu* Gentry et Hooker (1988)], les hippopotames ou hippopotamoïdes [Hippopotamoidea Gray, 1821 *sensu* Gentry et Hooker (1988)], les chameaux ou tylopodés (Tylopoda Illiger, 1811), les ruminants (Ruminantia Scopoli, 1777) et les cétacés (Cetacea Brisson, 1762). Ces grands ensembles monophylétiques (Montgelard et al., 1997 ; Geisler et Uhen, 2005 ; O’Leary et Gatesy, 2008 ; Spaulding et al., 2009 ; Hassanin et al., 2012 ; O’Leary et al., 2013) se regroupent au sein du clade des Artiodactyla par le partage de caractères dérivés homologues (synapomorphies) issus d’un même ancêtre commun (Figure 2). Les artiodactyles se caractérisent en effet par la présence sur leur membre de « doigts pairs » et d’un axe de symétrie de la patte passant entre le troisième et le quatrième doigt (membre paraxonien ; Figure 2C) ; le nombre de doigts se limitant ainsi habituellement à deux ou à quatre (Thewissen et Hussain, 1990 ; Luckett et Hong, 1998 ; Foss et Prothero, 2007). D’autres synapomorphies sont également à évoquer, comme la présence d’un astragale à double poulie munie d’une trochlée distale et d’une large surface articulaire au niveau du cuboïde (Figure 2A ; Thewissen et Hussain, 1990 ; Luckett et Hong, 1998 ; Geisler et al., 2007) ou encore la présence d’une quatrième prémolaire déciduale inférieure (dp4) trilobée (Figure 2B ; Luckett

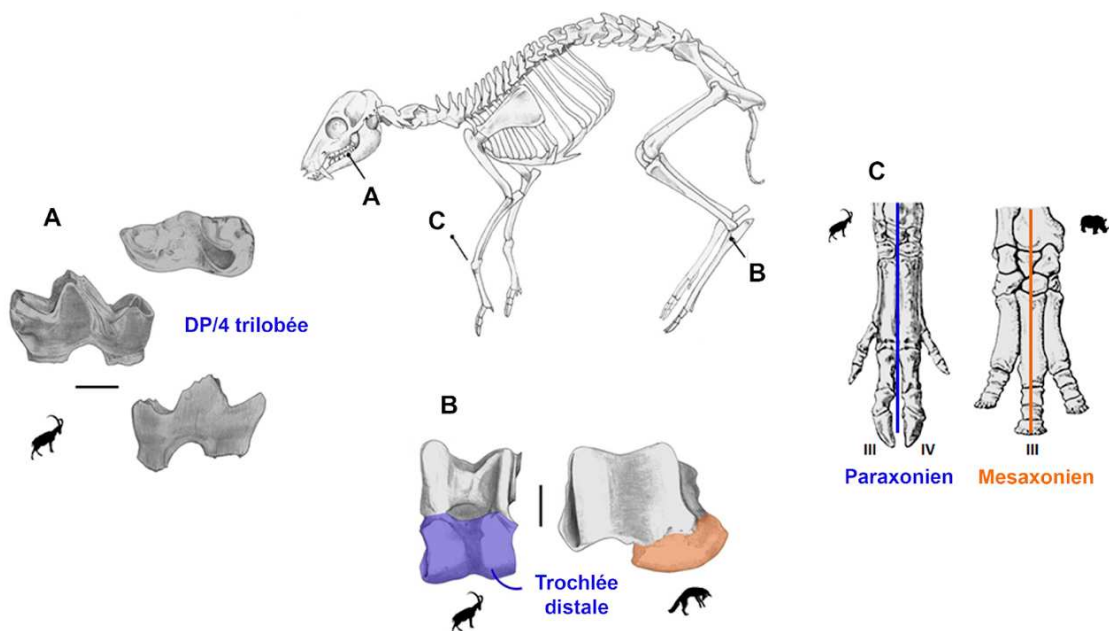


Figure 2 : Figure 2 : Principales synapomorphies des Artiodactyla (en bleu). A- dp4 trilobée (*Diacodeix* aff. *antunesi* d’après Boivin et al. (2018) ; barre d’échelle 1 mm). B- Astragale à double poulies (trochlées) (Artiodactyla : *Ovis canadensis* ; Carnivora : *Ursus americanus* ; barre d’échelle 1 cm). C- Patte antérieure (Artiodactyla : *Sus scrofa domestica* ; Perissodactyla : *Ceratotherium simum*. Au centre, squelette de *Tragulus javanicus*. Figure modifiée de Mourlam (2020).

et Hong, 1998 ; Geisler et al., 2007). Les artiodactyles sont une véritable « success story » moderne. Pourtant, ils ont acquis cette domination progressivement à mesure que les périssodactyles (ongulés à doigts impairs) déclinaient durant l'Eocène (Janis, 1989 ; Blondel, 2001 ; Janis, 2007). En conséquence, une attention considérable a été portée sur de nombreux aspects de l'évolution des artiodactyles, discutant principalement de leur diversification taxonomique et des relations entre leur écologie et leur morphologie en lien avec l'évolution des climats et des environnements (Sudre, 1978 ; Rose, 1985 ; Blondel, 2001 ; Gingerich et al., 2001 ; Thewissen et al., 2007 ; Janis, 2007 ; Theodor et al., 2007 ; Kumar et al., 2010 ; Cantalapiedra et al., 2014, 2015 ; Mourlam et Orliac, 2019 ; Weppe et al., 2021).

Notre compréhension de l'évolution des artiodactyles n'a cessé de progresser lors de ces dernières décennies. Les nouveaux fossiles découverts dans le monde, la diversité des techniques d'analyse et le partage des données en ligne ont permis d'augmenter notre capacité de compréhension de leur histoire évolutive. Pour ne citer qu'un exemple, à partir des années 1950, les systématiciens moléculaires ont mis en évidence à partir des gènes de la caséine et du cytochrome b, une relation étroite entre les hippopotames et les cétacés (Boyden et Gemeroy, 1950 ; Irwin et Arnason, 1994 ; Gatesy et al., 1996 ; Montgelard et al., 1997), considérant ainsi les baleines comme des artiodactyles. En 2001, les paléontologues ont confirmé cette hypothèse avec les publications quasiment concomitantes de nouveaux fossiles de protocètes présentant un membre paraxonien et un astragale à double poulie (Gingerich et al., 2001 ; Thewissen et al., 2001a). Enfin en 2003, Geisler et Uhen ont présenté une reconstruction phylogénétique basée sur une matrice morphologique et stratigraphique, imbriquant les cétacés au sein des artiodactyles et en relation étroite avec le clade des hippopotames (clade des Whippomorpha Waddell et al., 1999 ; Cetancodonta Arnason et al., 2000). Cette relation fut ensuite soutenue à plusieurs reprises par d'autres travaux (Geisler et Uhen, 2005 ; Geisler et Theodor, 2009 ; Hassanin et al., 2012). Si la position phylogénétique des cétacés est aujourd'hui bien établie, de nombreuses questions sur l'évolution des artiodactyles sont encore en suspens, par exemple : quelle est leur histoire évolutive précoce ? Quelles sont les clés de leur succès évolutif ? Quelles sont les grandes étapes qui ont mené à leur diversité actuelle ? La compréhension des interrelations évolutives au sein des artiodactyles, en particulier en ce qui concerne les taxons fossiles est un prérequis pour répondre à ces questions, mais elle reste très partielle. Appréhender les relations de parenté au sein du groupe et la dynamique de sa diversité depuis son origine à l'Eocène inférieur est donc fondamental pour expliquer la position dominante qu'ils occupent aujourd'hui dans de nombreux écosystèmes.

b) Origine des artiodactyles

Les artiodactyles apparaissent brusquement dans le registre fossile il y a 56 millions d'années (Ma) dans la région holarctique (Rose et al., 2012 ; Estravis et Russell, 1989 ; Smith et al., 1996 ; Kumar et al., 2010 ; Boivin et al., 2018). Ils sont tout d'abord rares dans les faunes du tout début de l'Eocène, mais deviennent très abondants au milieu de l'Eocène, en raison d'une radiation évolutive importante (Theodor et al., 2007). Les Diacodexidae, probablement paraphylétiques, sont les premiers représentants des artiodactyles dans le registre fossile (Figure 3 ; Rose, 1982 ; Theodor et al., 2007 ; Boivin et al., 2018). On retrouve les premières formes de cette famille en Amérique du Nord avec *Diacodexis ilicis* du début Wasatchian [(NALMA, 55.4 à 50.3 Ma) ; (Rose et al., 2012)], en Europe avec *Diacodexis antunesi* (Figure 3B-H) et *Diacodexis gigasei* du tout début de l'Eocène [(Silveirinha, Portugal (55.8 Ma) et Dormaal, Belgique ; MP7) ; (Estravis et Russell, 1989 ; Smith et al., 1996 ; Boivin et al., 2018) qui sont considérées comme les espèces les plus plésiomorphes du genre (Kumar et al., 2010 ; Boivin et al., 2018), et enfin en Asie avec *Diacodexis pakistanensis* et *Diacodexis indicus* du début de l'Eocène inférieur au début de l'Eocène moyen [(Kuldana formation, Pakistan et Cambay formation (Vastan) en Inde ; (Thewissen et al., 1983 ; Kumar et al., 2010)].

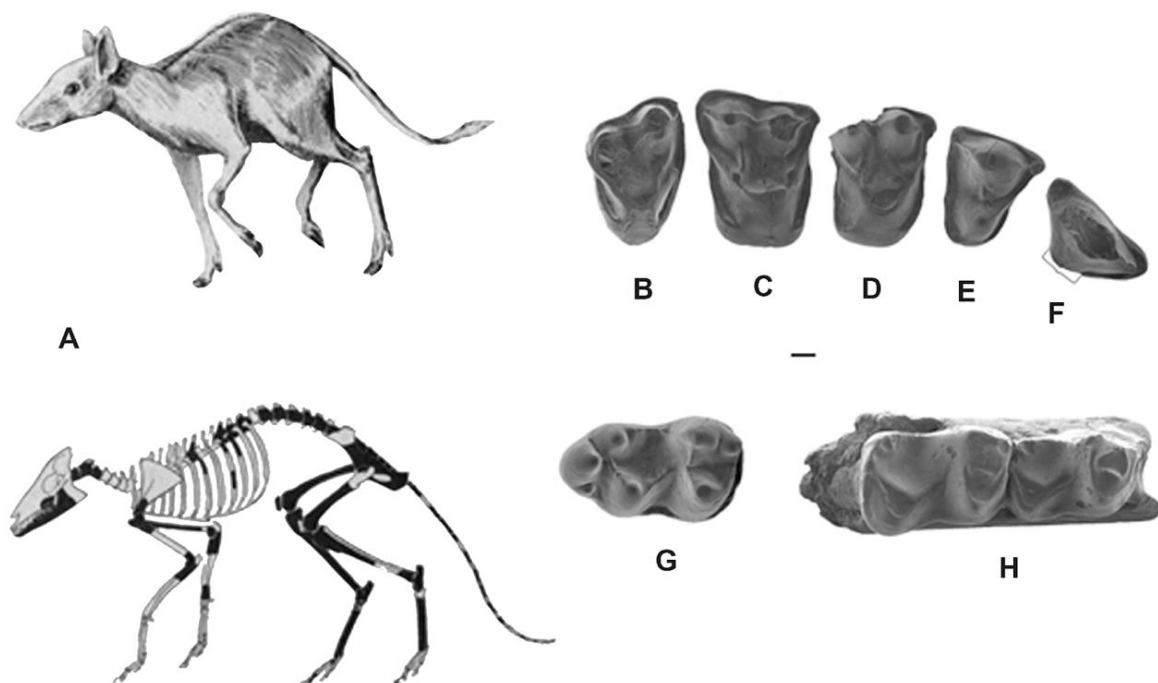


Figure 3 : Le genre *Diacodexis*. A- Reconstruction d'un squelette de *Diacodexis* et sa reconstitution artistique, dans Rose (1982). Illustration de la dent trisbosphénique à partir des dents de *Diacodexis antunesi* (Boivin et al., 2018) avec O-S- M3/-P3/ ; J- M/3 ; M- M/2-M/1. Barre d'échelle à 0,5 mm.

L'apparition précoce des Diacodexidae et du patron morphologique tribosphénique très simple de leurs molaires (**Figure 3B-H**), ont fait de cette famille un candidat idéal pour représenter les premiers artiodactyles (Cope, 1882 ; Sudre, 1978 ; Godinot, 1981 ; Theodor et al., 2007 ; Boivin et al., 2018). Cette hypothèse a d'ailleurs été soutenue par de nombreuses analyses phylogénétiques, qui placent les Diacodexidae en tant que ramification précoce de l'ordre des Artiodactyla (Geisler et al., 2007 ; Geisler et Theodor, 2009) ou proche de la différenciation des groupes couronnés (Gentry et Hooker, 1988 ; O'Leary et Geisler, 1999 ; Thewissen et al., 2001a ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Orliac et Ducrocq, 2012 ; Gatesy et al., 2013). L'histoire évolutive des Diacodexidae prend fin au tout début de l'Eocène moyen, au moment où de nouvelles familles de « Dichobunoidea » (Dichobunidae ; Homacodontidae ; Leptochoeridae ; Helohyidae ; Raoellidae) apparaissent et se diversifient rapidement (Theodor et al., 2007).

L'apparition presque simultanée des artiodactyles sur trois continents rend compliquée la compréhension de l'histoire évolutive et biogéographique précoce de ce groupe. Cependant, la soudaine apparition d'un grand nombre d'artiodactyles en Europe et en Amérique du Nord a amené à supposer qu'ils étaient immigrants dans ces régions, et que leur origine était plus probablement asiatique (Theodor et al., 2005 ; Prothero et Foss, 2007). La présence en Asie des tous premiers Cetacea [(*Himalayacetus*, ~ 53.5 Ma ; *Pakicetus*, ~ 48 Ma ; *Artiocetus*, ~ 47 Ma) ; (Gingerich et al., 2001)], de Raoellidae au Pakistan [(*Khirtharia*, ~ 46 Ma ; *Indohyus* ~ 48 Ma) ; (Thewissen et al., 1987, 2001b ; Theodor et al., 2007)], de Dichobunoidea primitifs [(*Diacodexis indicus*, ~ 53 Ma et *Diacodexis pakistanensis*, ~ 47 Ma ; *Tsaganohyus pecus* ~ 53 Ma) ; (Thewissen et al., 1983 ; Kondrashov, 2004 ; Theodor et al., 2007 ; Kumar et al., 2010)], d'un suiforme putatif extrêmement plésiomorphe du tout début de l'Eocène en Chine (*Wutuhyus* ; Tong et Wang, 2006, et d'une grande diversité d'autres formes primitives proches des grands groupes actuels [(*Archaeomeryx*, ~ 45 Ma et *Thandaungia*, ~ 40 Ma, Ruminantia ; *Siamotherium*, ~ 40 Ma, Hippopotamoidea ; *Siamochoerus*, ~ 36 Ma, Suoidea) (Ducrocq et al., 1998, 2021 ; Métais, 2006 ; Orliac et al., 2010 ; Soe et al., 2017)], concorderait également avec une origine des artiodactyles modernes dans cette région du globe. Cependant, le registre fossile des mammifères asiatiques reste mal connu et la biochronologie des séries continentales et des faunes correspondantes est encore moins bien documentée qu'en Europe ou qu'en Amérique du Nord (Theodor et al., 2007). L'identification claire du groupe frère des Artiodactyla permettrait également de discuter des scénarii phylogénétiques et biogéographiques pour cet ordre. De nombreux candidats ont été successivement proposés au fil des années [(Hyopsodontidae, Simpson (1937) ; Mioclaenidae Theodor et al. (2007) ; Arctocyonidae, Van

Valen (1966) ; Mesonychidae, Thewissen et al. (2001b) et Theodor et al. (2005)] sans qu'un groupe ne fasse consensus, laissant ainsi la question ouverte.

c) Les artiodactyles endémiques européens

La majorité des genres de Diacodexeoidea et des autres Dichobunoidea sont restreints à une zone biogéographique précise, à l'exception du genre *Diacodexis* présent à la fois en Amérique du Nord, en Europe et en Asie, et du genre *Bunophorus* présent en Europe et en Amérique du Nord (Theodor et al., 2005). L'origine de ces familles remonte au tout début de l'Eocène, quand les échanges de faunes étaient temporairement possibles entre les trois continents via des ponts continentaux (Collinson et Hooker, 2003 ; Godinot et Lapparent de Broin, 2003 ; Kumar et al., 2010). A partir de l'Eocène moyen, l'Europe est isolée des continents asiatique et américain par des mers épicontinentales et des océans. L'Europe est en effet bordée au Sud par la mer Téthys, à l'Ouest par l'océan Atlantique, et à l'Est par des liaisons entre la mer du Nord (Atlantique) et la mer Noire (Téthys), et entre la mer Arctique et la Téthys par le lac Ob et le détroit de Turgai (Popov et al., 2004 ; Theodor et al., 2007 ; Kaya et al., 2019 ; Poblete et al., 2021). Peu après que le contact entre les continents soit interrompu, les artiodactyles présents en Europe (mais également en Amérique du Nord et en Asie) connaissent une importante radiation adaptative par vagues successives. Ils ont réalisé en effet diverses spécialisations écologiques et morphologiques uniques [*Amphimeryx* : cuboïde et naviculaire fusionnés, Sudre (1978) ; *Anoplotherium* : bipédie, Hooker (2007) ; *Diplobune minor* : arboricole, Orliac et al. (2017) ; Cainotheriidae : « plan *Cainotherium* », Weppe et al. (2020a)], dans le cadre d'un endémisme apparent qui a duré jusqu'à la fin de l'Eocène et la célèbre *Grande Coupure* (Prothero, 1994 ; Baciú et Hartenberger, 2001 ; Blondel, 2001 ; Prothero et Foss, 2007 ; Kaya et al., 2019). Ces « artiodactyles endémiques européens » ou AEE sont premièrement représentés par des formes bunodontes/ bunosélénodontes au cours de l'Eocène inférieur à moyen, puis par des formes plus sélénodontes au milieu de l'Eocène moyen et à l'Eocène supérieur. Parmi ces dernières, bien connues dans le registre fossile des phosphorites du Quercy (voir ci-dessous et dans Sudre, 1978 ; Rémy et al., 1987 ; Blondel, 2005 ; Weppe et al., 2020b), on retrouve les Amphimerycidae, Anoplotheriidae, Cainotheriidae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Robiacinidae et les Xiphodontidae, mais aussi des formes plus bunodontes comme les Cebochoeridae et les Dichobunidae. Cependant, de nombreuses familles endémiques vont disparaître à proximité de la transition Eocène-Oligocène, probablement en raison des modifications climatiques importantes et de l'incursion de taxons

asiatiques (Legendre et al., 1991 ; Blondel, 2001), bien que celle des Cainotheriidae persiste jusqu'au milieu du Miocène (Berthet, 2003 ; Blondel, 2005 ; Weppe et al., 2020b).

La plupart des artiodactyles endémiques européens de l'Eocène ont été décrits dans la littérature du 19^{ème} siècle et ont ainsi, pour de nombreux genres, une longue histoire taxonomique parfois devenue problématique en raison de nombreuses synonymies. De plus, les relations phylogénétiques entre les taxons endémiques européens et leur position au sein des Artiodactyla restent largement irrésolues. Les relations basales des artiodactyles demeurent en effet un véritable casse-tête pour les mammalogistes (Figure 4 ; Geisler et Uhen, 2005 ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Geisler et Theodor, 2009). Les analyses phylogénétiques combinant données morphologiques et moléculaires ont été réalisées dans les années 2000 dans le but de pallier le manque de structure du signal morphologique par un signal moléculaire plus structurant. Cela avait pour objectif d'accroître la résolution au niveau des nœuds profonds et de positionner les formes fossiles par rapports aux taxons modernes (e.g. Geisler et Uhen, 2005 ; O'Leary et Gatesy, 2008). Cependant, la combinaison des données morphologiques et moléculaires n'a malheureusement pas permis de clarifier les relations à la base de l'arbre des Artiodactyla (Figure 4A-C ; Geisler et Uhen, 2005 ; Geisler et al., 2007 ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Geisler et Theodor, 2009 ; Spaulding et al., 2009). Si la représentation des artiodactyles endémiques européens dans les analyses réalisées à grande échelle est satisfaisante (à l'échelle familiale), ce n'est pas le cas lorsqu'on considère le niveau générique. Bien que certains taxons européens se retrouvent en groupe frère des groupes affiliés aux clades modernes [avec les Amphimerycidae proches des Ruminantia (Gentry et Hooker, 1988 ; Métais et al., 2004 ; Geisler et al., 2007 ; Lihoreau et al., 2015 ; Luccisano et al., 2020) ; les Cainotheriidae proches des Tylopoda ou des Ruminantia (Geisler et al., 2007 ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Spaulding et al., 2009 ; Weppe et al., 2020a) ; et les Choeropotamidae proches des Hippopotamoidea (Orliac et al., 2010 ; Lihoreau et al., 2015 ; Luccisano et al., 2020)], les relations phylogénétiques des artiodactyles endémiques varient beaucoup d'une analyse à l'autre (Figure 4 ; Gentry et Hooker, 1988 ; Geisler et al., 2007 ; Thewissen et al., 2007 ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Spaulding et al., 2009 ; Luccisano et al., 2020 ; Weppe et al., 2020a). L'échec dans la résolution des relations phylogénétiques des AEE repose essentiellement sur le problème flagrant de l'échantillonnage taxonomique : les familles européennes n'étant majoritairement représentées que par un seul genre, en dépit de leur diversité. Il existe également probablement un problème au niveau du codage des caractères et de la reprise successive d'une même matrice par différents auteurs. La formulation des caractères, leur finesse et leur codage étant directement liés à l'échantillonnage à partir duquel ils sont définis, à commencer par le niveau taxonomique considéré.

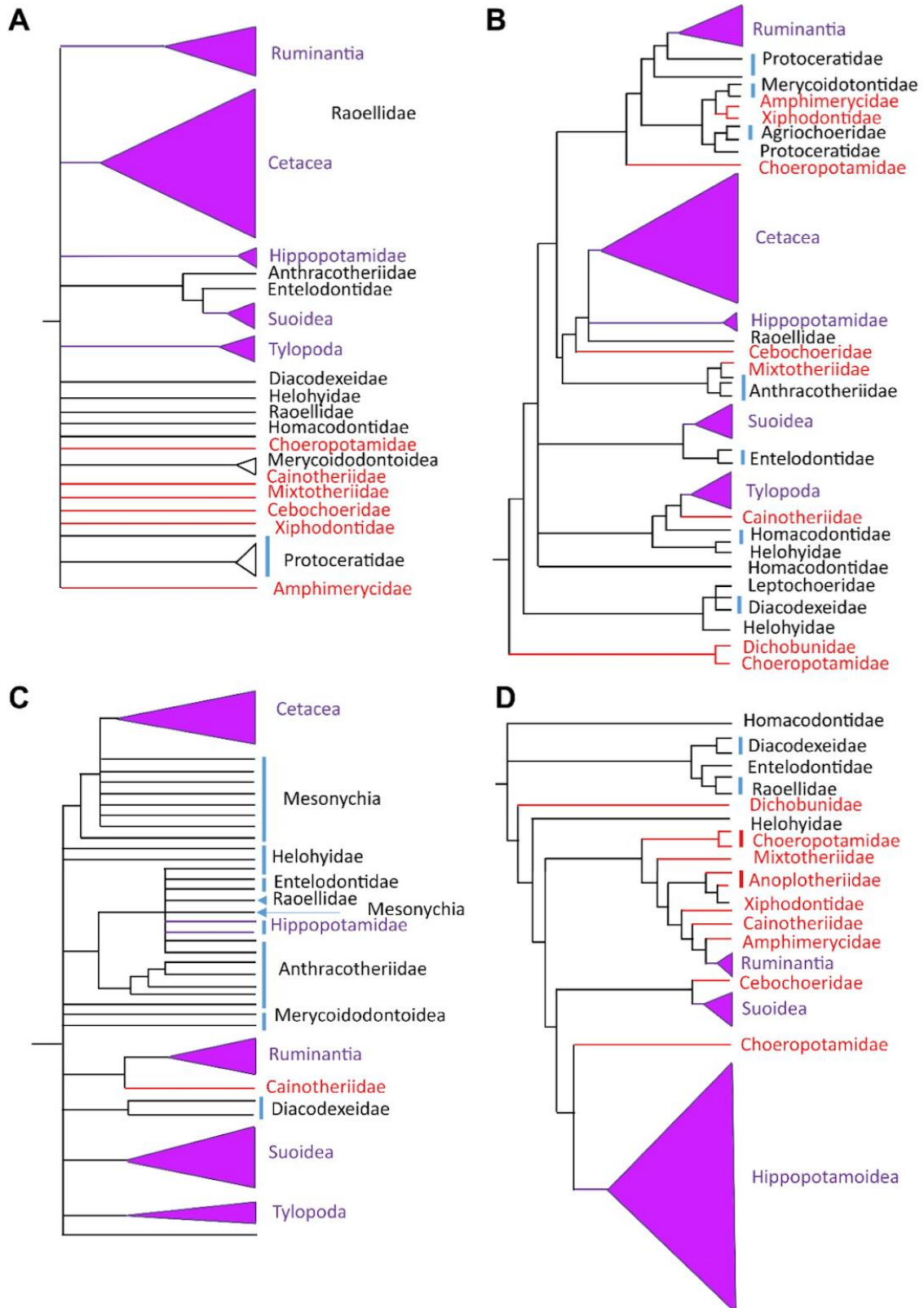


Figure 4 : Relations phylogénétiques au sein des Artiodactyla selon **A-** Geisler & Uhen (2005), **B-** Geisler et al. (2007), **C-** O’Leary & Gatesy (2008), **D-** Lihoreau et al. (2015). Les artiodactyles endémiques européens apparaissent en rouge.

d) La transition Eocène-Oligocène et la *Grande Coupure*

Après avoir été très discutée tant pour sa définition que pour sa datation, il semble que la limite Eocène-Oligocène fasse l'objet d'un consensus et soit datée autour de 33.9 Ma (Prothero, 1994 ; Coxall et Pearson, 2007 ; Zachos et al., 2008 ; Pearson et al., 2009 ; Speijer et al., 2020). A cette époque se produit un événement climatique majeur, aussi dénommé *Terminal Eocene Event* en Amérique du Nord (Wolfe, 1978 ; Prothero, 1994), qui conduit à une aridification marquée et un refroidissement global de la planète (Figure 5 ; Mosbrugger et al., 2005 ; Westerhold et al., 2020). Une baisse de 4 °C de la température des eaux océaniques profondes est en effet observée en Atlantique Nord (Zachos et al., 2001, 2008 ; Liu et al., 2009) et une baisse d'environ 5 °C est observée en Europe centrale (Mosbrugger et al., 2005 ; Uhl et al., 2007) (Figure 5A). De plus, des changements de la circulation océanique dus à l'ouverture des portes de l'océan Austral donnent lieu aux premières glaciations de l'Antarctique, forcées par une diminution du CO₂ atmosphérique et une insolation solaire minimale (Figure 5C ; Zachos et al., 2001, 2008 ; Liu et al., 2009 ; Pearson et al., 2009 ; Liebrand et al., 2017). Une baisse des niveaux marins à l'échelle mondiale est également observée, allant de 30 à 90 mètres selon les régions du monde (Figure 5B ; Miller et al., 2005, 2020 ; Coxall et Pearson, 2007). Ces événements tectoniques et climatiques majeurs qui accompagnent la transition Eocène-Oligocène coïncident avec une des principales phases d'extinction du Cénozoïque, à l'échelle mondiale (Raup et Sepkoski, 1984 ; Coxall et Pearson, 2007 ; Hoyal Cuthill et al., 2020). Dans le même temps, sur le domaine continental, se produit un important événement décrit par Stehlin (1909) à partir des faunes du bassin parisien et nommé la « *Grande Coupure* ». Il la définit comme étant un changement dans les faunes qui inclut les phylums qui s'éteignent et ceux qui apparaissent. A l'échelle mondiale, cet événement correspond à un important renouvellement de la faune et est particulièrement marqué en Europe (Figure 6 ; Legendre et al., 1991 ; Hooker et al., 2004). Ce renouvellement, bien mis en évidence notamment dans les phosphorites du Quercy, se situe classiquement entre les niveaux MP20-MP21 de l'échelle européenne mammalienne (Schmidt-Kittler et al., 1987 ; Aguilar et al., 1997 ; voir également ci-dessous), encadrant la transition Eocène-Oligocène. Jusqu'à la fin de l'Eocène et au début de l'Oligocène, l'Europe était isolée de l'Asie par des mers épicontinentales et notamment par le détroit de Turgai (Figure 6 ; Prothero, 1994 ; Popov et al., 2004 ; Menecart et al., 2018 ; Poblete et al., 2021), bien que ce dernier semble disparaître dès le début de l'Eocène supérieur (36.7 Ma ; Kaya et al., 2019). Lors de la baisse des niveaux marins et de la mise en place des ponts continentaux, la faune mammalienne endémique d'Europe qui avait évolué en contexte

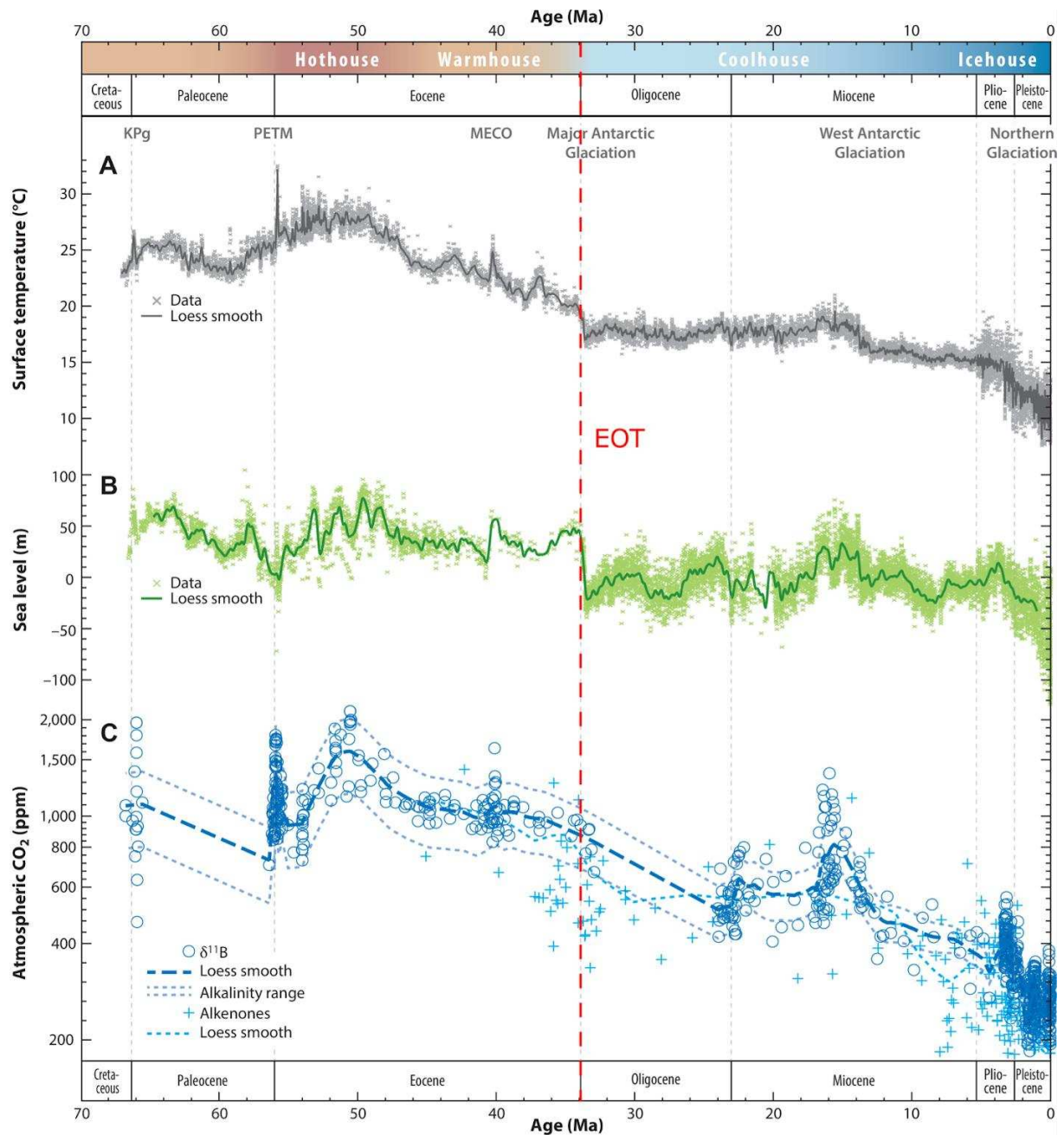


Figure 5 : Évolution du climat et du niveau marin global durant le Cénozoïque. **A-** La température de surface des mers estimée à partir des données Westerhold et al. (2020 ; $\delta^{18}\text{O}$ de coquilles de foraminifères benthiques) et modifiées par l'équation de Hansen et al. (2013). **B-** Le niveau marin estimé à partir des données de Miller et al. (2020). **C-** La reconstitution de la courbe de CO₂ atmosphérique issue de Rae et al. (2021). EOT pour transition Eocène-Oligocène. Figure modifiée de Rae et al. (2021).

insulaire pendant près de 10 à 15 Ma, particulièrement en Europe occidentale, est remplacée en majorité par des taxons d'origine asiatique tels que des ruminants, cochons, hippopotames, hamsters, castors, lapins, carnivores et rhinocéros (Figure 6 ; Stehlin, 1909 ; Legendre et al., 1991 ; Prothero, 1994 ; Baciu et Hartenberger, 2001 ; Blondel, 2001 ; Solé et al., 2014). On estime qu'environ 50 à 60% de la faune de mammifères placentaires européens auraient disparu

lors de la *Grande Coupure* (Legendre et al., 1991 ; Legendre et Hartenberger, 1992 ; Prothero, 1994 ; Escarguel et Legendre, 2006).

Cependant, l'immigration des taxons asiatiques et leurs interactions avec la faune européenne sont des phénomènes complexes. En effet, plusieurs mentions sont faites de migrants asiatiques en Europe, avant la transition Eocène-Oligocène. En Europe occidentale (France, Angleterre, Espagne, Allemagne du Nord), des taxons asiatiques ont été découverts dans les niveaux de la fin de l'Eocène supérieur : les eulipotyphles *Tetracus nanus* (Erinaceidae) de la localité fossilifère de Coyrou [(Quercy, France ; MP20) ; (Legendre et al., 1995)], et *Eotalpa anglica* (Talpidae) à Headon Hill 2 [(Ile de Wight en Angleterre ; MP18) ; (Sige et al., 1977 ; Hooker, 2016)] et les artiodactyles *Elomeryx crispus* (Antracotheriidae) de la Débruge [(Vaucluse, France ; MP18) ; (Hellmund, 1991)], *Phaneromeryx gelyensis* (Gelocidae) de Saint-Gély-du-Fesc [(Herault, France ; MP18-MP19) ; (Hartenberger et al., 1969)] et « *Gelocus* » *minor* ou *Iberomeryx* sp. ? (Gelocidae) de Mormont Entreroches [(Mormont, Suisses ; MP18-MP19) ; (Blondel, 1997 ; Hooker et Weidmann, 2000)]. Tous ces taxons ne sont cependant bien représentés que dans la faune qui suit la *Grande Coupure* à l'Oligocène inférieur (Legendre et al., 1995), et à l'exception de *Tetracus* et *Elomeryx*, aucune

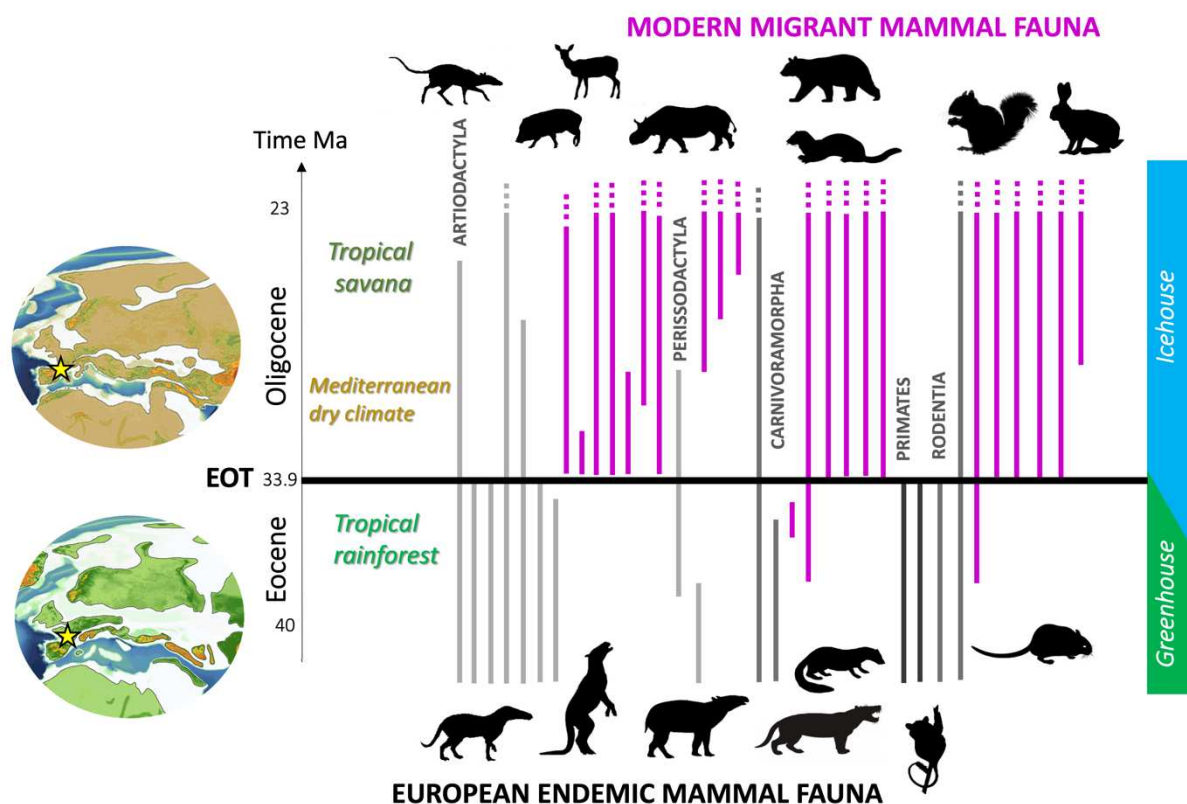


Figure 6 : Événement de la grande Coupure en Europe occidentale. Les cartes paléogéographiques sont issues de Poblete et al. (2021) à 40Ma et 20Ma. La liste faunistique est issue de Remy et al. (1987).

ne perdure dans le temps (Baciu et Hartenberger, 2001 ; Lihoreau et al., 2009). En Europe orientale, notamment en Allemagne du Sud, en Transylvanie et dans les Balkans, des évènements d'immigrations sont également observés, souvent encore plus précoces. Ils se caractérisent par la découverte de fossiles de Cricetidae, comme *Atavocricetodon atavus* à Mohren 6 du début de l'Eocène supérieur (Legendre, 1987a) et *Pseudocricetodon* sp. de l'Eocène supérieur de Roumanie et de Serbie (Baciu et Hartenberger, 2001 ; de Bruijn et al., 2018), de ruminants comme *Bachitherium thraciensis* (Bachitheriidae) du début de l'Eocène supérieur en Bulgarie (Menecart et al., 2018) ou de rhinocéros comme *Sellamynodon zimborensis* (Aminodontidae) de la fin de l'Eocène supérieur en Roumanie (Tissier et al., 2018). D'autres découvertes de taxons asiatiques en Transylvanie et en Anatolie encore plus antérieures, tels que des Brontotheriidae (*Brachydiastematerium*, *Embolotherium*), un Hyracodontidae (*Prohyracodon*) et un Aminodontidae (*Aminodontopsis*), montrent que ces régions étaient colonisées par des éléments asiatiques depuis au moins l'Eocène moyen (Baciu et Hartenberger, 2001 ; Tissier et al., 2018 ; exemple de la *Balkanatolia*, Licht et al., 2022). La présence de taxons asiatiques en Europe avant la transition Eocène-Oligocène montre ainsi que la *Grande Coupure* ne serait pas un évènement instantané mais plutôt un évènement diachronique (Legendre et al., 1995 ; Menecart et al., 2021), avec plusieurs phases d'immigrations d'intensités différentes. De plus, selon la zone géographique, elles semblent ne pas être forcément contemporaines de la crise climatique de la transition Eocène-Oligocène (Legendre, 1987a ; Licht et al., 2022). En effet, en Europe orientale, les phases d'immigrations précèdent largement (MP16-MP19) les évènements d'extinctions de la transition Eocène-Oligocène (MP20-MP21) (Legendre, 1987a ; Baciu et Hartenberger, 2001 ; Menecart et al., 2018 ; Licht et al., 2022), alors qu'en Europe occidentale, la crise climatique coïncide avec une phase d'immigration importante (Rage, 1984 ; Legendre, 1987a ; Prothero, 1994 ; Costa et al., 2011). La présence de migrants asiatiques en Europe avant la transition Eocène-Oligocène, remet également en question l'étanchéité des barrières géographiques entre les domaines asiatique et européen au cours de l'Eocène. Il est en effet vraisemblable que des voies de passage étaient présentes à cette époque, autorisant les échanges de faunes (Baciu et Hartenberger, 2001 ; Menecart et al., 2018 ; Kaya et al., 2019 ; Licht et al., 2022). Cependant, le fait que les nouveaux arrivants n'occupent pas directement l'ensemble de l'Europe, mais restent un temps cantonnés à l'Allemagne du Sud, suggère l'existence d'une barrière physique entre ces deux territoires (Legendre, 1987a ; Baciu et Hartenberger, 2001 ; Licht et al., 2022). En effet, la mer Paratéthis pendant tout l'Eocène reliait la dépression alpine septentrionale aux bassins des Carpates et du Grand Caucase, formant une longue barrière marine de plus de 50

km de large dans la mer alpine et de 200 à 500 km dans celle des Carpates (**Figure 6** ; Popov et al., 2004 ; Berger et al., 2005 ; Kaya et al., 2019 ; Poblete et al., 2021). Cette barrière aurait disparu au début de l'Oligocène, sous les effets combinés de l'orogénèse Alpine et d'une baisse des niveaux marins (Prothero, 1994 ; Kocsis et al., 2014 ; Miller et al., 2020).

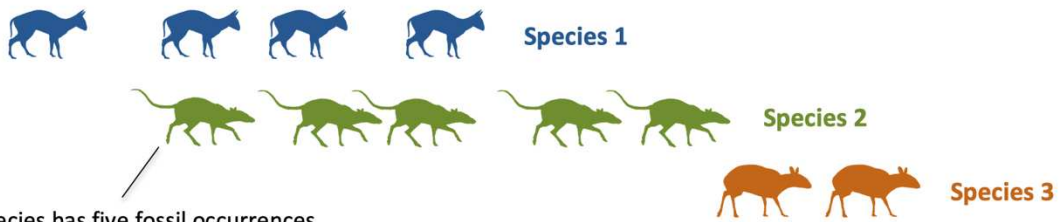
Enfin, de nombreuses études (Legendre, 1987b ; Prothero et Berggren, 1992 ; Knobloch et al., 1993 ; Cavagnetto et Anadón, 1996 ; Blondel, 2001 ; Collinson et Hooker, 2003 ; Mosbrugger et al., 2005 ; Akhmetiev et Beniamovski, 2009 ; Kvaček et al., 2014 ; Pound et Salzmann, 2017) montrent que dans toutes les régions d'Europe, un changement important intervient dans la structure des milieux à la transition Eocène-Oligocène (**Figure 6**). Cette modification survient après un changement graduel qui débute au milieu de l'Eocène (Mai, 1989 ; Blondel, 2001) et apparaît comme la conséquence d'une crise climatique majeure qui amène à leur détérioration en Europe : de chaud et humide (tropical/subtropical), avec des environnements fermés composés de forêts tropicales principalement sempervirentes, le milieu devient plus froid et aride (climat tempéré), ouvert et saisonnier, dominé par des espèces à feuilles caduques et sclérophylles (**Figure 6** ; Knobloch et al., 1993 ; Cavagnetto et Anadón, 1996 ; Mosbrugger et al., 2005 ; Akhmetiev et Beniamovski, 2009). Néanmoins, au-delà de ce contexte global, des différences notables ont été mises en évidence entre les paléoprovinces d'Europe au cours de l'Eocène supérieur (Legendre, 1987b ; Cavagnetto et Anadón, 1996 ; Badiola et al., 2009 ; Kvaček et al., 2014 ; Pound et Salzmann, 2017). En effet, comparées aux conditions présentes en France, les conditions en Allemagne du Sud semblent plus humides et les environnements plus fermés, alors que dans le Sud de l'Angleterre, les milieux paraissent plus ouverts et plus secs (Legendre, 1987b). Dans le Nord de la Bohême, les saisonnalités semblent plus marquées (Kvaček et al., 2014) et l'Espagne diffère du Nord de l'Europe par une influence plus importante d'espèces africaines et une saisonnalité plus importante (Cavagnetto et Anadón, 1996 ; Badiola et al., 2009 ; Pound et Salzmann, 2017). Ces différents paysages redeviennent cependant plus homogènes après la crise climatique de la transition Eocène-Oligocène, devenant ouverts et secs avec des températures annuelles plus basses qu'au cours de l'Eocène (Legendre, 1987b ; Mosbrugger et al., 2005 ; Utescher et al., 2015). Blondel (2001) suggère néanmoins la présence d'une mosaïque de paysage en Europe occidentale au cours de l'Oligocène, allant de forêt tempérée, de conifères, des bois à des savanes ouvertes. A l'Oligocène supérieur, les milieux redeviennent plus humides et plus chauds, tout en restant relativement ouverts (Legendre, 1987b ; Knobloch et al., 1993 ; Gastaldo et al., 1998 ; Zachos et al., 2008 ; Utescher et al., 2015). Ces modifications des environnements et des paysages ont

ainsi probablement affecté de manière importante la diversité des mammifères en Europe au cours du Paléogène.

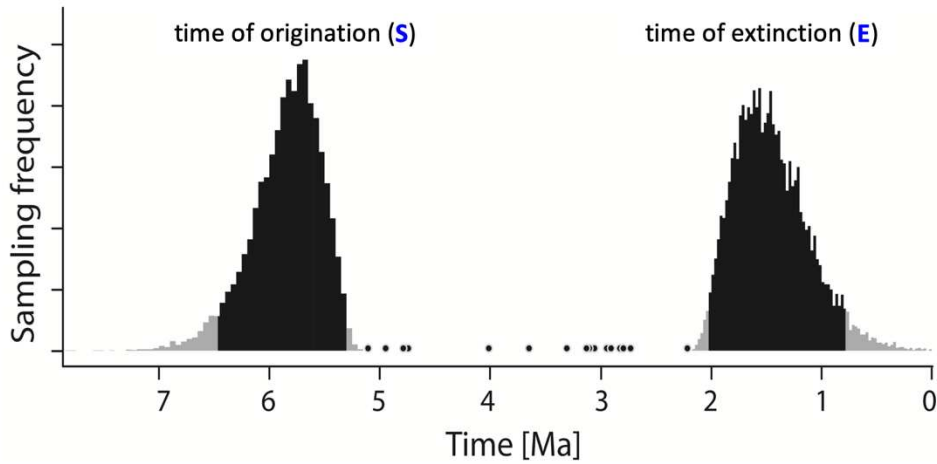
e) Spéciation et extinction au cours du temps et facteurs influençant la diversification

L'évolution de la diversité biologique est déterminée par l'interaction entre les taux de spéciation (formation des espèces) et d'extinction (extinction des espèces) qui conduisent les clades à prospérer ou à décliner (Gilinsky et Bambach, 1987 ; Legendre et Hartenberger, 1992 ; Qental et Marshall, 2013 ; Silvestro et al., 2015 ; Lim et Marshall, 2017 ; Žliobaitė et al., 2017). La spéciation et l'extinction sont à leur tour influencées par des facteurs biotiques et abiotiques qui varient dans le temps et dans l'espace, et la compréhension du rôle de ces facteurs représente l'un des principaux objectifs de la biologie évolutive (Benton, 2009 ; Ezard et al., 2011 ; Ezard et Purvis, 2016 ; Lim et Marshall, 2017 ; Aguilée et al., 2018). Il a été en effet démontré que l'histoire évolutive des clades était influencée par les changements environnementaux, tels que les variations de température ou les fluctuations du niveau de la mer (Janis, 1993 ; Figueirido et al., 2012 ; Mayhew et al., 2012 ; Fortelius et al., 2014 ; Tennant et al., 2016 ; Rolland et Condamine, 2019 ; Boschman et Condamine, 2022 ; Moharrek et al., 2022), et correspond au modèle du Fou du roi (*Court Jester* model ; Barnosky, 2001). Il a été également démontré que les interactions biotiques telles que la prédation et la compétition pour les ressources jouaient un rôle important dans l'histoire des clades (Benton, 1987 ; Van Valkenburgh, 1999 ; Janis, 2007 ; Liow et al., 2015 ; Silvestro et al., 2015 ; Condamine et al., 2019, 2020, 2021 ; Lidgard et al., 2021 ; Tarquini et al., 2022) ; ceci correspond à la célèbre théorie de la Reine Rouge (*Red Queen* model ; Van Valen, 1973). Il est généralement supposé que la compétition se produit principalement entre espèces étroitement apparentées, mais elle peut également avoir lieu entre des espèces de clades différents et ayant une écologie similaire (Benton, 1987 ; Liow et al., 2015 ; Silvestro et al., 2015 ; Pires et al., 2017 ; Condamine et al., 2021). Le rôle de la compétition dans la dynamique des clades a notamment été expliqué par deux mécanismes biologiques principaux : le remplacement passif et le déplacement actif (Benton, 1987 ; Sepkoski Jr, 1996). Dans le premier cas, un clade en place empêche initialement la diversification d'un clade concurrent, qui ne peut se diversifier qu'après le déclin du premier, libérant ainsi une niche écologique (voir dans Liow et al., 2015 ; Pires et al., 2017). Dans le second cas, elle se produit lorsque l'augmentation de la diversité d'un clade entraîne le déclin d'un autre clade en lui faisant concurrence sur des ressources limitées (voir dans Silvestro et al.,

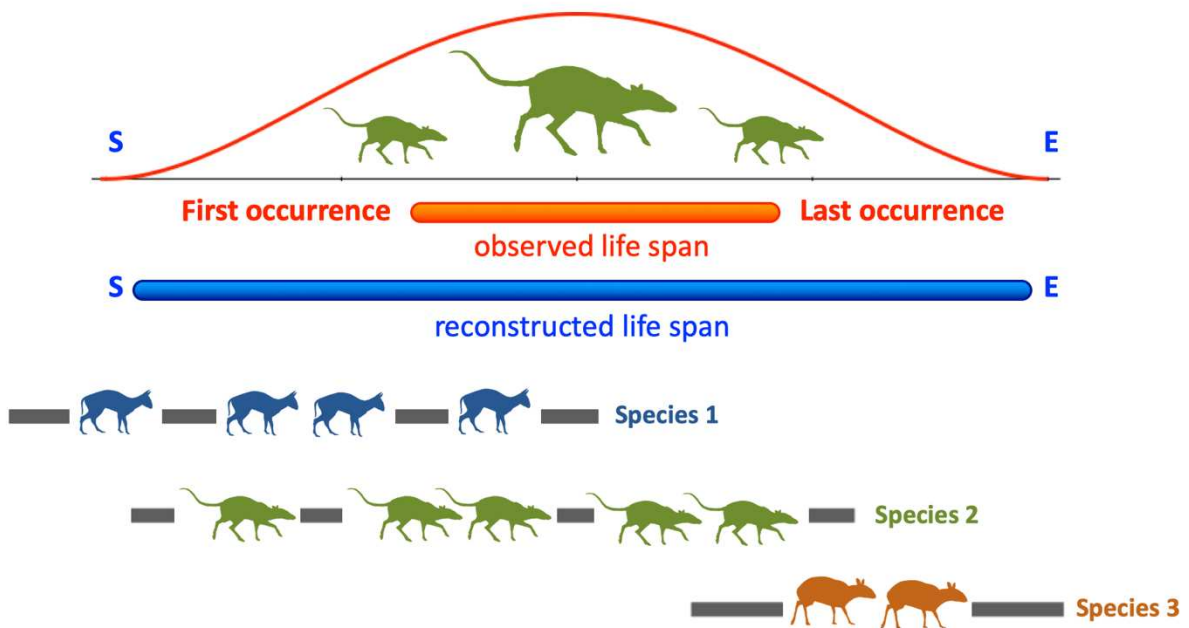
Step 1: Compilation of fossil occurrences per species



Step 2: Estimation of 'true' time of origination and extinction per species



Step 3: Reconstruction of 'true' species life span



Step 4: Computation of speciation and extinction rates

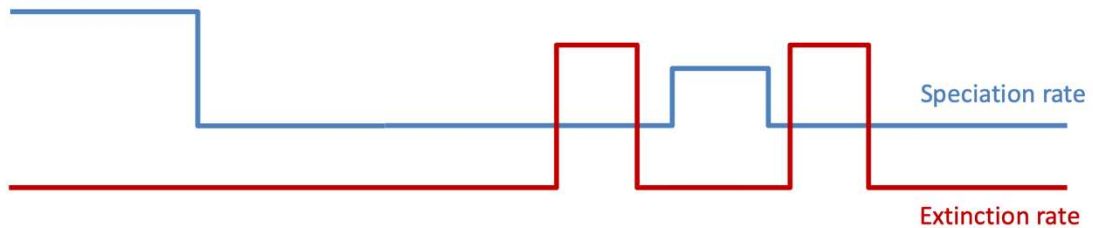


Figure 7 : Illustration des fonctionnalités du logiciel PyRate (Silvestro, 2014a, 2014b).

2015 ; Pires et al., 2017). La facilitation est également un phénomène connu d'interaction entre les clades et s'oppose à la compétition (Pires et al., 2017 ; Condamine et al., 2019, 2021 ; Tarquini et al., 2022). Elle s'exprime lorsque l'augmentation de la diversité d'un clade augmente les taux de spéciation et/ou diminue les taux d'extinction d'un autre clade. Bien que les interactions entre clades aient été récemment dévoilées sur de longues échelles de temps, les études intégrant l'influence des facteurs abiotiques ainsi que l'influence des facteurs biotiques sur la diversité, restent rares (Marx et Uhen, 2010 ; Ezard et al., 2011 ; Cantalapiedra et al., 2014 ; Silvestro et al., 2015 ; Condamine et al., 2019, 2021 ; Tarquini et al., 2022), ces dernières études trouvant un effet combiné des deux facteurs sur la diversité. Les études macroévolutives se sont en effet focalisées essentiellement sur le rôle des facteurs environnementaux, laissant de côté l'impact des interactions biotiques sur des grandes échelles spatiales et temporelles. De plus, le nombre d'outils analytiques capables de quantifier ces interactions demeurent restreints. Pourtant, l'intégration de ces deux facteurs est indispensable à la compréhension de l'histoire évolutive des clades. L'évènement de la *Grande Coupure* en Europe occidentale en est un parfait cas d'étude, là où les phénomènes de migrations et d'interactions entre les faunes mammaliennes endémiques européennes et immigrantes coïncident avec la crise climatique majeure de la transition Eocène-Oligocène (voir ci-dessus). Le logiciel PyRate, développé récemment par Silvestro et al. (2014a, 2014b) et que j'ai utilisé au cours de ma thèse, propose une approche originale sur les analyses de diversité modernes (Figure 7). PyRate permet en effet de pallier certaines limites des méthodes phylogénétiques pour estimer des taux de spéciation et d'extinction variables dans le temps, en particulier pour les clades ayant des taux d'extinction élevés et un faible nombre d'espèces actuelles (Silvestro, 2014b). En intégrant des données d'occurrences fossiles, il permet d'étudier dans un cadre bayésien les processus de diversification tout en prenant en compte les biais de préservation du registre fossile, et de tester l'impact de multi-facteurs (biotiques et abiotiques) sur l'évolution de la diversité des clades au cours du temps (Figure 7).

f) Problématiques et objectifs scientifiques

La transition Eocène-Oligocène (TEO) et la *Grande Coupure* constituent des événements de choix pour explorer le processus d'extinction biologique. D'une part, parce que la TEO coïncide avec un des principaux événements d'extinction du Cénozoïque (Raup et Sepkoski, 1984 ; Coxall et Pearson, 2007 ; Hoyal Cuthill et al., 2020) et est associée à une phase globale de bouleversements environnementaux (Coxall et Pearson, 2007 ; Liu et al., 2009 ;

Liebrand et al., 2017 ; Miller et al., 2020 ; Westerhold et al., 2020), et d'autre part parce que la *Grande Coupure* correspond à un important renouvellement de la faune à l'échelle mondiale, et particulièrement marqué en Europe (Legendre et al., 1991 ; Hooker et al., 2004). Dans le but d'étudier ce processus, je me suis focalisé sur les artiodactyles, très diversifiés et abondants dans le registre fossile quercynois (Rémy et al., 1987 ; Legendre et al., 1991 ; Blondel, 2001 ; Weppe et al., 2021). Comme exposé plus haut, les artiodactyles européens possèdent une histoire évolutive atypique et complexe. Ce groupe florissant et insulaire jusqu'à la fin de l'Eocène en Europe occidentale (Theodor et al., 2007 ; Kaya et al., 2019 ; Poblete et al., 2021) connaît en effet une extinction spectaculaire lors de la TEO (33.9 Ma ; 50 % de la diversité spécifique ; Legendre et al., 1991 ; Blondel, 2005) et est remplacé en majorité à l'Oligocène par une faune d'artiodactyles moderne venue d'Asie (Rémy et al., 1987 ; Blondel, 2001 ; Menecart et al., 2021). Appelés également les artiodactyles endémiques européens (AEE), ils constituent ainsi un cas d'étude idéal pour observer et analyser la réponse d'organismes apparentés aux modifications de leur environnement. De plus, l'abondante diversité de part et d'autre de la TEO fait des artiodactyles un groupe modèle pour étudier de manière approfondie le renouvellement de la faune à la *Grande Coupure* en Europe occidentale et effectuer ainsi la dissection d'une extinction, par le biais d'un test à grande échelle. L'évolution de la dynamique de diversité des AEE nécessite cependant une révision systématique des occurrences fossiles, les dernières révisions à grande échelle remontant aux publications de Rémy et al. (1987), Legendre et al. (1991) et Blondel (2001). D'autre part, le degré d'influence des facteurs abiotiques (ex : température, niveau marin) et biotiques (intrinsèque : régime alimentaire, masse corporelle ; ou extrinsèque : compétition) sur cette dynamique reste peu étudié ou hautement spéculatif. La paléoécologie des AEE, qui n'ont pas d'analogues modernes, repose également sur peu d'études incluant leur morphologie dentaire et est primordiale dans la détermination du « profil des victimes et survivants » de la TEO. Enfin, il n'existe pas de consensus quant aux relations de parenté de ces taxons, et leur résolution est importante pour comprendre l'histoire évolutive du groupe. Ma thèse aura donc pour objectif d'éclaircir et de répondre à ces principales interrogations :

1. ***Quel est le tempo de l'extinction des AEE ? Est-elle fortement corrélée à la TEO ?***
2. ***Quelle est l'influence des facteurs abiotiques et biotiques sur la dynamique de diversité des AEE ?***
3. ***Quelles sont les caractéristiques des AEE qui s'éteignent en comparaison de celles des immigrants et des AEE survivants post-TEO ?***

4. Quelles sont les relations phylogénétiques au sein des AEE ?

Ma thèse comporte deux ensembles d'objectifs qui se sont chevauchés dans le temps et qui reposent essentiellement sur le matériel fossile quercynois (**Figure 8**). Premièrement, il s'agira de dresser un portrait, le plus fidèle possible, des artiodactyles européens en termes de diversité spécifique et de distribution temporelle, et de renseigner leur écologie par la morphologie - avant, pendant et après la TEO (**Objectif 1 ; Figure 8**). Il s'agira ensuite d'explorer, grâce à des méthodes estimant la diversification (PyRate ; [Silvestro et al., 2014a, 2014b](#)), le tempo et le mode des taux de spéciation et d'extinction ainsi que la contribution des facteurs biotiques et abiotiques sur la dynamique de la diversité des AEE (**Objectif 1 ; Figure 8**). Deuxièmement, il s'agira de clarifier les relations phylogénétiques des AEE (PAUP* ; [Swofford, 2003](#)) en construisant une matrice de données dentaires originale et en incluant une représentation exhaustive des AEE au niveau spécifique (**Objectif 2 ; Figure 8**). L'intégration de ces résultats, mettant en parallèle la dynamique de diversité, l'environnement, l'écologie et les relations phylogénétiques des taxons, permettra de discuter de leur histoire évolutive dans un contexte de changement global.

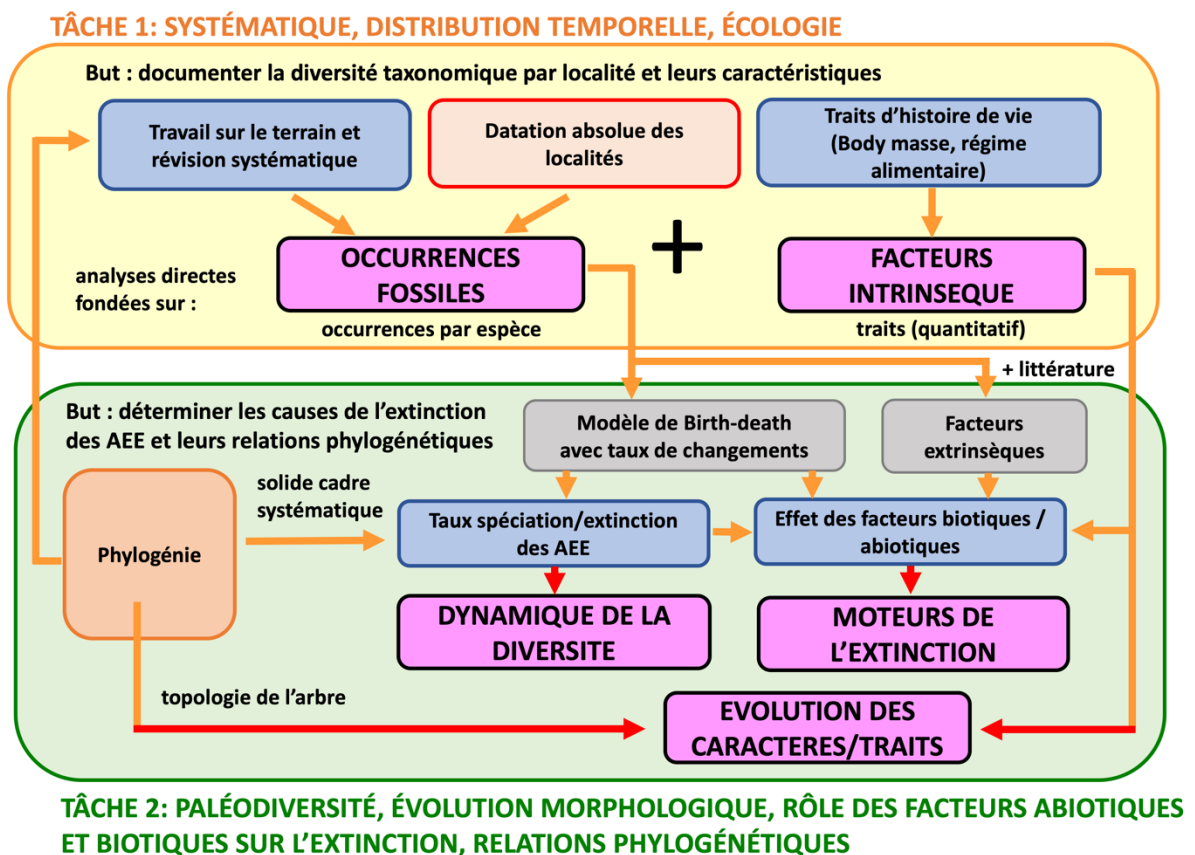


Figure 8 : Organisation et interactions entre les tâches principales de la thèse.

g) Les phosphorites du Quercy

La majorité des spécimens fossiles inclus dans ce travail proviennent des phosphorites du Quercy, dont une grande quantité réside dans les collections de l'Université de Montpellier (UM), ainsi que dans les collections privées d'Eldonia (Gannat, France). Une quantité significative est également présente dans les collections du MNHN (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), du NMBS (Naturhistorisches Museum Basel, Bâle, Suisse), du MHNVB (Muséum d'Histoire Naturelle Victor Brun, Montauban) et du NYC (American Museum of Natural History). Il est ainsi important de souligner le contexte dans lequel les spécimens fossiles ont été découverts, mais également le caractère unique des remplissages fossilifères de cette région du sud-ouest de la France. La région fossilifère du Quercy couvre 1800 km² et s'étend sur quatre départements (Lot, Aveyron, Tarn, Tarn-et-Garonne) et a récemment été classée (département du Lot) Réserve Naturelle Nationale d'intérêt géologique en 2016 et labellisé « UNESCO Global Geopark ». Dans son histoire, le Quercy a connu une intense exploitation minière des phosphates pendant la seconde moitié du 19^{ème} siècle. Identifié en 1865 dans un champ près de Caylus par Mr Jean-André Poumarède, docteur en médecine et en pharmacie et chimiste, le phosphate contenu dans les poches de remplissages argileux a très rapidement représenté une manne financière pour les paysans du Quercy. La révolution industrielle et l'essor de l'industrie chimique a en effet déclenché une véritable « fièvre du phosphate », ce dernier servant à amender les cultures, et poussé à de grandes campagnes de prospections (Sermet, 1933). L'extraction du phosphate, piégé dans les remplissages karstiques

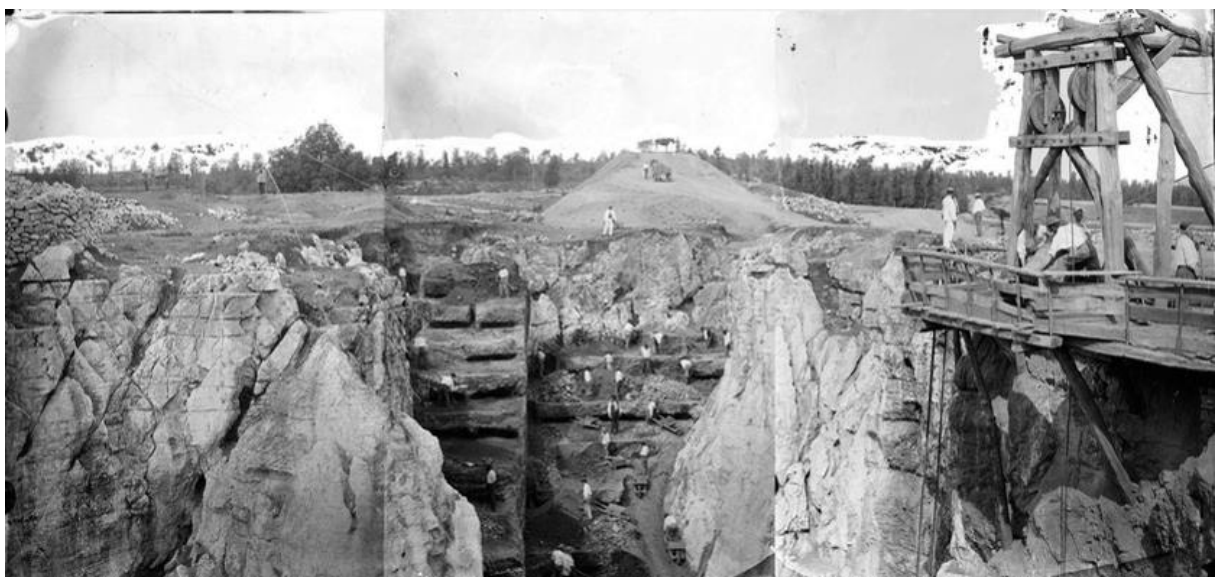


Figure 9 : Exploitation de la phosphatière de Raynal vers 1875 (collection Trutat, Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse).

du Quercy, a ainsi débuté en 1870 et atteint son apogée en 1886 (**Figure 9**) pour finalement décliner jusqu'au début du 20^{ème} siècle ([Durand-Delga, 2006](#)). L'exploitation industrielle a employé plus de 2 000 ouvriers et pendant les 16 ans qu'a duré la phase d'exploitation intensive, plus de 300 000 tonnes de minerai ont été extraites dans le Quercy. Mais la présence de nombreux restes fossiles très bien conservés dans l'argile chargée de phosphate a attiré l'attention des membres de la communauté scientifique et des amateurs. Ces fossiles étaient ensuite vendus à des collections de musées ou d'universités que ce soit en France ou à l'étranger, mais aussi à des collectionneurs privés ([Legendre et al., 1997](#) ; [Maitre, 2014](#)). L'ensemble des fossiles découverts à cette époque constitue aujourd'hui ce que l'on appelle les "Anciennes collections du Quercy". Ces collections paléontologiques de référence, comptant des milliers de spécimens, sont à l'origine de plusieurs centaines d'études durant ces 150 dernières années ([Gervais, 1872](#) ; [Filhol, 1877, 1882](#) ; [Lydekker, 1885](#) ; [Schlosser, 1887](#) ; [Weithofer, 1887](#) ; [Dechaseaux, 1965, 1973, 1974](#) ; [Wolsan et Lange-Badré, 1996](#) ; [Peigné, 2000](#) ; [Laloy et al., 2013](#) ; [Tissier et al., 2016](#) ; [Bonis, 2020](#) ; [Orliac et al., 2021](#)). Après l'interruption des opérations minières, ce n'est qu'à partir de 1965 que des équipes de paléontologues français (Université de Paris et Montpellier tout d'abord, puis rejoint par l'Université de Poitiers et de Lyon) ont organisé les recherches de terrain et les fouilles afin de localiser plus précisément les fossiles trouvés (**Figure 10A** ; [Legendre et al., 1997](#)). Parallèlement aux nombreuses études de

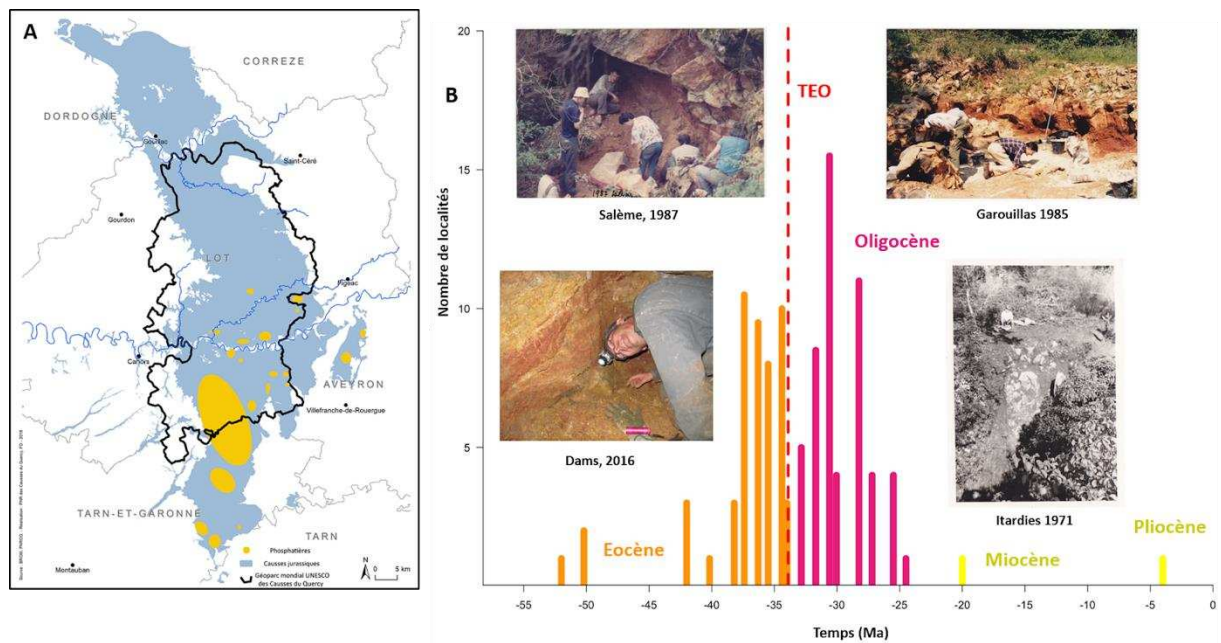


Figure 10 : Les phosphorites du Quercy et ses localités fossilifères. **A-** Carte de répartition géographique des phosphatières (en jaune), des causses jurassiques (en bleu), et du Geoparc mondial Unesco (encadré en noir). **B-** Répartition temporelle des localités fossilifères quercynaises et leur abondance. TEO pour transition Eocène-Oligocène.

systematique paléontologique visant à nommer et classer les espèces fossiles découvertes, d'autres travaux ont été consacrés à la sédimentologie (Le Gall, 2001 ; Sigé et Hugueney, 2006 ; Lezin et al., 2007), la magnétostratigraphie (Lévêque, 1993 ; Legendre et Lévêque, 1997) et la paléoécologie/paléoenvironnement (Legendre, 1987b ; Blondel, 2001 ; De Franceschi et al., 2006 ; Orliac et al., 2017), ainsi qu'à l'intérêt chronologique avec la synthèse et les mises à jour faunistiques et/ou chronologiques des gisements (Geze, 1978 ; Crochet et al., 1981 ; Rémy et al., 1987 ; Legendre et Bachelet, 1993 ; Escarguel et al., 1997 ; Legendre et Lévêque, 1997 ; Sigé et Hugueney, 2006). L'étude des faunes de la région du Quercy a par conséquent fortement contribué à l'élaboration de l'échelle biochronologique des mammifères des dépôts du Paléogène européen (Schmidt-Kittler et al., 1987 ; Aguilar et al., 1997).

Les phosphorites du Quercy sont ainsi remarquables par la richesse et la qualité des assemblages fossilifères qu'elles recèlent, ce qui en fait un *Konzentrat-Lagerstätte* multi-sites (**Figure 10**). On dénombre aujourd'hui dans la région quercynoise plus de 200 gisements, ayant permis de collecter notamment plus de 100 000 spécimens d'invertébrés, vertébrés et végétaux, dans les collections de l'Université de Montpellier (**Figure 10B**). L'ensemble de ces gisements fournit ainsi une fenêtre temporelle unique pour étudier les processus et les mécanismes de diversification, et tout particulièrement ceux des mammifères, puisqu'ils couvrent en continu une période allant de l'Eocène moyen jusqu'au début de l'Oligocène supérieur (MP16 à MP28), encadrant ainsi la transition Eocène-Oligocène (**Figure 10B** ; Escarguel et al., 1997, 2008). La prospection et la collecte de nouveaux fossiles se poursuivent encore chaque année depuis maintenant 60 ans, dans une collaboration fructueuse entre chercheurs, l'association des phosphatières du Cloup d'Aural et une équipe de spéléologues amateurs.

Bibliographies

- Aguilar, J.-P., S. Legendre, et J. Michaux. 1997. Actes Du Congrès BiochroM'97, Sur La "Biochronologie Mammalienne Du Cénozoïque En Europe et Domaines Reliés" (J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.)). Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 1–818 pp.
- Aguilée, R., F. Gascuel, A. Lambert, et R. Ferrière. 2018. Clade diversification dynamics and the biotic and abiotic controls of speciation and extinction rates. *Nature Communications* 9:1–13.
- Akhmetiev, M. A., et V. N. Beniamovski. 2009. Paleogene floral assemblages around epicontinental seas and straits in Northern Central Eurasia: Proxies for climatic and paleogeographic evolution. *Geologica Acta* 7:297–309.
- Arnason, U., A. Gullberg, S. Gretarsdottir, B. Ursing, et A. Janke. 2000. The Mitochondrial Genome of the Sperm Whale and a New Molecular Reference for Estimating Eutherian Divergence Dates. *Journal of Molecular Evolution* 50:569–578.
- Baciu, C., et J.-L. Hartenberger. 2001. Un exemple de corrélation marin–continental dans le Priabonien de Roumanie. Remarques sur la Grande Coupure. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 333:441–446.
- Badiola, A., L. Checa, M. A. Cuesta, R. Quer, J. J. Hooker, et H. Astibia. 2009. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta* 7:243–258.
- Barnosky, A. D. 2001. Distinguishing the effects of the red queen and court jester on miocene mammal evolution in the northern rocky mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:172–185.
- Benton, M. J. 1987. Progress and competition in macroevolution. *Biological Reviews* 62:305–338.
- Benton, M. J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science* 323:728–732.
- Berger, J. P., B. Reichenbacher, D. Becker, M. Grimm, K. Grimm, L. Picot, A. Storni, C. Pirkenseer, C. Derer, et A. Schaefer. 2005. Paleogeography of the Upper Rhine Graben (URG) and the Swiss Molasse Basin (SMB) from Eocene to Pliocene. *International Journal of Earth Sciences* 94:697–710.
- Berthet, D. 2003. Le genre *Cainotherium* (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction. Lyon 1, 204 pp.
- Blondel, C. 1997. Les ruminants de Pech Desse et de Pech du Fraysse (Quercy; MP28); évolution des ruminants de l'oligocène d'Europe. *Geobios* 30:573–591.
- Blondel, C. 2001. The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168:125–139.

- Blondel, C. 2005. New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144:145–166.
- Boivin, M., M. J. Orliac, M. Telles Antunes, M. Godinot, Y. Laurent, B. Marandat, D. Vidalenc, et R. Tabuce. 2018. New material of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla) from the early Eocene of Southern Europe. *Geobios* 51:285–306.
- Bonis, L. de. 2020. New genus of amphicyonid carnivoran (Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae) from the phosphorites of Quercy (France). *Fossil Imprint* 76:201–208.
- Boschman, L. M., et F. L. Condamine. 2022. Mountain radiations are not only rapid and recent: Ancient diversification of South American frog and lizard families related to Paleogene Andean orogeny and Cenozoic climate variations. *Global and Planetary Change* 208:103704.
- Boyden, A., et D. Gemeroy. 1950. The relative position of the Cetacea among the orders of Mammalia as indicated by precipitin tests. *Zoologica* 35:145–151.
- Brisson, M. J. 1762. *Regnum Animale in Classes IX.: Distributum, Sive Synopsis Methodica Sistens Generalem Animalium Distributionem in Classes IX, & Duarum Primarum Classium, Quadrupedum Scilicet & Cetaceorum, Particularem Divisionem in Ordines, Sectiones, Genera & Species.* Apud Theodorum Haak, 288 pp.
- de Bruijn, H., Z. Marković, W. Wessels, M. Milivojević, et A. A. van de Weerd. 2018. Rodent faunas from the Paleogene of south-east Serbia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 98:441–458.
- Burgin, C. J., J. P. Colella, P. L. Kahn, et N. S. Upham. 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99:1–14.
- Cantalapiedra, J. L., R. G. FitzJohn, T. S. Kuhn, M. H. Fernández, D. DeMiguel, B. Azanza, J. Morales, et A. Ø. Mooers. 2014. Dietary innovations spurred the diversification of ruminants during the Caenozoic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20132746.
- Cantalapiedra, J. L., M. Hernández Fernández, B. Azanza, et J. Morales. 2015. Congruent phylogenetic and fossil signatures of mammalian diversification dynamics driven by Tertiary abiotic change. *Evolution* 69:2941–2953.
- Cavagnetto, C., et P. Anadón. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92:281–305.
- Collinson, M. E., et J. J. Hooker. 2003. Paleogene vegetation of Eurasia : framework for mammalian faunas. *Deinsea* 10:41–84.
- Condamine, F. L., J. Romieu, et G. Guinot. 2019. Climate Cooling and Clade Competition Likely Drove the Decline of Lamniform Sharks. 20584–20590 pp.
- Condamine, F. L., D. Silvestro, E. B. Koppelhus, et A. Antonelli. 2020. The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117:28867–28875.

- Condamine, F. L., G. Guinot, M. J. Benton, et P. J. Currie. 2021. Dinosaur biodiversity declined well before the asteroid impact, influenced by ecological and environmental pressures. *Nature Communications* 12.
- Cope, E. D. 1882. The oldest Artiodactyle. *Journal of Natural History* 9:204–205.
- Costa, E., M. Garcés, A. Sáez, L. Cabrera, et M. López-Blanco. 2011. The age of the “Grande Coupure” mammal turnover: New constraints from the Eocene-Oligocene record of the Eastern Ebro Basin (NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 301:97–107.
- Coxall, H. K., et P. N. Pearson. 2007. The Eocene-Oligocene Transition; pp. 351–387 in M. Williams, A. M. Haywood, F. J. Gregory, et D. N. Schmidt (eds.), *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies*. The Geological Society, London.
- Crochet, J.-Y., J.-L. Hartenberger, J.-C. Rage, J. A. Remy, B. Sige, J. Sudre, et M. Vianey-Liaud. 1981. Les nouvelles faunes de vertebres anterieurs a la “Grande Coupure” decouvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bulletin Du Muséum National d’Histoire Naturelle de Paris* 3:245–266.
- Dechaseaux, C. 1965. Dechaseaux, C. (1965). Artiodactyles des Phosphorites du Quercy: Étude sur le genre *Dichodon*. *Annales de Paleontologie* 191–208.
- Dechaseaux, C. 1973. Essais de Paléoneurologie. *Annales de Paleontologie* 115–132.
- Dechaseaux, C. 1974. Artiodactyles primitifs des phosphorites du Quercy. *Annales de Paleontologie* 59–100.
- Ducrocq, S., Y. Chaimanee, V. Suteethorn, et J. J. Jaeger. 1998. The earliest known pig from the Upper Eocene of Thailand. *Palaeontology* 41:147–156.
- Ducrocq, S., Y. Chaimanee, A. Naing Soe, C. Sein, J.-J. Jaeger, et O. Chavasseau. 2021. First report of the lower dentition of *Siamotherium pondaungensis* (Cetartiodactyla, Hippopotamoidea) from the late middle Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen* 301:217–228.
- Durand-Delga, M. 2006. De la découverte des phosphorites du Quercy au renouveau de leur étude avec Bernard Gèze. *Strata* 30:25–36.
- Erfurt, J., et G. Métais. 2007. Endemic European Paleogene artiodactyls: Cebochoeridae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Cainotheriidae, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, and Amphimerycidae; pp. 59–84 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Escarguel, G., B. Marandat, et S. Legendre. 1997. Sur l’âge Numérique des Faunes de Mammifères du Paléogène d’Europe Occidentale, en particulier celle de l’Éocène Inférieur et Moyen; pp. 443–460 in J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes du congrès Biochrom’97, sur la “Biochronologie Mammalienne du Cénozoïque en Europe et Domaines reliés”*. Mémoires et Travaux de l’Institut de Montpellier de l’Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.

- Escarguel, G., et S. Legendre. 2006. New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Strata* 13:245–273.
- Escarguel, G., S. Legendre, et B. Sigé. 2008. Unearthing deep-time biodiversity changes: The Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Comptes Rendus - Geoscience* 340:602–614.
- Estravis, C., et D. E. Russell. 1989. Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Eocène inférieur de Silveirinha, Portugal. *Palaeovertebrata* 19:29–44.
- Ezard, T. H. G., T. Aze, P. N. Pearson, et A. Purvis. 2011. Interplay Between Changing Climate and Species' Ecology Drives Macroevolutionary Dynamics. *Science* 332:349–351.
- Ezard, T. H. G., et A. Purvis. 2016. Environmental changes define ecological limits to species richness and reveal the mode of macroevolutionary competition. *Ecology Letters* 19:899–906.
- Figueirido, B., C. M. Janis, J. A. Pérez-Claros, M. De Renzi, et P. Palmqvist. 2012. Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109:722–727.
- Filhol, H. 1877. *Recherches Sur Les Phosphorites Du Quercy: Étude Des Fossiles Qu'on y Rencontre et Spécialement Des Mammifères* (G. Masson (ed.)). Paris, 561 pp.
- Filhol, H. 1882. *Mémoires Sur Quelques Mammifères Fossiles Des Phosphorites Du Quercy*. Imprimerie Vialette et Cie, Toulouse, 140 pp.
- Fortelius, M., J. T. Eronen, F. Kaya, H. Tang, P. Raia, et K. Puolamäki. 2014. Evolution of neogene mammals in Eurasia: Environmental forcing and biotic interactions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 42:579–604.
- Foss, S. E., et D. R. Prothero. 2007. Introduction; pp. 1–3 in D. R. Prothero and S. E. Foss (eds.), *The Evolution of Artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- De Franceschi, D., C. Le Gall, G. Escarguel, M. Huguency, S. Legendre, T. Pélissié, and B. Sigé. 2006. Une paléoflore des phosphatières karstiques du Quercy (Sud-Ouest France): première découverte, résultats et perspectives. *Strata* 13:97–101.
- Le Gall, C. 2001. Evaluation de la durée de dépôt d'un remplissage paléokarstique: Le cas de Baraval (Phosphorites du Quercy). Université Claude Bernard-Lyon pp.
- Gastaldo, R. A., W. Riegel, W. Puttmann, U. G. Linnemann, et R. Zetter. 1998. A multidisciplinary approach to reconstruct the Late Oligocene vegetation in central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 101:71–94.
- Gatesy, J., C. Hayashi, M. A. Cronin, et P. Arctander. 1996. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Molecular Biology and Evolution* 13:954–963.

- Gatesy, J., J. H. Geisler, J. Chang, C. Buell, A. Berta, R. W. Meredith, M. S. Springer, et M. R. McGowen. 2013. A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66:479–506.
- Geisler, J. H., et M. D. Uhen. 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:991–996.
- Geisler, J. H., et M. D. Uhen. 2005. Phylogenetic Relationships of Extinct Cetartiodactyls: Results of Simultaneous Analyses of Molecular, Morphological, and Stratigraphic Data. *Journal of Mammalian Evolution* 12:145–160.
- Geisler, J. H., J. M. Theodor, M. D. Uhen, et S. E. Foss. 2007. Phylogenetic Relationships of Cetaceans to Terrestrial Artiodactyls; pp. 19–31 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Geisler, J. H., et J. M. Theodor. 2009. Hippopotamus and whale phylogeny. *Nature* 458:E1–E4.
- Gentry, A. W., et J. J. Hooker. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla; pp. 235–272 in M. J. Benton (ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods, volume 2: mammals*, Clarendon Press. Oxford.
- Gervais, P. 1872. Sur les mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée du Tarn-et-Garonne et du Lot. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences* 1367–1371.
- Geze, B. 1978. La poche à phosphate de St-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. *Paleovertebrata* 171–173.
- Gilinsky, N. L., et R. K. Bambach. 1987. Asymmetrical patterns of origination and extinction in higher taxa. *Paleobiology* 13:427–445.
- Gingerich, P. D., M. ul Haq, I. S. Zalmout, I. H. Khan, et M. S. Malkani. 2001. Origin of Whales from Early Artiodactyls: Hands and Feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293:2239–2242.
- Godinot, M. 1981. Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata* 10:43–126.
- Godinot, M., et F. De Lapparent de Broin. 2003. Arguments for a mammalian and reptilian dispersal from Asia to Europe during the Paleocene-Eocene boundary interval. *Deinsea* 10:255–275.
- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15:296–310.
- Hansen, J., M. Sato, G. Russell, et P. Kharecha. 2013. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 371.
- Hartenberger, J. L., B. Sigé, et J. Sudre. 1969. Les gisements de vertébrés de la région montpelliéraine 1.-Gisements éocènes. *Bulletin Du BRGM* 2:7–18.
- Hassanin, A., F. Delsuc, A. Ropiquet, C. Hammer, B. Jansen Van Vuuren, C. Matthee, M. Ruiz-Garcia, F. Catzeflis, V. Areskou, T. T. Nguyen, et A. Couloux. 2012. Pattern and timing of

- diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Comptes Rendus - Biologies* 335:32–50.
- Hellmund, M. 1991. Revision der europäischen Species der Gattung *Elomeryx* Marsh 1894 (Anthracotheriidae, Artiodactyla, Mammalia)-odontologische Untersuchungen. *Palaeontographica Abteilung A* 1–101.
- Hooker, J. J., et M. Weidmann. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland: systematic revision and resolutions of dating problems. *Kommission Der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen* 120:1–143.
- Hooker, J. J., M. E. Collinson, et N. P. Sille. 2004. Eocene–Oligocene mammalian faunal turnover in the Hampshire Basin, UK: calibration to the global time scale and the major cooling event. *Journal of the Geological Society* 161:161–172.
- Hooker, J. J. 2007. Bipedal browsing adaptations of the unusual Late Eocene-earliest Oligocene tylopod *Anoplotherium* (Artiodactyla, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 151:609–659.
- Hooker, J. J. 2016. Skeletal adaptations et phylogeny of the oldest mole *Eotalpa* (Talpidae, Lipotyphla, Mammalia) from the UK Eocene: the beginning of fossoriality in moles. *Palaeontology* 59:195–216.
- Hoyal Cuthill, J. F., N. Guttenberg, et G. E. Budd. 2020. Impacts of speciation and extinction measured by an evolutionary decay clock. *Nature* 588:636–641.
- Illiger, J. K. W. 1811. *Prodomus Systematis Mammalium et Avium Additis Terminis Zoographicis Utriusque Classis Eorumque Versione Germanica*. sumptibus C. Salfeld, 301 pp.
- Irwin, D. M., et U. Arnason. 1994. Cytochrome b gene of marine mammals: Phylogeny and evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 2:37–55.
- Janis, C. M. 2007. Artiodactyl Paleoeology and Evolutionary Trends; pp. 292–302 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Janis, C. M. 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Palaeontology* 32:463–481.
- Janis, C. M. 1993. Tertiary Mammal Evolution in the Context of Changing Climates, Vegetation, et Tectonic Events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:467–500.
- Janis, C. M. 2007. Artiodactyl Paleoeology and Evolutionary Trends; pp. 292–302 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Kaya, M. Y., G. Dupont-Nivet, J. Proust, P. Roperch, L. Bougeois, N. Meijer, J. Frieling, C. Fioroni, S. Özkan Altın, E. Vardar, N. Barbolini, M. Stoica, J. Aminov, M. Mamtimin, et G. Zhaojie. 2019. Paleogene evolution and demise of the proto-Paratethys Sea in Central Asia (Tarim and Tajik basins): Role of intensified tectonic activity at ca. 41 Ma. *Basin Research* 31:461–486.

- Knobloch, E., Z. Kvaček, Č. Bůžek, D. H. Mai, et D. J. Batten. 1993. Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 78:41–54.
- Kocsis, L., P. Ozsvárt, D. Becker, R. Ziegler, L. Scherler, et V. Codrea. 2014. Orogeny forced terrestrial climate variation during the late Eocene-early Oligocene in Europe. *Geology* 42:727–730.
- Kondrashov, P. E. 2004. The oldest known Asian artiodactyl (Mammalia). *Paleogene Mammals. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 26:205–208.
- Kumar, K., K. D. Rose, R. S. Rana, L. Singh, T. Smith, et A. Sahni. 2010. Early Eocene artiodactyls (Mammalia) from western India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1245–1274.
- Kvaček, Z., V. Teodoridis, K. Mach, T. Příkryl, et Z. Dvořák. 2014. Tracing the Eocene–Oligocene transition: a case study from North Bohemia. *Bulletin of Geosciences* 89:1411.
- Laloy, F., J.-C. Rage, S. E. Evans, R. Boistel, N. Lenoir, et M. Laurin. 2013. A Re-Interpretation of the Eocene Anuran *Thaumastosaurus* Based on MicroCT Examination of a ‘Mummified’ Specimen. *PLoS ONE* 8:e74874.
- Legendre, S. 1987a. Les immigrations de la “Grande Coupure” sont-elles contemporaines en Europe occidentale ? *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:141–148.
- Legendre, S. 1987b. Les communautés de mammifères d’Europe occidentale de l’Eocène supérieur et Oligocène : structures et milieux. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:301–312.
- Legendre, S., J. Y. Crochet, M. Godinot, J. L. Hartenberger, B. Marandat, J. A. Remy, B. Sigé, J. Sudre, et M. Vianey-Liaud. 1991. Evolution de la diversité des faunes de Mammifères d’Europe occidentale au Paleogene (MP 11 a MP 30). *Bulletin de La Société Géologique de France* 162:867–874.
- Legendre, S., et J. L. Hartenberger. 1992. Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene; pp. 516–528 in D. R. Prothero et W. Berggren (eds.), *Eocene/Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press.
- Legendre, S., et B. Bachelet. 1993. The numerical ages: A new method of datation applied to Paleogene mammalian localities from Southern France. *Newsletters on Stratigraphy* 29:137–158.
- Legendre, S., B. Marandat, J. A. Remy, B. Sigé, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, J. Y. Crochet, et M. Godinot. 1995. Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire (MP 20-21) proche de la Grande Coupure. *Géologie de La France* 1:63–68.
- Legendre, S., B. Sigé, J. G. Astruc, L. de Bonis, J.-Y. Crochet, C. Denys, M. Godinot, J.-L. Hartenberger, F. Lévêque, B. Marandat, C. Mourer-Chauviré, J.-C. Rage, J. A. Remy, J. Sudre, et M. Vianey-Liaud. 1997. Les phosphorites du Quercy: 30 ans de recherche. Bilan et perspectives. *Geobios* 30:331–345.

- Legendre, S., et F. Lévêque. 1997. Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale: vers une intégration à l'échelle globale; pp. 461–473 in J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.), Actes du congrès BiochroM'97, sur la "Biochronologie Mammalienne du Cénozoïque en Europe et Domaines reliés". Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Lévêque, F. 1993. Correlating the Eocene Oligocene mammalian biochronological scale from SW Europe with the marine magnetic anomaly sequence. *Journal of the Geological Society* 150:661–664.
- Lezin, C., J. Rey, P. Faure, R. Cubaynes, T. Pelissie, C. Durllet, et J.-F. Deconinck. 2007. Tectono-biosedimentary recordings at the Lias-Dogger transition: example of the Quercy carbonate platform (Aquitaine Basin, France). *Bulletin de La Société Géologique de France* 178:275–291.
- Licht, A., G. Métais, P. Coster, D. İbilioglu, F. Ocakoğlu, J. Westerweel, M. Mueller, C. Campbell, S. Mattingly, M. C. Wood, et K. C. Beard. 2022. Balkanatolia: The insular mammalian biogeographic province that partly paved the way to the Grande Coupure. *Earth-Science Reviews* 226:103929.
- Lidgard, S., E. Di Martino, K. Zágorský, et L. H. Liow. 2021. When fossil clades "compete": Local dominance, global diversification dynamics and causation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288.
- Liebrand, D., A. T. M. De Bakker, H. M. Beddow, P. A. Wilson, S. M. Bohaty, G. Ruessink, H. Pälike, S. J. Batenburg, F. J. Hilgen, D. A. Hodell, C. E. Huck, D. Kroon, I. Raffi, M. J. M. Saes, A. E. Van Dijk, et L. J. Lourens. 2017. Evolution of the early Antarctic ice ages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114:3867–3872.
- Lihoreau, F., S. Ducrocq, P. O. Antoine, M. Vianey-Liaud, S. Rafay, G. Garcia, et X. Valentin. 2009. First complete skulls of *Elomeryx crispus* (gervais, 1849) and of *Protaceratherium albigense* (Roman, 1912) from a new oligocene locality near Moissac (SW France). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:242–253.
- Lihoreau, F., J. R. Boisserie, F. K. Manthi, et S. Ducrocq. 2015. Hippos stem from the longest sequence of terrestrial cetartiodactyl evolution in Africa. *Nature Communications* 6.
- Lim, J. Y., et C. R. Marshall. 2017. The true tempo of evolutionary radiation and decline revealed on the Hawaiian archipelago. *Nature* 543:710–713.
- Liow, L. H., T. Reitan, et P. G. Harnik. 2015. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: Clams and brachiopods are more than ships that pass in the night. *Ecology Letters* 18:1030–1039.
- Liu, Z., M. Pagani, D. Zinniker, R. M. Deconto, M. Huber, H. Brinkhuis, S. R. Shah, R. M. Leckie, et A. Pearson. 2009. Eocene-Oligocene Climate Transition. *Science (New York, N.Y.)* 323:1187–1190.

- Luccisano, V., J. Sudre, et F. Lihoreau. 2020. Revision of the Eocene artiodactyls (Mammalia, Placentalia) from Aumelas and Saint-Martin-de-Londres (Montpellier limestones, Hérault, France) questions the early European artiodactyl radiation. *Journal of Systematic Palaeontology* 18:1631–1656.
- Luckett, W. P., et N. Hong. 1998. Phylogenetic relationships between the orders artiodactyla and cetacea: A combined assessment of morphological and molecular evidence. *Journal of Mammalian Evolution* 5:127–182.
- Lydekker, R. 1885. *Catalogue of Fossil Mammalia in the British Museum, Part II. The Order Ungulata, Suborder Artiodactyla.* order of the Trustees, London, 324 pp.
- Mai, D. H. 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162:79–91.
- Maitre, E. 2014. Western European middle Eocene to early Oligocene Chiroptera: systematics, phylogeny and palaeoecology based on new material from the Quercy (France). *Swiss Journal of Palaeontology* 133:141–242.
- Marx, F. G., et M. D. Uhen. 2010. Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic Drivers of the Evolution of Modern Whales. *Science* 327:993–996.
- Mayhew, P. J., M. A. Bell, T. G. Benton, et A. J. McGowan. 2012. Biodiversity tracks temperature over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:15141–15145.
- Mennecart, B., D. Geraads, N. Spassov, et I. Zagorchev. 2018. Discovery of the oldest European ruminant in the late Eocene of Bulgaria: Did tectonics influence the diachronic development of the Grande Coupure? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 498:1–8.
- Mennecart, B., M. Aiglstorfer, Y. Li, C. Li, et S. Wang. 2021. Ruminants reveal Eocene Asiatic palaeobiogeographical provinces as the origin of diachronous mammalian Oligocene dispersals into Europe. *Scientific Reports* 11:17710.
- Métais, G., J. Guo, et K. C. Beard. 2004. A New Small Dichobunid Artiodactyl From Shanghuang (Middle Eocene, Eastern China): Implications for the Early Evolution of Proto-Selenodonts in Asia. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 36:177–197.
- Métais, G. 2006. New basal selenodont artiodactyls from the Pondaung Formation (Late Middle Eocene, Myanmar) and the phylogenetic relationships of early ruminants. *Annals of Carnegie Museum* 75:51–67.
- Miller, K. G., M. A. Kominz, J. V. Browning, J. D. Wright, G. S. Mountain, M. E. Katz, P. J. Sugarman, B. S. Cramer, N. Christie-Blick, et S. F. Pekar. 2005. The phanerozoic record of global sea-level change. *Science* 310:1293–1298.
- Miller, K. G., J. V. Browning, W. John Schmelz, R. E. Kopp, G. S. Mountain, et J. D. Wright. 2020. Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Science Advances* 6.

- Moharrek, F., P. D. Taylor, D. Silvestro, H. L. Jenkins, D. P. Gordon, et A. Waeschenbach. 2022. Diversification dynamics of cheilostome bryozoans based on a Bayesian analysis of the fossil record. *Palaeontology* 1–21.
- Montgelard, C., F. M. Catzeflis, et E. Douzery. 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution* 14:550–559.
- Mosbrugger, V., T. Utescher, et D. L. Dilcher. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:14964–14969.
- Mourlam, M. 2019. Région Auditive Des Artiodactyles : Signal Phylogénétique et Écologique. Montpellier, Unpublished PhD, 347 pp.
- Mourlam, M. J., et M. J. Orliac. 2019. Early evolution of the ossicular chain in Cetacea: into the middle ear gears of a semi-aquatic protocetid whale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20191417.
- O’Leary, M. A., et J. H. Geisler. 1999. The position of Cetacea within Mammalia: Phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic Biology* 48:455–490.
- O’Leary, M. A., et J. Gatesy. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): Combined analysis including fossils. *Cladistics* 24:397–442.
- O’Leary, M., J. I. Bloch, J. J. Flynn, T. J. Gaudin, A. Giallombardo, N. P. Giannini, S. L. Goldberg, B. P. Kraatz, Z. Luo, J. Meng, X. Ni, M. J. Novacek, F. a Perini, Z. S. Randall, G. W. Rougier, E. J. Sargis, M. T. Silcox, N. B. Simmons, M. Spaulding, P. M. Velazco, M. Weksler, J. R. Wible, et A. L. Cirranello. 2013. The Placental Mammal Ancestor and the Post–K-Pg Radiation of Placentals. *Science* 339:662–667.
- Orliac, M., H. Bouaziz, et R. Weppe. 2021. Brain damage: the endocranial cast of *Mixtotherium cuspidatum* (Mammalia, Artiodactyla) from the Victor Brun Museum (Montauban, France). *MorphoMuseuM* 7:e158.
- Orliac, M. J., A. Pierre-Olivier, et S. Ducrocq. 2010. Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relationships within Suoidea. *Zoologica Scripta* 39:315–330.
- Orliac, M. J., et S. Ducrocq. 2012. Eocene raoellids (Mammalia, Cetartiodactyla) outside the Indian Subcontinent: Palaeogeographical implications. *Geological Magazine* 149:80–92.
- Orliac, M. J., R. Araújo, et F. Lihoreau. 2017. The petrosal and bony labyrinth of *Diplobune minor*, an enigmatic Artiodactyla from the Oligocene of Western Europe. *Journal of Morphology* 278:1168–1184.
- Owen. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct Anthracotherioid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 4:103–141.

- Pearson, P. N., G. L. Foster, et B. S. Wade. 2009. Atmospheric carbon dioxide through the Eocene-Oligocene climate transition. *Nature* 461:1110–1113.
- Peigné, S. 2000. A new species of *Eofelis* (Carnivora: Nimravidae) from the Phosphorites of Quercy, France. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 330:653–658.
- Pires, M. M., D. Silvestro, et T. B. Quental. 2017. Interactions within and between clades shaped the diversification of terrestrial carnivores. *Evolution* 71:1855–1864.
- Poblete, F., G. Dupont-Nivet, A. Licht, D. J. J. van Hinsbergen, P. Roperch, M. G. Mihalynuk, S. T. Johnston, F. Guillocheau, G. Baby, F. Fluteau, C. Robin, T. J. M. van der Linden, D. Ruiz, et M. L. J. Baatsen. 2021. Towards interactive global paleogeographic maps, new reconstructions at 60, 40 and 20 Ma. *Earth-Science Reviews* 214:103508.
- Popov, S. V., F. Rogl, A. Y. Rozanov, F. F. Steininger, I. G. Shcherba, et M. Kovac. 2004. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys 10 Maps Late Eocene to Pliocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 250:1–46.
- Pound, M. J., et U. Salzmann. 2017. Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Scientific Reports* 7:1–12.
- Prothero, D. R., et W. A. Berggren. 1992. *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution* (D. R. Prothero et W. A. Berggren (eds.)). Princeton University Press, 584 pp.
- Prothero, D. R. 1994. The late Eocene-Oligocene extinctions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 22:145–165.
- Prothero, D. R., et S. E. Foss. 2007. Summary; pp. 303–316 in D. R. Prothero and S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Quental, T. B., et C. R. Marshall. 2013. How the red queen drives terrestrial mammals to extinction. *Science* 341:290–292.
- Rae, J. W. B., Y. G. Zhang, X. Liu, G. L. Foster, H. M. Stoll, et R. D. M. Whiteford. 2021. Atmospheric CO₂ over the Past 66 Million Years from Marine Archives. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 49:609–641.
- Rage, J.-C. 1984. La “Grande Coupure” éocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles) : problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bulletin de La Société Géologique de France* 7:1251–1257.
- Raup, D. M., et J. J. Sepkoski. 1984. Periodicity of Extinctions in the Geologic Past: Deterministic Versus Stochastic Explanations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81:801–805.
- Rémy, J. A., J.-Y. Crochet, B. Sigé, J. Sudre, L. de Bonis, M. Vianey-Liaud, M. Godinot, J. L. Hartenberger, B. Lange-Badré, et B. Comte. 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:169–188.

- Rolland, J., et F. L. Condamine. 2019. The contribution of temperature and continental fragmentation to amphibian diversification. *Journal of Biogeography* 46:1857–1873.
- Rose, K. D. 1982. Skeleton of *Diacodexis*, Oldest Known Artiodactyl. *Science* 216:621–623.
- Rose, K. D. 1985. Comparative osteology of North American dichobunid artiodactyls. *Journal of Paleontology* 59:1203–1226.
- Rose, K. D., A. E. Chew, R. H. Dunn, M. J. Kraus, H. C. Fricke, et S. P. Zack. 2012. Earliest Eocene mammalian fauna from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum at Sand Creek Divide, Southern Bighorn Basin, Wyoming. *University of Michigan Papers on Paleontology* 36:1–122.
- Schlosser, M. 1887. Die affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen aussereuropäischen Verwandten. *Beiträge Zur Paläontologie Österreich-Ungarns Und Des Orients* 1:1–224.
- Schmidt-Kittler, N., M. Brunet, M. Godinot, J. L. Franzen, J. J. Hooker, et S. Legendre. 1987. European reference levels and correlation tables. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:13–31.
- Scopoli, G. A. 1777. *Introductio Ad Historiam Naturalem Sistens Genera Lapidum, Plantarum, et Animalium :Hactenus Detecta, Characteribus Essentialibus Donata, in Tribus Divisa, Subinde Ad Leges Naturae, Apud Wolfg. Prague, 506 pp.*
- Sepkoski Jr, J. J. 1996. Competition in macroevolution: the double wedge revisited. *Evolutionary Paleobiology* 211–255.
- Sermet, J. 1933. Les phosphorites du Quercy et leur signification morphologique. *Revue Géographique Des Pyrénées et Du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen* 4:200–215.
- Sige, B., J.-Y. Crochet, et A. Insole. 1977. Les plus vieilles Taupes. *Geobios* 10:141–157.
- Sigé, B., et M. Hugueney. 2006. Les micromammifères des gisements à phosphate du Quercy (SW France). *Strata* 13:207–226.
- Silvestro, D., N. Salamin, et J. Schnitzler. 2014a. PyRate: A new program to estimate speciation and extinction rates from incomplete fossil data. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1126–1131.
- Silvestro, D., J. Schnitzler, L. H. Liow, A. Antonelli, et N. Salamin. 2014b. Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data. *Systematic Biology* 63:349–367.
- Silvestro, D., A. Antonelli, N. Salamin, et T. B. Quental. 2015. The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:8684–8689.
- Simpson, G. G. 1937. The Fort Union of the Crazy Mountain field, Montana, and its mammalian faunas. *Bulletin of the United States National Museum* 1–279.

- Smith, R., T. Smith, et J. Sudre. 1996. *Diacodexis gigasei* n. sp., le plus ancien Artiodactyle (Mammalia) belge, proche de la limite Paleocene-Eocene. *Bulletin - Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique: Sciences de La Terre* 66:177–186.
- Soe, A. N., O. Chavasseau, Y. Chaimanee, C. Sein, J.-J. Jaeger, X. Valentin, et S. Ducrocq. 2017. New remains of *Siamotherium pondaungensis* (Cetartiodactyla, Hippopotamoidea) from the Eocene of Pondaung, Myanmar: Paleocologic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37:e1270290.
- Solé, F., J. Falconnet, et L. Yves. 2014. New proviverrines (Hyaenodontida) from the early Eocene of Europe; phylogeny and ecological evolution of the Proviverrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171:878–917.
- Spaulding, M., M. A. O’Leary, et J. Gatesy. 2009. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PLoS ONE* 4.
- Speijer, R. P., H. Pälike, C. J. Hollis, J. J. Hooker, et J. G. Ogg. 2020. The Paleogene Period; pp. 1087–1140 in *Geologic Time Scale 2020*. Elsevier.
- Stehlin, H. G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifère des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de La Société Géologique de France* 19:488–520.
- Sudre, J. 1978. Les Artiodactyles de l’Éocène Moyen et Supérieur d’Europe Occidentale (Systématique et Évolution). *Mémoires et travaux de l’Institut de Montpellier*, 229 pp.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. .
- Tarquini, S. D., S. Ladevèze, et F. J. Prevosti. 2022. The multicausal twilight of South American native mammalian predators (Metatheria, Sparassodonta). *Scientific Reports* 12:1224.
- Tennant, J. P., P. D. Mannion, et P. Upchurch. 2016. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nature Communications* 7.
- Theodor, J. M., K. D. Rose, et J. D. Archibald. 2005. Artiodactyla; pp. 215–233 in K. D. Rose et J. D. Archibald (eds.), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of Major Clades*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Theodor, J. M., J. Erfurt, et G. Métais. 2007. The Earliest Artiodactyls: Diacodexidae, Dichobunidae, Homacodontidae, Leptochoeridae, and Raoellidae; pp. 32–58 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Thewissen, J. G. M., D. E. Russell, P. D. Gingerich, et S. T. Hussain. 1983. A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of North-West Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 86:153–180.
- Thewissen, J. G. M., P. D. Gingerich, et D. E. Russell. 1987. Artiodactyla and Perissodactyla (Mammalia) from the early-middle Eocene Kuldana formation of Kohat (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology* 27:247–274.

- Thewissen, J. G. M., et S. T. Hussain. 1990. Postcranial Osteology of the most Primitive Artiodactyl: *Diacodexis pakistanensis* (Dichobunidae). *Anatomia, Histologia, Embryologia: Journal of Veterinary Medicine Series C* 19:37–48.
- Thewissen, J. G. M., E. M. Williams, L. J. Roe, et S. T. Hussain. 2001a. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413:277–281.
- Thewissen, J. G. M., E. M. Williams, et S. T. Hussain. 2001b. Eocene mammal faunas from northern Indo-Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:347–366.
- Thewissen, J. G. M., L. N. Cooper, M. T. Clementz, S. Bajpai, et B. N. Tiwari. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* 450:1190–1194.
- Tissier, J., J.-C. Rage, R. Boistel, V. Fernandez, N. Pollet, G. Garcia, et M. Laurin. 2016. Synchrotron analysis of a ‘mummified’ salamander (Vertebrata: Caudata) from the Eocene of Quercy, France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 177:147–164.
- Tissier, J., D. Becker, V. Codrea, L. Costeur, C. Fărcaș, A. Solomon, M. Venczel, et O. Maridet. 2018. New data on Amarynodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from Eastern Europe: Phylogenetic and palaeobiogeographic implications around the Eocene-Oligocene transition. *PLOS ONE* 13:e0193774.
- Tong, Y., et J. Wang. 2006. Fossil mammals from the early Eocene Wutu formation of Shandong province. *Palaeontologia Sinica, New Series C* 28:1–195.
- Uhl, D., S. Klotz, C. Traiser, C. Thiel, T. Utescher, E. Kowalski, et D. L. Dilcher. 2007. Cenozoic paleotemperatures and leaf physiognomy — A European perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 248:24–31.
- Utescher, T., O. V. Bondarenko, et V. Mosbrugger. 2015. The Cenozoic Cooling – continental signals from the Atlantic and Pacific side of Eurasia. *Earth and Planetary Science Letters* 415:121–133.
- Van Valen, L. 1966. Deltatheridia, a new Order of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 132:1–126.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theor.* 1:1–30.
- Van Valkenburgh, B. 1999. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 27:463–493.
- Waddell, P. J., N. Okada, et M. Hasegawa. 1999. Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals. *Systematic Biology* 48:1–5.
- Weithofer, A. 1887. Zur kenntniss der fossilen cheiropteren der französischen Phosphorite. *Mathematisch-Naturwissenschaftlich Classe* 96:341–360.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, T. Péliissié, et M. J. Orliac. 2020a. A new cainotherioidea (Mammalia, artiodactyla) from palembert (quercy, sw france): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of cainotheriidae. *Palaeontologia Electronica* 23:1–20.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, G. Escarguel, T. Péliissié, P.-O. Antoine, et M. Judith Orliac. 2020b. Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France):

- phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *Journal of Systematic Palaeontology* 18:541–572.
- Weppe, R., M. J. Orliac, G. Guinot, et F. L. Condamine. 2021. Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: Cainotherioids at the Eocene–Oligocene transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288:20210173.
- Westerhold, T., N. Marwan, A. J. Drury, D. Liebrand, C. Agnini, E. Anagnostou, J. S. K. Barnet, S. M. Bohaty, D. De Vleeschouwer, F. Florindo, T. Frederichs, D. A. Hodell, A. E. Holbourn, D. Kroon, V. Laurentano, K. Littler, L. J. Lourens, M. Lyle, H. Pälike, U. Röhl, J. Tian, R. H. Wilkens, P. A. Wilson, et J. C. Zachos. 2020. An astronomically dated record of Earth’s climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* 369:1383–1388.
- Wolfe, A. 1978. Sigma Xi , The Scientific Research Society A Paleobotanical Interpretation of Tertiary Climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* 66:694–707.
- Wolsan, M., et B. Lange-Badré. 1996. An arctomorph carnivoran skull from the Phosphorites du Quercy and the origin of procyonids. *Acta Palaeontologica Polonica* 41:277–298.
- Zachos, J., H. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, et K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292:686–693.
- Zachos, J. C., G. R. Dickens, et R. E. Zeebe. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451:279–283.
- Žliobaitė, I., M. Fortelius, et N. C. Stenseth. 2017. Reconciling taxon senescence with the Red Queen’s hypothesis. *Nature* 552:92–95.

Chapitre 1

Systematique, phylogénie et
dynamique de diversité des
Cainotherioidea autour de la
transition Eocène-Oligocène

Ce premier chapitre se compose de trois articles scientifiques réalisés dans le cadre de ce travail de thèse. Ces derniers incluent la révision systématique du clade des Cainotherioidea, et des analyses phylogénétiques et de diversité à l'échelle du groupe. Je commencerai par une introduction générale sur les Cainotherioidea présentant les principales problématiques au sein de cette super-famille, et je poursuivrai avec la présentation des trois articles scientifiques, pour enfin terminer sur une conclusion générale sur l'apport de ces travaux.

1.1 - Introduction

Les Cainotherioidea sont des petits artiodactyles connus de la fin de l'Eocène moyen (MP14, Laprade, France ; [Sudre et al., 1990](#)) au milieu du Miocène (MN6 ; [Berthet, 2003](#)) en Europe occidentale ([Sudre, 1969](#) ; [Blondel, 2005](#) ; [Weppe et al., 2020a](#)). Ils se divisent en deux familles et se composent d'au moins 7 genres ([Blondel, 2005](#) ; [Erfurt et Métais, 2007](#) ; [Weppe et al., 2020b](#)) : Les Robiacinidae [Weppe, Blondel, Vianey-Liaud, Escarguel, Péliissié, Antoine, Orliac, 2020a](#) connus de la fin de l'Eocène moyen au début de l'Eocène supérieur (MP16-MP17) avec l'unique genre *Robiacina* [Sudre, 1969](#) ; et les Cainotheriidae, divisés eux-mêmes en deux sous-familles avec les Oxacroninae [Hürzeler, 1936](#), principalement connus à l'Eocène supérieur avec les genres *Oxacron* [Filhol, 1884](#) et *Paroxacron* [Hürzeler, 1936](#) ; et les Cainotheriinae [Camp et VanDerHoof, 1940](#), principalement connus à l'Oligocène et au Miocène avec les genres *Plesiomeryx* [Gervais, 1873](#), *Caenomeryx* [Hürzeler, 1936](#) et *Cainotherium* [Bravard, 1928](#) ; et le genre *Palembertina* [Weppe, Blondel, Vianey-Liaud, Péliissié, et Orliac, 2020b](#) présent dans la localité de Palembert (Quercy, France) datée de l'Eocène supérieur (MP18-MP19) et partageant une étroite relation avec les deux sous-familles ([Weppe et al., 2020a](#)). Leur gamme de taille est variable, allant d'espèces de la taille d'un petit lapin (environ 500 g, comme les genres *Robiacina*, *Palembertina* et *Oxacron*) à une taille légèrement inférieure à celle du ruminant tragulide *Tragulus javanicus* (environ 2 kg, comme les genres *Cainotherium* ou *Caenomeryx* ; [Theodor, 2010](#)). Les Cainotherioidea se caractérisent par des molaires brachyodontes sélénodontes avec une migration distale et linguale du protocône sur leurs molaires supérieures et la présence d'une cuspside médiolinguale (ou métaconulide) sur les molaires inférieures ([Sudre, 1977](#) ; [Weppe et al., 2020a, 2020b](#)). Les Cainotheriidae présentent un schéma morphologique encore plus dérivé et unique au sein des mammifères, nommé par [Stehlin \(1906\)](#) le "plan *Cainotherium*". Il se symbolise par la présence d'un protocône en position distale sur les molaires supérieures (position centrale chez les

Robiacinidae), et par la présence d'un large métaconulide sur les molaires inférieures (petit chez les Robiacinidae) (Weppe et al., 2020a, 2020b). Comme un grand nombre d'espèces de mammifères, de nombreux artiodactyles endémiques européens disparaissent à proximité de la transition Éocène-Oligocène (TEO) au moment de la *Grande Coupure* (Stehlin, 1909 ; Legendre et al., 1991 ; Sudre et Legendre, 1992 ; Blondel, 2001 ; Escarguel et Legendre, 2006). Contrairement à la plupart de ces taxons, les Cainotheriidae franchissent la TEO et se diversifient pendant l'Oligocène (apparition des genres *Plesiomeryx* et *Caenomeryx* ; Blondel, 2005) et au début du Miocène (diversification du genre *Cainotherium* ; Berthet, 2003).

La connaissance de la plupart des genres de Cainotherioidea (*Caenomeryx*, *Oxacron*, *Palembertina*, *Paroxacron* ou *Plesiomeryx*) repose principalement sur du matériel collecté dans les remplissages karstiques des phosphorites du Quercy (Filhol, 1884 ; Lydekker, 1885 ; Hürzeler, 1936 ; Sudre, 1969, 1977 ; Dechaseaux, 1973 ; Legendre, 1980 ; Blondel, 2005 ; Weppe et al., 2020a, 2020b). Cette zone fossilifère, comme déjà développé dans l'introduction générale, donne accès à un registre fossile sans précédent avec plus de 200 localités répertoriant des assemblages fauniques locaux et permettant un enregistrement continu sur l'intervalle allant de 38 à 25 Ma (fin de l'Éocène à la fin de l'Oligocène ; Escarguel et al., 2008). Les 50 dernières années de fouilles dans cette région ont ainsi permis de mettre au jour d'abondants restes de Cainotherioidea, situés dans un cadre chronologique précis. Cependant, l'histoire évolutive des Cainotherioidea était jusqu'à lors encore mal comprise. En effet, malgré leur grande abondance dans les collections, les travaux récents sur les Cainotherioidea restaient rares, en particulier pour les localités de l'Éocène (Sudre, 1969, 1977 ; Legendre, 1980 ; Hooker et Weidmann, 2000), et peu traitaient des modalités de leur évolution. Ceci peut s'expliquer notamment par l'apparition brutale dans le registre fossile de la famille des Cainotheriidae, mais également par la difficulté d'identifier et de définir les espèces de Cainotherioidea, en raison de la monotonie apparente de leurs caractères dentaires. Enfin, du fait de leur morphologie dentaire unique, la position phylogénétique des Cainotherioidea au sein des Artiodactyla a longtemps été débattue. Les Cainotherioidea présentent une mosaïque de caractères plésiomorphes (tarse non fusionné, doigts II et V complets chez les Cainotheriidae, dentition complète) et autapomorphes (molaires sélénodontes avec chez les Cainotheriidae un plan dentaire unique) (Theodor, 2010), qui rend leurs affinités phylogénétiques difficiles à évaluer. Ils ont été en effet apparentés à diverses familles endémiques et autres groupes modernes sans qu'aucun consensus n'ait été atteint. Selon Romer (1966), les Cainotheriidae seraient placés au sein des Tylopoda, avec les Anoplotheriidae, les Xiphodontidae et les Amphimerycidae. Webb et Taylor (1980) les ont ensuite retirés des Tylopoda, tandis que Gentry et Hooker (1988), en considérant également les

Robiacinidae, les y ont maintenu dans leur "analyse préférentielle". Cependant, les résultats de l'analyse formelle de ces derniers montrent un placement des Cainotherioidea dans une position beaucoup plus précoce dans les Artiodactyla, en dehors du clade "Sélénodontia". Des analyses phylogénétiques plus récentes incluant les Cainotheriidae, ont placé ces derniers soit à proximité des Tylopoda (Geisler et Uhen, 2003 ; Geisler et al., 2007 ; Thewissen et al., 2007 ; Spaulding et al., 2009), soit comme une ramification précoce d'un large clade comprenant les Ruminantia (Geisler et Uhen, 2005 ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Lihoreau et al., 2015 ; Luccisano et al., 2020). Face à ces nombreuses hypothèses phylogénétiques, une révision profonde de la nomenclature dentaire au sein des Cainotherioidea a donc été nécessaire (cf. Weppe et al., 2020a, 2020b).

Ce premier chapitre de thèse présente trois articles qui permettent d'éclaircir les épisodes de l'histoire évolutive de ce groupe (voir également Sudre, 1969, 1977 ; Legendre, 1980 ; Blondel, 2005). Ils discutent : i) du contexte d'émergence des Cainotherioidea et de la mise en place de leur plan dentaire dérivé au sein des artiodactyles (Weppe et al., 2020a, 2020b) ; et ii) de l'évolution et de la dynamique de diversité des Cainotherioidea du Quercy de part et d'autre de la TEO (Weppe et al., 2020a, 2021).

1.2 - Matériels et méthodes

Les sections *Matériels et Méthodes* sont développées dans chaque article et annexe qui vont suivre. Une explication détaillée des fonctionnalités de l'inférence bayésienne pour estimer la dynamique de diversification (PyRate) et des méthodes de datation sera également exposée dans le chapitre 2 : section 2.3 - *Méthodes*.

1.3 - Article 1 : Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21)

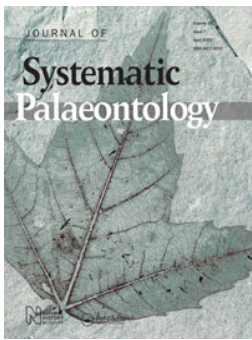
Auteurs : Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Escarguel, G., Pélissié, T., Antoine, P. O., Orliac, M. J.

Journal : *Journal of Systematic Palaeontology*

Résumé de l'article :

L'histoire évolutive des Cainotheriidae autour de la *Grande Coupure* reste peu documentée et seuls quelques travaux traitent des modalités de leur évolution, notamment en raison de la rareté des restes décrits à l'Eocène. Un nouveau réseau karstique fossilifère nommé Dams a été découvert lors de prospections de terrain dans le Quercy (Tarn-et-Garonne, France). Il présente notamment deux remplissages qui ont livré une grande abondance de restes de Cainotheriidae, à savoir DAM1 (MP19, fin Eocène) et DAM3 (MP22, début Oligocène), encadrant la transition Eocène-Oligocène. Une étude détaillée des restes mandibulaires et dentaires de Cainotheriidae provenant de ces remplissages, nous permet de largement réviser la systématique et la nomenclature dentaire des Cainotheriidae, et de révéler que seule l'espèce *Paroxacron valdense* est présente à DAM1, tandis que cinq espèces sont trouvées à DAM3. Le réseau karstique de Dams semble ainsi enregistrer une diversification taxonomique locale des Cainotheriidae après la *Grande Coupure*, les Cainotheriinae étant particulièrement florissants. Une analyse phylogénétique, incluant les Cainotheriidae de Dams, constitue la première phylogénie formelle des Cainotheriidae. Les résultats, basés sur des caractères mandibulaires et dentaires, nous permettent (i) de clarifier les relations au sein des Cainotheriidae, (ii) d'ériger la nouvelle famille des Robiacinidae, comme étant le taxon frère des Cainotheriidae parmi les Cainotherioidea, et, plus largement, (iii) de discuter la position controversée des Cainotheriidae au sein des Artiodactyla, comme étant plus étroitement liés aux Ruminantia qu'aux Tylopoda.

Mots-clés : *Grande Coupure* ; remplissages karstiques du Quercy ; Europe occidentale ; dentition déciduale ; phylogénie morpho-anatomique ; renouvellement de la faune.




Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21)

Romain Weppe, Cécile Blondel, Monique Vianey-Liaud, Gilles Escarguel, Thierry Pélissié, Pierre-Olivier Antoine & Maëva Judith Orliac

To cite this article: Romain Weppe, Cécile Blondel, Monique Vianey-Liaud, Gilles Escarguel, Thierry Pélissié, Pierre-Olivier Antoine & Maëva Judith Orliac (2020) Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21), *Journal of Systematic Palaeontology*, 18:7, 541-572, DOI: [10.1080/14772019.2019.1645754](https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1645754)


To link to this article: <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1645754>

 View supplementary material 

 Published online: 20 Aug 2019.

 Submit your article to this journal 

 Article views: 63

 View related articles 

 View Crossmark data 



Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21)

Romain Weppé^{a*}, Cécile Blondel^b, Monique Vianey-Liaud^a, Gilles Escarguel^c, Thierry Pélissier^d, Pierre-Olivier Antoine^a and Maëva Judith Orliac^a

^aInstitut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France; ^bLaboratoire Paléontologie Évolution Paléoécosystèmes Paléoprimatologie: UMR 7262, Bât. B35 TSA 51106, 6 rue M. Brunet, 86073 Poitiers Cedex 9, France; ^cLaboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, Université de Lyon 1, CNRS, UMR 5023 – LEHNA, Bat. Forel, F-69622 Villeurbanne Cedex, France; ^dRéserve naturelle nationale géologique du Lot, Parc régional et Géoparc mondial UNESCO Causses du Quercy, 46240 Labastide-Murat, France

(Received 20 February 2019; accepted 26 June 2019)

Cainotheriids are a family of small artiodactyls, known in the fossil record from the late Eocene to the middle Miocene in Western Europe. Contrary to several European endemic ungulate groups that became extinct at the end of the Eocene or close to the Eocene–Oligocene transition (Grande Coupure), cainotheriids crossed this boundary and diversified during the Oligocene. The evolutionary history of cainotheriids around the Grande Coupure remains poorly documented and only a few works deal with the modalities of their evolution, notably because of the scarcity of available Eocene remains. A new fossiliferous karstic network named Dams was discovered during field prospecting in the Quercy area (Tarn-et-Garonne, France). It notably displays two infillings that yielded a great abundance of cainotheriid remains, namely DAM1 (MP19, late Eocene) and DAM3 (MP22, early Oligocene), bracketing the Eocene–Oligocene transition. A detailed study of cainotheriid mandibular and dental remains from these infillings reveals that only *Paroxacron valdense* occurs at DAM1, while five species are found in DAM3. The karstic network at Dams seemingly records a local taxonomic diversification of cainotheriids after the Grande Coupure, with Cainotheriinae being particularly successful. Our phylogenetic analysis, including cainotheriids from Dams, constitutes the first formal phylogeny of Cainotheriidae. Our results, based on mandibular and dental characters, allow us to (i) clarify relationships within Cainotheriidae, (ii) erect a new family Robiacinidae, as being the sister taxon to Cainotheriidae among Cainotherioidea, and, more broadly, (iii) discuss the controversial position of Cainotheriidae within Artiodactyla, as being more closely related to Ruminantia than to Tylopoda.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:1F237FB2-480D-4A03-9089-379204EDEFB2>

Keywords: Grande Coupure; Quercy karstic infillings; Western Europe; deciduous dentition; morpho-anatomical phylogeny; faunal turnover

Introduction

Cainotheriids are a family of small artiodactyls, known from the late Eocene to the middle Miocene in Western Europe (Blondel 2005). This family is composed of two sub-families and at least five genera (Blondel 2005): Oxacroninae Hürzeler, 1936, with *Oxacron* Filhol, 1884 and *Paroxacron* Hürzeler, 1936; and Cainotheriinae Camp & VanDerHoof, 1940, with *Plesiomeryx* Gervais, 1873, *Caenomeryx* Hürzeler, 1936 and *Cainotherium* Bravard, 1828. Their size range is variable, from small rabbit-sized species (e.g. *Oxacron*, *Paroxacron*) to a size slightly smaller than the extant tragulid ruminant *Tragulus javanicus* (Theodor 2010) (e.g. *Cainotherium*).

Cainotheriids are characterized by brachydont selenodont molars. The upper molars bear five cusps arranged in a unique '*Cainotherium* plan' (Stehlin 1906), resulting from a posterior migration of the protocone (Erfurt & Métais 2007). Upper molars therefore have two anterior cusps (paracone and paraconule), and three posterior ones (metacone, metaconule, protocone).

Like many mammalian species, several European endemic ungulates became extinct at the end of the Eocene (Sudre & Legendre 1992; Blondel 2001), or close to the Eocene–Oligocene transition. This major mammalian faunal turnover, called the Grande Coupure (Stehlin 1910), is linked to climatic, geographical and oceanic circulation changes (Legendre 1987; Berggren

*Corresponding author. Email: romain.weppe@umontpellier.fr

& Prothero 1992; Akhmetiev & Beniamovski 2009). Unlike most other endemic artiodactyl taxa, cainotheriids crossed the Eocene–Oligocene boundary and diversified during the Oligocene (Blondel 2005). However, the evolutionary history of cainotheriids around this transition remains poorly documented and understood. Indeed, only a few studies (Legendre 1980; Hooker & Weidmann 2000) are dedicated to Eocene cainotheriids and deal with the modalities of their evolution. This is primarily due to the apparent monotony of their dental characters and the scarcity of cainotheriid remains documented in pre-Grande Coupure localities.

Knowledge of most cainotheriid genera (e.g. *Oxacron*, *Plesiomeryx* or *Caenomeryx*) principally relies on material collected from the Phosphorites karstic fillings from Quercy (south-western France) during the last century (Blondel 2005). This fossiliferous area yielded an unparalleled fossil record with over 170 localities recording local faunal assemblages with a very short time interval of ~1 million years or less (Aguilar *et al.* 1997; Escarguel *et al.* 2008), and a continuous record spanning the 38–26 Ma interval (late Eocene to late early Oligocene). In 2016, a new fossiliferous karstic network named ‘Dams’ was discovered during field prospecting in the Quercy area (Tarn-et-Garonne, France). This karstic network was partly curated during the extensive phosphate exploitation in Quercy during the late 19th century. The Dams network however still houses a great quantity of clay infillings and preserves several fossiliferous channels that are distinct in age. Specifically, two fossiliferous infillings, named DAM1 and DAM3, yielded numerous cainotheriid remains. Due to low-energy transport, osseous and dental material is particularly well preserved, and the smallest and most delicate dental elements are documented, including incisors and deciduous dentition. Biochronological dating of the Dams fossiliferous infillings builds on their rodent assemblages; morphological analyses of the dental and cranial remains from Quercy localities have allowed identification of several chronospecies (lineages), characterized by evolutionary changes in the dental features of related species (e.g. Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987; Vianey-Liaud 1974, 1976, 1979, 1998, 2015; Vianey-Liaud & Ringeade 1993; Vianey-Liaud *et al.* 1995; Vianey-Liaud & Schmid 2009). They have proved to be reliable biochronological markers (e.g. Aguilar *et al.* 1997). Rodents, especially theridomorphs, are abundant in the Dams material. The assemblages found in the different Dams infillings indicate that they bracket the Eocene–Oligocene transition (see Material and methods section for more details). Dams therefore provides an unprecedented window on cainotheriid evolution, before and after the Grande Coupure, i.e. a time interval

experiencing a dramatic faunal turnover under drastic environmental changes.

This work builds principally on the exceptionally abundant cainotheriid material from DAM1 (MP19, pre-Grande Coupure) assigned here to the single species *Paroxacron valdense*. This material allows us to revise and complete the diagnosis of this species and to describe for the first time the complete deciduous and permanent dentition of Cainotheriidae. Study of the less abundant, but more diverse, post-Grande Coupure material of DAM3 enables discussion of the diversity dynamics of cainotheriids across the Eocene–Oligocene transition.

The phylogenetic position of Cainotheriidae within Artiodactyla remains an open question. They present a mosaic of plesiomorphic characters (unfused tarsals, complete digits II and V, complete dentition) and autapomorphies (selenodont molars with unique ‘*Cainotherium*’ plan) (Theodor 2010), making their phylogenetic affinities difficult to assess. According to Romer (1966), Cainotheriidae would be placed within Tylopoda, together with Anoplotheriidae, Xiphodontidae and Amphimerycidae. Webb & Taylor (1980) subsequently removed them from Tylopoda, while Gentry & Hooker (1988) supported placement of cainotheriids within Tylopoda in their ‘preferred analysis’ (manual, Gentry & Hooker 1988, fig. 9.8). However, the results of their formal analysis (using PAUP [Swofford 1984], Gentry & Hooker 1988, fig. 9.7) retrieved them in a much more basal position, outside of the ‘Selenodontia’ clade (i.e. Tylopoda + Ruminantia). More recent phylogenetic analyses placed them either close to Tylopoda (Geisler & Uhen 2003; Geisler *et al.* 2007; Thewissen *et al.* 2007) or as an early offshoot of a wide clade including Ruminantia (Geisler & Uhen 2005; O’Leary & Gatesy 2007; Lihoreau *et al.* 2015). The revision of the dental nomenclature of cainotheriids performed in this work sets a sound basis for their inclusion in phylogenetic studies at the Artiodactyla level and identifies for the first time their closest relatives. Based on the abundant Dams cainotheriid material, we here perform the first formal phylogenetic analysis of the family, in order to support the systematic framework and to discuss the phylogenetic affinities of Cainotheriidae.

Material and methods

Material

In order to document and compare the exceptionally abundant cainotheriid dental remains from DAM1, we selected and measured 270 specimens. In addition to the material from DAM1, 152 specimens were also

selected from the less abundant material of DAM3. The assignment of different species in DAM3 relies principally on morphological features of the premolars and size criteria. The attribution of several isolated specimens (mainly molars) remains uncertain. In this work, we compare cainotheriid remains from Dams (DAM1 [MP19], DAM3 [MP22]) with material from other late Eocene and Oligocene fossiliferous localities at Quercy. All specimens from Dams are housed in the collection of Montpellier University, as are the other artiodactyl species used in this work, except for *Cainotherium laticurvatum* from the Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. These taxa were scored through direct observation by RW. Only *Anoplotherium latipes*, *Parvitrugulus priscus*, *Paratoceras coatesi* and *Eotylopus reedi* were scored from the literature (see Phylogenetic analysis, below).

The age of the material described here was determined using rodent species associations in the two localities DAM1 and DAM3. The assemblage documented in DAM1 consists of the co-occurrence of *Patriotheridomys altus* Vianey-Liaud, 1974 and *Suevosciurus* cf. *minimus* (Major, 1873), pointing to a late Priabonian age. It corresponds to the Mammalian Palaeogene (MP) reference level MP19. The specific diversity retrieved in DAM3 is higher with five associated taxa: *Sciurromys cayluxi* Schlosser, 1884; *Pseudolthinomys major* Vianey-Liaud, 1976; *Issiodoromys medius* Vianey-Liaud, 1976; *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884; and *Toeniodus curvistriatus* Pomel, 1853. This association points to MP22, coinciding with an early Rupelian age.

Methods

Measurements. Measurements (in millimetres) were taken using a mesuroscope Nikon 10. The global surface of the tooth is expressed through: L, the maximal mesiodistal length; and l, the maximal buccolingual dimension. The buccolingual aspect of the tooth is also expressed through two measurements: lp, maximal width of posterior lobe of the teeth; la, maximal width of anterior lobe. The height (h) corresponds to the maximal height of the crown. L3 and l3 respectively correspond to maximal length and width of the third lobe (distal) of the lower M3. Lam corresponds to the maximal length of the third lobe of the lower DP4. Finally, some diastemata lengths or premolar rows have been estimated based on alveoli when one of the teeth was missing. The variability of dental measures is estimated using the variation coefficient (V).

Phylogenetic analysis. In order to discuss cainotheriid systematics and the position of Cainotheriidae within

Artiodactyla, we performed a phylogenetic analysis including representatives of (i) all cainotheriid genera, (ii) Tylopoda, (iii) Ruminantia, and (iv) European endemic artiodactyl taxa retrieved as closely related to cainotheriids in previous studies. Twenty-three artiodactyl species were included as operational terminal units among which eight constitute the ingroup Cainotheriidae: *Paroxacron valdense*, *Paroxacron bergeri*, *Oxacron courtoisii*, *Plesiomyx huerzeleri*, *Plesiomyx cadurcensis*, *Caenomeryx procommunis*, *Caenomeryx filholi*, and *Cainotherium laticurvatum*; 13 species constitute the branching group (Antoine 2002; Orliac *et al.* 2010), which consists of members of Ruminantia (*Parvitrugulus priscus*, *Lophiomyx chalaniati*, *Archaeomyx optatus*), Tylopoda (*Paratoceras coatesi*, *Eotylopus reedi*) and taxa of disputed phylogenetic position (*Robiacina minuta*, *Robiacina quercyi*, *Robiacina lavergnensis*, *Dacrytherium ovinum*, *Anoplotherium latipes*, *Mixtotherium cuspidatum*, *Amphimeryx murinus*, *Xiphodon castrense*); and two species form the outgroup: *Eurodexis russelli* and *Dichobune leporina*. The character list (Supplemental S1), data matrix (Supplemental S2) and apomorphy list (Supplemental S3) are provided in the online Supplemental material. Forty-four characters are original and 29 are based on or modified from previous analyses. Character coding is based on direct observations of specimens and on illustrations and descriptions from the literature: Stehlin (1908); Matthew & Reed (1910); Hürzeler (1936); Berger (1959); Emry (1978); Sudre (1978); Gentry & Hooker (1988); Erfurt & Métais (2007); Hooker (2007); Hooker & Weidmann (2000); and Rincon *et al.* (2015). The matrix of characters was established with the software NDE 1.0 (Page 2001). Phylogenetic analysis was performed with PAUP* logical version 4.0a161 (Swofford 2002), using a heuristic search (>12 taxa) with TBR algorithm, and 1000 repetitions (10 trees retained by repetition).

Dental nomenclature. The nomenclature of Boisserie *et al.* (2010) was used in this work to name crests/cristids (Figs 1, 2). The nomenclature of Van der Made (1996, fig. 6) and Boivin *et al.* (2018) is used for deciduous dentition. The nomenclature of incisors was inspired by Van der Made (1996, fig. 13). The justification of cusp/cuspid names is provided in the Discussion, below.

Abbreviations

Institutional abbreviations. **BSP:** Bayerische Staatssammlung für Paläontologien, Munich, Germany; **DAM1, DAM3:** specimen prefix for the locality Dams in Montpellier University; **MNHN:** Muséum national

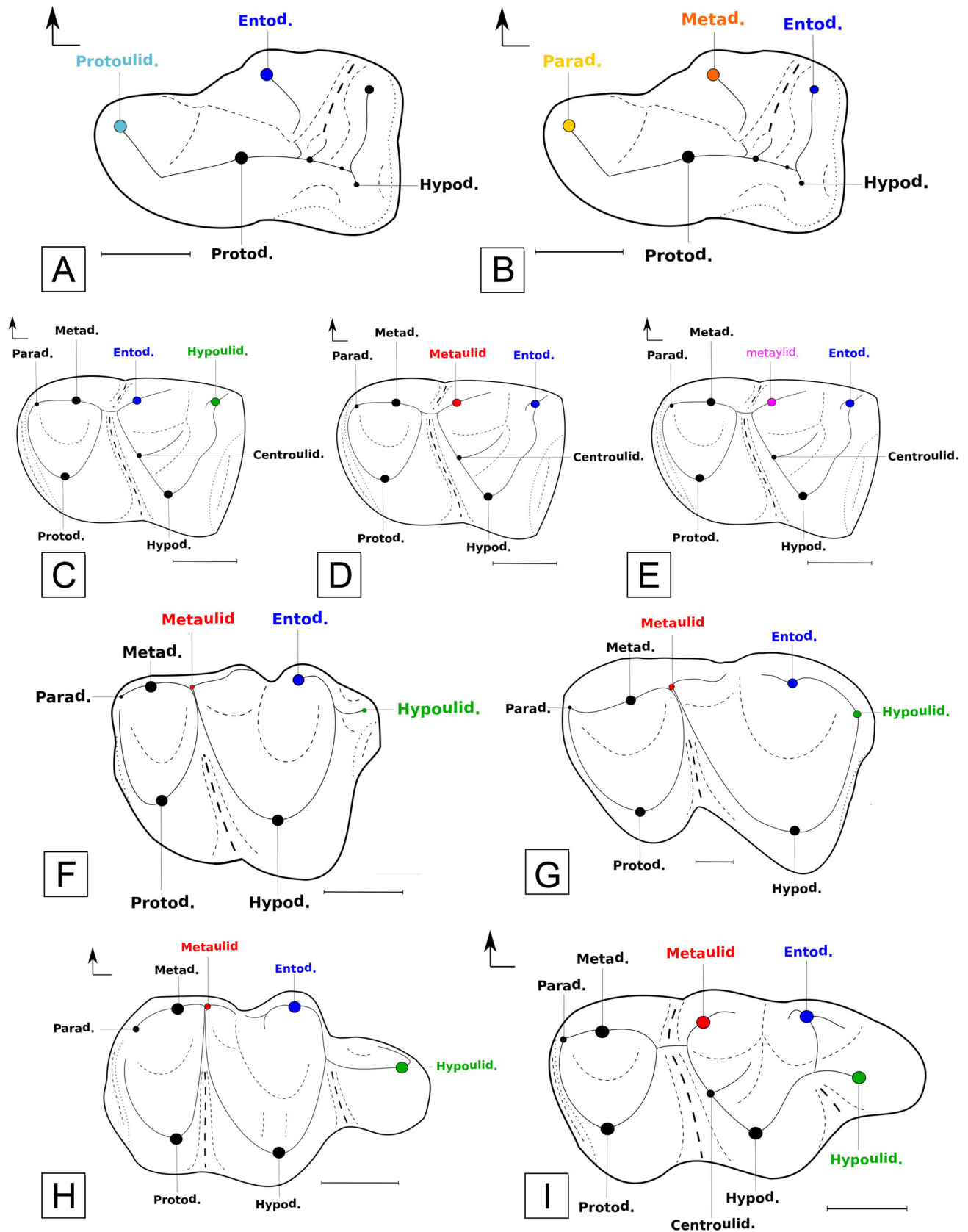


Figure 1. Dental diagrams in occlusal view. P/4 of Cainotheriidae: **A**, nomenclature of Berthet (2003); **B**, nomenclature of Boissarie *et al.* (2010). M/1–M/2 of Cainotheriidae; **C**, nomenclature of Hürzeler (1936); **D**, nomenclature of Sudre (1977); **E**, nomenclature of Gentry & Hooker (1988). M/1–M/2: **F**, *Robiacina*; **G**, *Dacrytherium*. M/3: **H**, *Robiacina*; **I**, Cainotheriidae. **Abbreviations:** **Centro**^{ulid.}, centroconulid; **Ento**^{d.}, entoconid; **Hypo**^{d.}, hypoconid; **Hypo**^{ulid.}, hypoconulid; **Meta**^{d.}, metaconid; **Meta**^{ulid.}, metaconulid; **Meta**^{ylid.}, metasylid; **Para**^{d.}, paraconid; **Proto**^{d.}, protoconid; **Proto**^{ulid.}, protoconulid. Full circles: cusp/style/conule/conulid; full lines: crest; dashed lines: valley/fosse; dotted lines: cingulum/cingulid; bold full lines: crown contour. Scale bars = 1 mm.

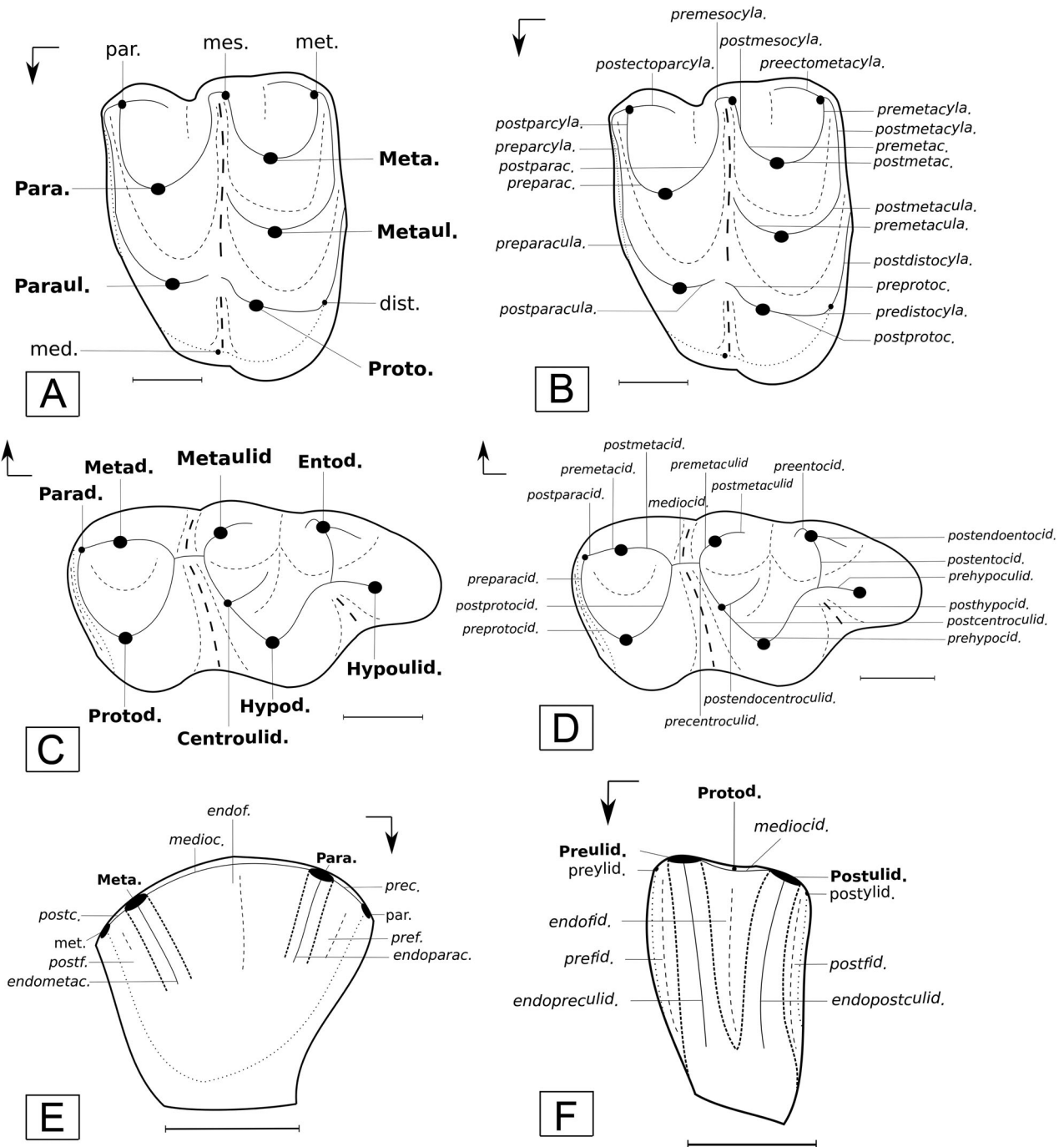


Figure 2. Dental diagrams of the *Paroxacron valdense* dentition according to the dental nomenclature of Boisserie *et al.* (2010). **A, B,** M1–M2; **C, D,** M/3; **E,** I1/1; **F,** I/1. In occlusal view: A, B, C, D. In lingual view: E, F. **Abbreviations:** **Centro^{ulid},** centroconulid; **dist.,** distostyle; **endof.,** endofossa; **endof^{id},** endofossid; **endometac.,** endometacrista; **endoparac.,** endoparacrista; **endopostc^{ulid},** endopostcristulid; **endoprec^{ulid},** endoprecristulid; **Ento^d,** entoconid; **Hypo^d,** hypoconid; **Hypo^{ulid},** hypoconulid; **medioc.,** mediocrista; **medioc^{id},** mediocristid; **med.,** mediostyle; **mes.,** mesostyle; **Meta.,** metacone; **Meta^d,** metaconid; **Meta^{ul},** metaconule; **Meta^{ulid},** metaconulid; **met.,** metastyle; **Para.,** paracone; **Para^d,** paraconid; **Para^{ul},** paraconule; **par.,** parastyle; **postcentroc^{ulid},** postcentrocristulid; **Post^{ulid},** postconulid; **postc.,** posterista; **postdistoc^{vla},** postdistocristyla; **postectoparac^{vla},** postectoparacristyla; **postendocentroc^{ulid},** postendocentrocristulid; **postendoentoc^{id},** postendoentocristid; **postentoc^{id},** postentocristid; **postf.,** postfossa; **postf^{id},** postfossid; **posthypoc^{id},** posthypocristid; **postmetac.,** postmetacrista; **postmetac^{id},** postmetacristid; **postmetac^{ula},** postmetacristula; **postmetac^{ulid},** postmetacristulid; **postmetac^{vla},** postmetacristyla; **postparac.,** postparacrista; **postparac^{id},** postparacristid; **postparac^{ula},** postparacristula; **postparac^{ulid},** postparacristulid; **postparac^{vla},** postparacristyla; **postprcista.,** postprcrista; **postprotoc^{id},** postprotocristid; **post^{vliid},** poststylid; **precentroc^{ulid},** precentrocristulid; **Pre^{ulid},** preconulid; **prec.,** precrista; **predistoc^{vla},** predistocristyla; **preectometac^{vla},** preectometacristyla; **preentoc^{id},** preentocristid; **pref.,** prefossa; **pref^{id},** prefossid; **prehypoc^{id},** prehypocristid; **prehypoc^{ulid},** prehypocristulid; **premesoc^{vla},** premesocristyla; **premetac.,** premetacrista; **premetac^{id},** premetacristid; **premetac^{ula},** premetacristula; **premetac^{ulid},** premetacristulid; **premetac^{vla},** premetacristyla; **preparac.,** preparacrista; **preparac^{id},** preparacristid; **preparac^{ula},** preparacristula; **preparac^{vla},** preparacristyla; **preprotoc.,** preprotocrista; **preprotoc^{id},** preprotocristid; **pre^{vliid},** prestylid; **Proto.,** protocone; **Proto^d,** protoconid. Full circles: cusp/style/conule/conulid; full lines: crest; dashed lines: valley/fosse; dotted lines: cingulum/cingulid; bold dashed lines: lobe contour; bold full lines: crown contour. Scale bars = 1 mm.

d'Histoire naturelle, Paris, France; **NMB**: Naturhistorisches Museum Basel, Basel, Switzerland; **Mt**: specimen prefix for Mormont, Naturhistorisches Museum Basel, Basel, Switzerland; **QS.**: specimen prefix for 'Anciennes Collections du Quercy' in Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland; **QU.**: specimen prefix for 'Anciennes Collections du Quercy' in Museum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Anatomical abbreviations. **DX**: deciduous teeth; **MX**/: upper molars; **M/X**: lower molars; **PX**/: upper premolars; **P/X**: lower molars.

Systematic palaeontology

Class **Mammalia** Linnaeus, 1758
 Order **Artiodactyla** Owen, 1848
 Superfamily **Cainotherioidea** Camp & VanDerHoof, 1940

Emended diagnosis. Small artiodactyls with large auditory bullae and large orbits. Paracone and metacone sub-equal on P3/; hypoconid small on P2–P3; postprotoconulid present. Mesoconid small to large on the lower molars; entoconid slightly more to more distal than the hypoconid. Protocone sub-central to distal on the upper molars and lingual with respect to the paraconule position on M3/.

Remarks. The justification for using the super-family Cainotherioidea is provided in the following section and follows the results of phylogenetic analysis.

Family **Cainotheriidae** Camp & VanDerHoof, 1940

Emended diagnosis. Cainotherioidea with a size ranging from small rabbit-sized species (e.g. *Oxacron*, *Paroxacron*) to slightly smaller than the extant tragulid ruminant *Tragulus javanicus* (e.g. *Cainotherium*). Complete postorbital bar; enlarged bullae and orbits; morphology of the lower jaw variable within the family but tends to become massive and deepen posteriorly in some genera. Presence of diastemata within the premolar row in the Eocene species but tend to be reduced or lost (*Cainotherium*) in the Oligocene and Miocene forms. Lower incisors with two endocrisulids; lower canine incisiform. Mesial premolars narrow; P4 tends to be molarized; P1/and P2/without mesial lobe; P3/triangular and labially concave, with a lingual cusp; P4/sub-rectangular. Crowns of cheek teeth moderately high. Lower molars with a large mediolingual metaconulid; entoconid very distal and close to hypoconulid; neotrigonid (Sudre

1977) present; absence of hypoconulid on M/1 and M/2. Upper molars sub-triangular to quadrangular with a 'W'-shaped ectoloph and crescent-shaped lingual cusps; protocone distolingual and paraconule mesiolingual; postprotocrista long and distally orientated; postparacristula present; lack of preprotocrista and paraconule junction. Limbs tetradactyl with a reduction of lateral digits (II and V); forelimb shorter than hind limb; tail long.

Subfamily **Oxacroninae** Hürzeler, 1936

Emended diagnosis. Small cainotheriids, weighing around 400 g (e.g. *Oxacron courtoisii*) to 900 g (e.g. *Paroxacron bergeri*). Muzzle generally elongated and narrow; orbits large with respect to the small size of the skull; ethmoidal fissures absent. Diastemata present (except *P. bergeri*), between P1–P2, P2–P3 and P1–P2/. Premolars narrow; postprotoconulid weak; protocone more mesial than paracone on P4/; P1 biradiculate. Upper molars sub-triangular to quadrangular (e.g. *P. bergeri*); styles without crest and mesostyle bounded (except *P. bergeri*); postparacristula relatively short.

Genus **Paroxacron** Hürzeler, 1936

Type species. *Paroxacron valdense* Stehlin, 1906 from Mormont Entreroches, Switzerland (MP19). Lectotype: right cranial fragment with P2-/M3/(NMB Mt.230; Stehlin 1906).

Original diagnosis. Oxacroninae with P1/, P1, P2/and P2 elongated and premolariform, with a short diastema between P1–P2/, P1–P2 and P2–P3 or no diastemata at all; anterior lobe of P3/elongated; upper molars with mesostyle notch (Hürzeler 1936).

Paroxacron valdense (Stehlin, 1906)

(Figs 2–7)

1906 *Oxacron valdense* Stehlin: 681, pl. 12:20, text-fig. 97.

1936 *Paroxacron valdense* (Stehlin); Hürzeler: 105, fig. 72.

1980 *Paroxacron* sp. Legendre: 120, tab. 3–4.

Lectotype. A right cranial fragment with P2-/M3/(NMB Mt.230; Stehlin, 1906), from Mormont Entreroches, Switzerland (MP19).

Emended diagnosis. Species of *Paroxacron* with diastemata short or occasionally absent between P1–P2/and

P/2–P/3, and very short to absent between P/1–P/2 and C–P/1; mandible with a gracile and relatively shallow horizontal ramus of constant height between the premolar area and the last molar; coronoid process of the mandible particularly high above the occlusal plane; mandibular condyle long mediolaterally and inclined medially in posterior view; angular apophysis not extended ventrally and stretched distally, with deeply concave dorsal outlines; shallow incisura vasorum.

Differential diagnosis. *Paroxacron valdense* differs from Cainotheriinae by the presence of sub-triangular upper molars without crested styles, a shorter postparacristula, narrow premolars, a weaker postprotoconulid, a P/1 biradicate, diastemata between P/2–P/3 and P/1–P/2/, and a protocone more mesial than the paracone on P4/. It differs also from *Plesiomeryx* and *Caenomeryx* species by smaller size (except *Ple. cadurcensis*), a small protocone and a longer mesial lobe on P3/, as well as the absence of a protocone on P2/. It differs from *Cainotherium* by smaller size, the absence of cingulum/id on premolars, a triangular P3/, and the presence of a valley between the entoconid and the mesoconid on lower molars. *Paroxacron valdense* differs from the other Oxacroninae *Oxacron courtoisii* by the presence of more elongate and premolariform premolars (P1 and P2), an elongate anterior lobe on the P3/ and a larger paraconule on the upper molars. Within *Paroxacron*, *Paroxacron valdense* is distinguished from *P. bergeri* by smaller size, sub-triangular upper molars, looped mesostyle, and the presence of diastemata. Finally, *Paroxacron valdense* differs from *Paroxacron* sp. by larger size, a M1/more triangular and a shorter diastema between P/1–P/2.

New material from DAM1. DAM1: four left maxillary fragments with P2/–M3/ (DAM1 01–03, DAM1 07); two left maxillary fragments with P2/, P4/–M3/ (DAM1 04, DAM1 09); two left maxillary fragments with P3/–M3/(DAM1 05, DAM1 06); one right maxillary fragment with P1/–M3/ (DAM1 08); two left maxillary fragments with P4/–M3/ (DAM1 10, DAM1 13); two right maxillary fragments with P4/–M3/ (DAM1 11, DAM1 14); one left maxillary fragment with P2/–M2/ (DAM1 12); two left maxillary fragments with P2/–P4/ (DAM1 15, DAM1 17); one right maxillary fragment with P3/–M2/(DAM1 16); one left maxillary fragment with P2/–P3/(DAM1 18); one left juvenile maxillary fragment with DP3/–M2/ (DAM1 19); one left mandibular fragment with P/2 (partial)–M/3 (DAM1 20); one right mandibular fragment with P/2–M/3 (DAM1 21); two left mandibular fragments with P/1 (partial)–M/3 (DAM1 22, DAM1 23); one right mandibular fragment with P/3–M/3 (DAM1 24); four left mandibular fragments with

P/3–M/3 (DAM1 25–28); one left mandibular fragment with P/2, P/4–M/3 (DAM1 29); one left mandibular fragment with P/4–M/3 (DAM1 30); two right mandibular fragments with P/4M/3 (DAM1 31, DAM1 32); one left mandibular fragment with P/3, M/1–M/3 (DAM1 33); one left mandibular fragment with P/1–M/1 (DAM1 34); one right mandibular fragment with P/2–M/1 (DAM1 35); one right mandibular fragment with P/2–M/2 (DAM1 36); one left mandibular fragment with P/1–P/4 (DAM1 37); one right mandibular fragment with P/2–P/4 (DAM1 38); six left P/1 (DAM1 39, DAM1 41, DAM1 42, DAM1 44, DAM1 46, DAM1 48); seven right P/1 (DAM1 40, DAM1 43, DAM1 45, DAM1 47, DAM1 49–51); eight left P1/ (DAM1 52–57, DAM1 63, DAM1 65); seven right P1/ (DAM1 58–62, DAM1 64, DAM1 66); 23 left P3/ (DAM1 67, DAM1 69–71, DAM1 73–80, DAM1 85, DAM1 87, DAM1 88, DAM1 90, DAM1 92, DAM1 93, DAM1 95, DAM1 96, DAM1 99–101); 12 right P3/ (DAM1 68, DAM1 72, DAM1 81–84, DAM1 86, DAM1 89, DAM1 91, DAM1 94, DAM1 97, DAM1 98); eight right DP/4 (DAM1 102, DAM1 107–111, DAM1 113, DAM1 114); seven left DP/4 (DAM1 103–106, DAM1 112, DAM1 115, DAM1 116); six left DP/2–3 (DAM1 117–120, DAM1 122, DAM1 123); three right DP/2–3 (DAM1 121, DAM1 124, DAM1 125); five right DP/1 (DAM1 126–128, DAM1 130, DAM1 131); two left DP/1 (DAM1 129, DAM1 132); six left DP4/ (DAM1 133, DAM1 134, DAM1 140, DAM1 141, DAM1 145, DAM1 147); nine right DP4/ (DAM1 135–139, DAM1 142–144, DAM1 146); six right DP3/ (DAM1 148, DAM1 151, DAM1 154, DAM1 155, DAM1 158, DAM1 160); nine left DP3/ (DAM1 149, DAM1 150, DAM1 152, 153, DAM1 156, DAM1 157, DAM1 159, DAM1 161, DAM1 162); four right DP1–2/ (DAM1 163–165, DAM1 167); one left DP1–2/ (DAM1 166); seven right I/1 (DAM1 168, DAM1 170, DAM1 172, DAM1 174, 180–182); eight left I/1 (DAM1 169, DAM1 171, DAM1 173, DAM1 175–179); nine right I/2–3 (DAM1 183, DAM1 186, DAM1 187, DAM1 189–191, DAM1 193, DAM1 196, DAM1 197); six left I/2–3 (DAM1 184, DAM1 185, DAM1 188, DAM1 192, DAM1 194, DAM1 195); 11 right lower canines (DAM1 198–201, DAM1 204–206, DAM1 208, DAM1 209, DAM1 211, DAM1 212); four left lower canines (DAM1 202, DAM1 203, DAM1 207, DAM1 210); six right I1/ (DAM1 213, DAM1 214, DAM1 217–219, DAM1 221); four left I1/ (DAM1 215, DAM1 216, DAM1 220, DAM1 222); 10 right I2/ (DAM1 223, DAM1 224, DAM1 227–230, DAM1 232, DAM1 234, DAM1 235, DAM1 237); five left I2/ (DAM1 225, DAM1 226, DAM1 231, DAM1 233, DAM1 236); seven left I3/ (DAM1 238, DAM1 242, DAM1

244–247, DAM1 251); eight right I3/ (DAM1 239–241, DAM1 243, DAM1 248–250, DAM1 252); eight right upper canines (DAM1 253, DAM1 254, DAM1 258, DAM1 260, DAM1 262–264, DAM1 266); seven left upper canines (DAM1 255–257, DAM1 259, DAM1 261, DAM1 265, DAM1 267); one right mandibular fragment with M/3 (DAM1 268); and two left P/3 (DAM1 269, DAM1 270).

Description.

Lower dentition. The lower incisors are characterized by dorsoventrally straight crown and root (Supplemental S1).

I/1 (Figs 2F, 3A) has a dorsoventrally elongated and mesiodistally short crown. It is characterized by two endocristulids related to the preconulid and postconulid, respectively; they form two pronounced lobes, surrounded by three fossids (pre, endo and post). The posterior lobe tends to be larger and more curved lingually than the anterior one. I/1 present also a small protoconid, weakly pronounced apical stylids, a postfossid deeper than other fossids and wider than prefossid, the endofossid being the most important. They have an apical crest (mediocristid) connecting the two conulids slightly distolingually inclined, and a long and thin root. Morphological variation observed within the DAM1 sample (15 specimens) is negligible.

I/2-3 (Figs 3B, 4K) are very similar morphologically. They differ from I/1 by a dorsoventrally shorter crown, an anterior part of the tooth more mesially projected, and more pronounced lobes, with a posterior lobe more lingually directed than the anterior lobe. They also present a prestylid tending to be more pronounced than the poststylid, bigger pre- and postfossid, a more distolingually inclined crown, with a mediocristid strongly inclined distolingually, and a bulge at the base of mesial lobe. Morphological variation is rather small and concerns mainly the curvature of the crown (30 specimens).

Lower canine (Figs 3C, 4L): the lower canine is incisiform. It is larger than the incisors and it differs from the latter teeth by a posterior part that is more mesially directed, a well-pronounced distal lobe that is bigger than the mesial lobe, a more marked prestylid, a buccolingually deep and wide and mesiodistally short postfossid. It further differs from incisors by a mesiodistally deeper and larger endofossid, a mesiodistally elongated and dorsoventrally short prefossid, and a less distolingually inclined mediocristid. The lower canine also presents a bigger bulge at the base of the mesial lobe and a wider and longer root. Morphological variation is negligible and is focused on the postfossid development (15 specimens).

P/1 and P/2 (Figs 3D, E, L, 4A, B) are very similar morphologically and they essentially differ in size (Supplemental S1) and root orientation. P/1 is short mesiodistally, with close oblique roots, whereas P/2 is longer with more remote roots. P/1 and P/2 are characterized by two main cuspids with a protoconid larger and higher than paraconid; a bending at the mesial margin of the tooth (postparacristid and preprotocristid junction), the postparacristid being distobuccally directed and the preprotocristid mesiobuccally directed; a single and straight distal cristid distobuccally orientated, connecting the protoconid to the distal margin of the tooth; a small accessory cusp at the back of the protoconid, called a postprotoconulid; a weak distolingual cingulid with a small distal stylid (distostylid); and a distolingual fossid (endofossid). Inter-specimen variability mainly concerns the paraconid size. The bigger it is, the deeper the bending between the protoconid and paraconid. Some P/1 do not show this bending. Other variations are also observed such as the distance between the roots, the size of the endofossid, the presence of an endoprotocristid, and the size of the postprotoconulid.

P/3 (Figs 3L, N, 4C, D) is the longest premolar and it may occasionally have a small root between the two main roots (Fig. 3M). Its morphology is very similar to that of P/1 and P/2, but it differs from the latter in its distal part by similarities with P/4. The postprotoconulid of P/3 is bigger and the distal cristid lingually curves on the distal margin of the tooth, and bears two small accessory cusps, called conulid 1 (end) and conulid 2. Mesially, the paraconid is also larger than on P/1–2. Marked morphological variations are observed on P/3s from DAM1: (i) the distal cristid can be long to very short lingually, joining a small to absent conulid 1, (ii) the depth and width of the endofossid vary, (iii) a small distal and buccal cristid may be present, and (iv) the postprotoconulid is more or less large and may have a small endocristid distolingually curved, as on P/4.

P/4 (Figs 3L, N, 4E, F) is shorter and more molari-form than P/3 and differs from it by the presence of three main cuspids with a large protoconid, a paraconid and a metaconid, the protoconid being more mesial than the metaconid. It also shows an anterior part (protoconid and paraconid) that is more lingually inclined, with its preprotocristid mesiolingually orientated and its paracristid more lingually inclined. The entoconid and hypoconid are weakly pronounced, the latter having an extended prehypocristid. The postprotoconulid is smaller, with a more extended endocristid, and there are two posterior cristids on the protoconid and the metaconid, joining at the centre of the tooth. P/4 further has distobuccal and distal cingulids. Morphological variation only concerns the size of cristids and cingulids, and

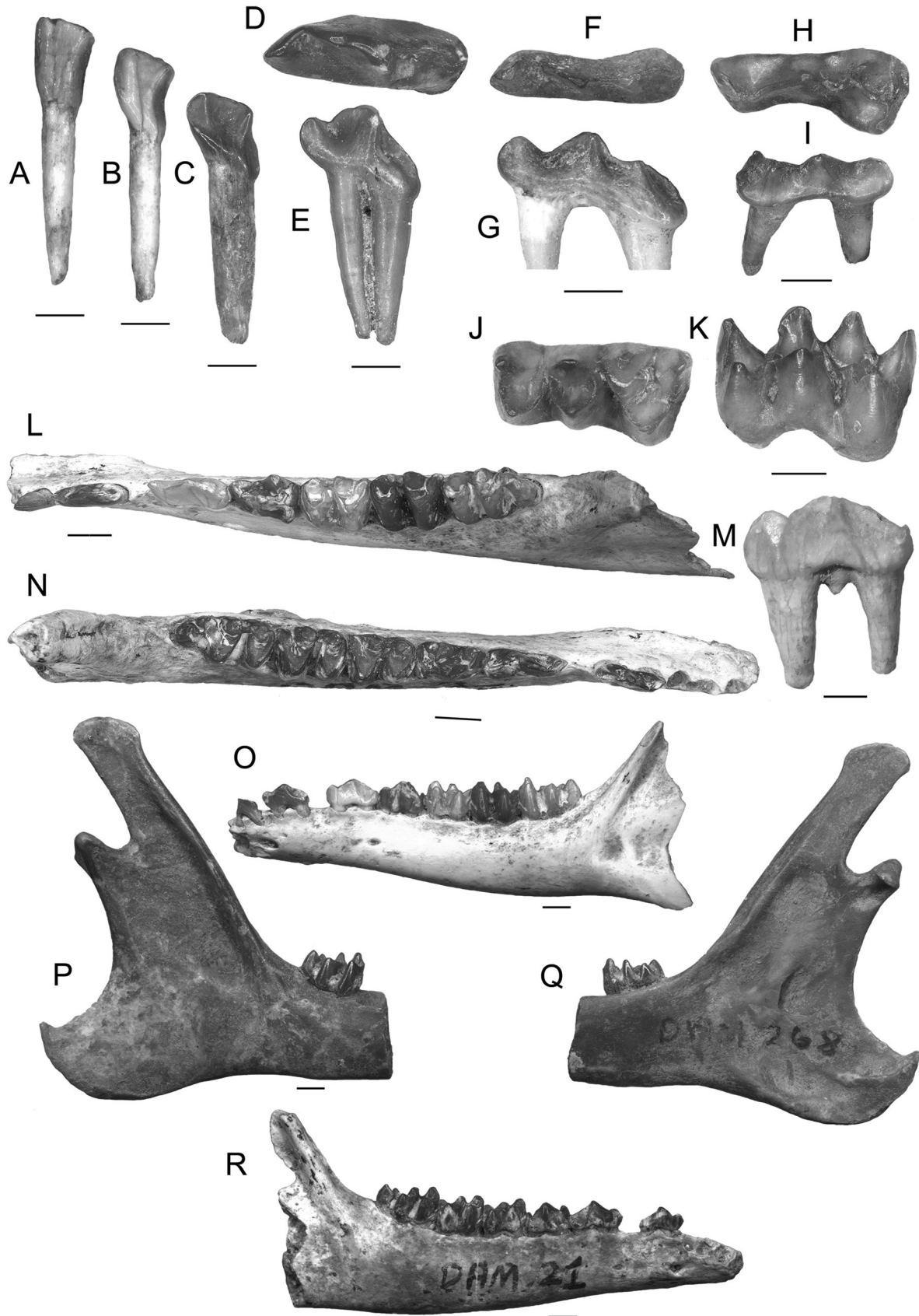


Figure 3. Material of the lower dentition of *Paroxacron valdense*. **A**, right I/1 (DAM1 174); **B**, left I/2–3 (DAM1 194; mirror view); **C**, right lower canine (DAM1 199); **D**, **E**, right P/1 (DAM1 40); **F**, **G**, right DP/1 (DAM1 126); **H**, **I**, left DP/2–3 (DAM1 117); **J**, **K**, left DP/4 (DAM1 103); **L**, left mandibular fragment with P/1–M/3 (DAM1 22); **M**, left P/3 (DAM1 269); **N**, right mandibular fragment with P/2–M/3 (DAM1 21); **O**, left mandibular fragment with P/1–M/3 (DAM1 22); **P**, **Q**, right mandibular fragment with M/3 (DAM1 268); **R**, right mandibular fragment with P/2–M/3 (DAM1 21). In lingual view: A, B, C, E, G, I, Q. In occlusal view: D, F, H, J, L, N. In buccal view: K, M, O, P, R. Scale bars 1 = mm.

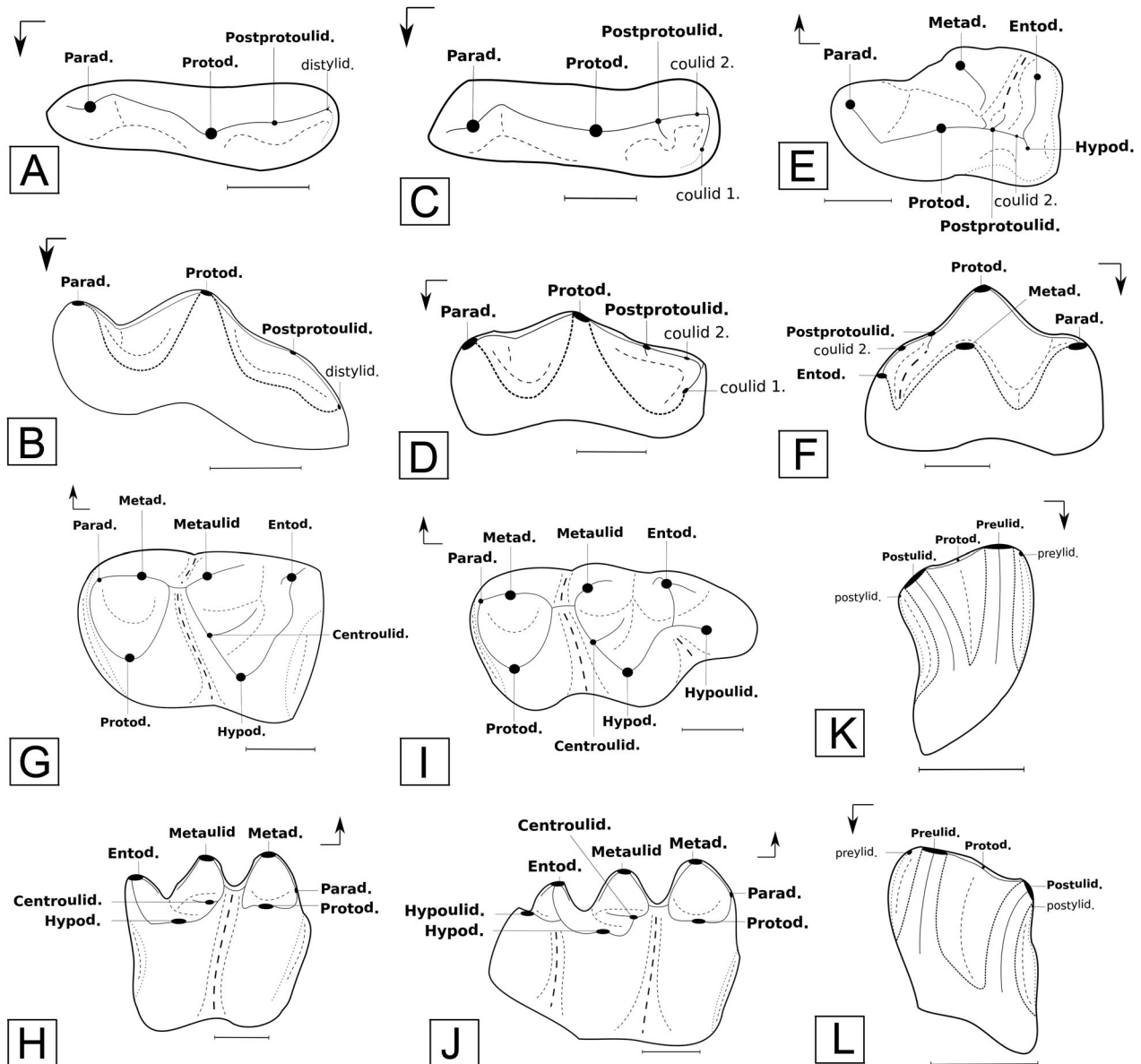


Figure 4. Dental diagrams of the permanent lower dentition of *Paroxacron valdense*. **A, B**, P/1–2; **C, D**, P/3; **E, F**, P/4; **G, H**, M/1–2; **I, J**, M/3; **K**, I/2–3; **L**, lower canine. In occlusal view: **A, C, E, G, I**. In lingual view: **B, D, F, K, L**. In buccal view: **H, J**. **Abbreviations:** **Centro^{ulid.}**, centroconulid; **co^{ulid} x.**, conulid x; **disto^{ylid.}**, distostylid; **Ento^{d.}**, entoconid; **Hypo^{d.}**, hypoconid; **Hypo^{ulid.}**, hypoconulid; **Meta^{d.}**, metaconid; **Meta^{ulid.}**, metaconulid; **Para^{d.}**, paraconid; **Post^{ulid.}**, postconulid; **Postproto^{ulid.}**, postprotoconulid; **post^{ylid.}**, poststylid; **Pre^{ulid.}**, preconulid; **pre^{ylid.}**, prestylid; **Proto.**, protocone; **Proto^{d.}**, protoconid. Full circles: cusp/style/conule/conulid; full lines: crest; dashed lines: valley/fosse; dotted lines: cingulum/cingulid; bold dashed lines: lobe contour; bold full lines: crown contour. Scale bars = 1 mm.

paracristid orientation. The endocristid of the postprotoconulid may in some specimens connect to an accessory cusp or link the metaconid.

M/1–2 (Figs 3L, N, 4G, H) are very difficult to distinguish from each other. They are characterized by five main cusps with a high metaconid, a metaconulid mesiolingually that is located and an entoconid distolingually. The entoconid has a loop-like shape, notably

created by, respectively, the distally convex and concave preentocristid and postentocristid. M/1–2 present also a small to absent lingual paraconid and an entoconid more distal than the hypoconid. The mesiodistal cristid (mediocristid) is short, connecting the premetacristulid and postmetacristid, and closing the transverse valley. There is a continuous cristid formed by a long prehypocristid and short premetacristulid; an accessory

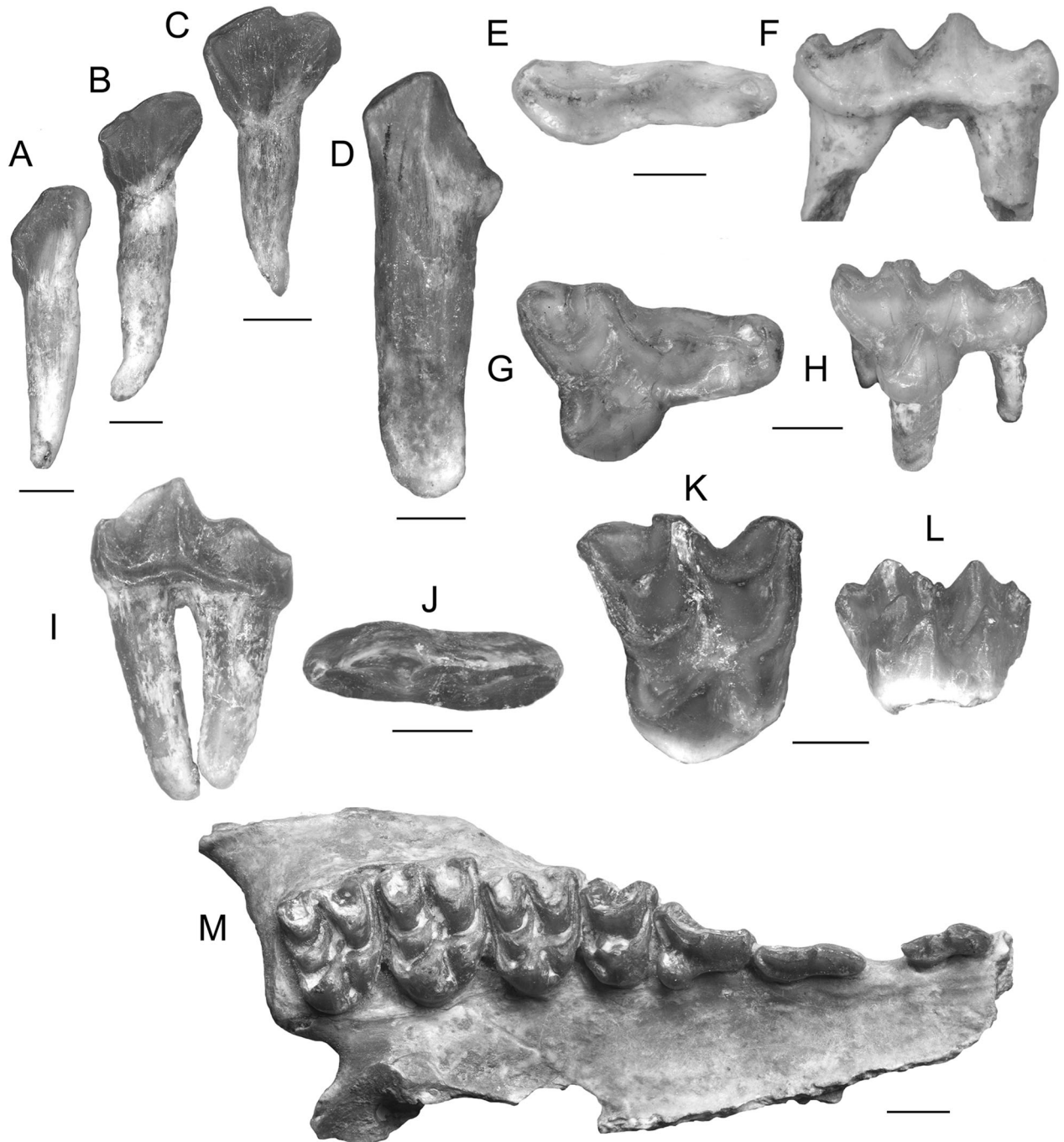


Figure 5. Material of the upper dentition of *Paroxacron valdense*. **A**, right I3/ (DAM1 252); **B**, right I2/ (DAM1 228); **C**, right I1/ (DAM1 213); **D**, left upper canine (DAM1 261); **E**, **F**, right DP1-2/ (DAM1 164); **G**, **H**, right DP3/ (DAM1 160); **I**, **J**, left P1/ (DAM1 66); **K**, **L**, right DP4/ (DAM1 144); **M**, right maxillary fragment with P1-M3/ (DAM1 08). In lingual view: A, B, C, D, F, H, I, L. In occlusal view: E, G, J, K, M. Scale bars = 1 mm.

cuspid is present on this last cristid, called a centroconulid, and bears a cristid (postendocrocrisulid) that is distolingually orientated. This set corresponds to the neotrigonid described by Sudre (1977). Finally, M/1-2 bear a major buccal cristid formed by a junction of the

posthypocristid and postentocristid that is directly connected and a large distal cingulid. Morphological variation is negligible.

M/3 (Figs 2C, D, 3L, N, 4I, J) exhibits the same pattern as M/1-2, differing from the latter in having a

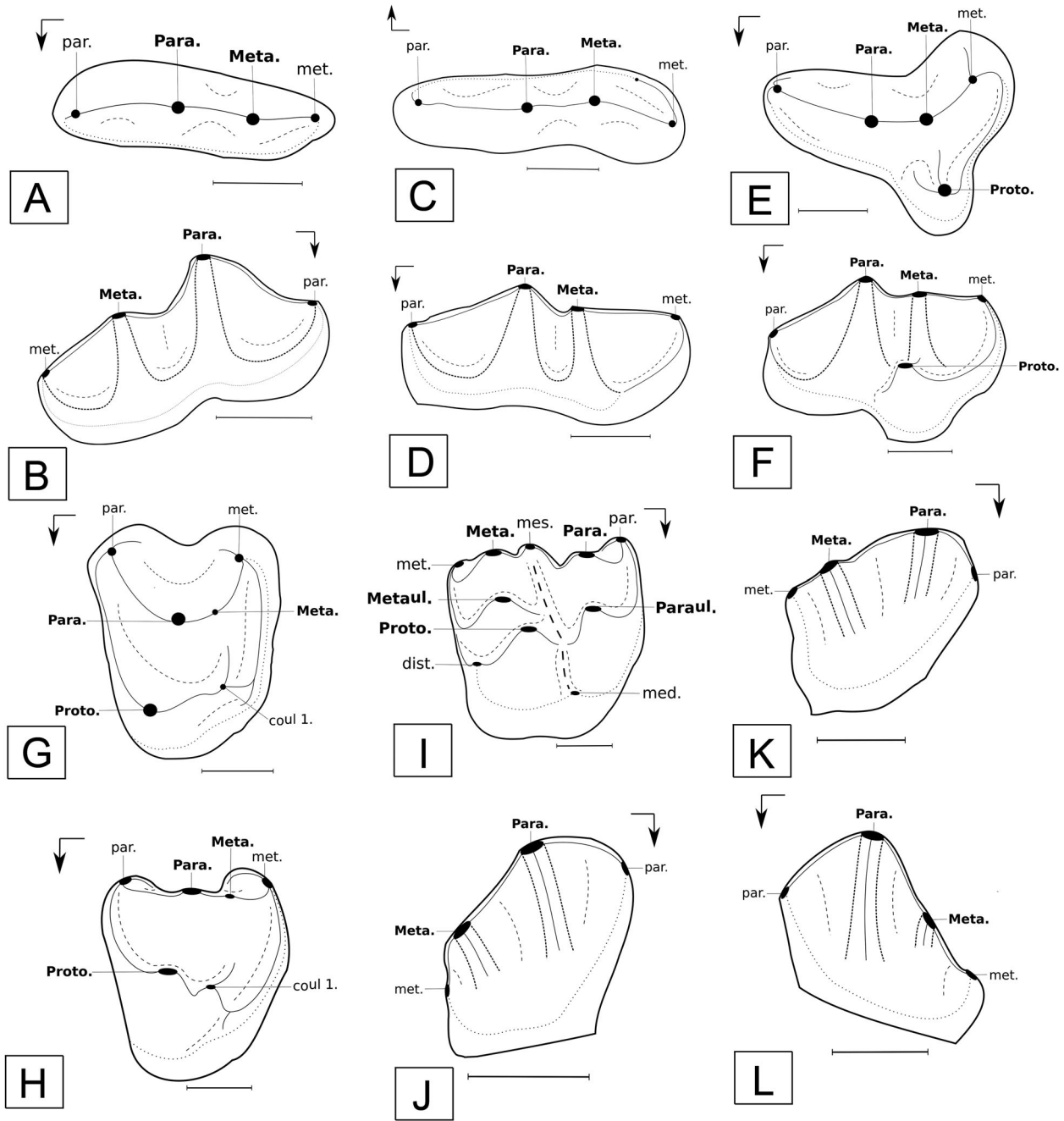


Figure 6. Dental diagrams of the permanent upper dentition of *Paroxacron valdense*. **A, B**, P1/; **C, D**, P2/; **E, F**, P3/; **G, H**, P4/; **I**, M1–2/; **J**, I3/; **K**, I2/; **L**, upper canine. In occlusal view: **A, C, E, G**. In lingual view: **B, D, F, H, I, J, K, L**. **Abbreviations:** **co^{ul} 1.**, conule 1; **dist.**, distostyle; **med.**, mediostyle; **mes.**, mesostyle; **Meta.**, metacone; **Meta^{ul}.**, metaconule; **met.**, metastyle; **Para.**, paracone; **Para^{ul}.**, paraconule; **par.**, parastyle; **Proto.**, protocone. Full circles: cusp/style/conule/conulid; full lines: crest; dashed lines: valley/fosse; dotted lines: cingulum/cingulid; bold dashed lines: lobe contour; bold full lines: crown contour. Scale bars = 1 mm.

hypoconulid. This conulid connects to the rest of the talonid by the prehypocristulid, which joins the postentocristid (short) and the posthypocristid (long). The hypoconulid and the entoconid are very close to one another; the talonid is smaller than that of M/1–2. There are some variations between specimens

(posthypocristulid sometimes present; roots can be either fused or separate).

Upper dentition. The upper incisors are characterized by a spatulate-like crown (lingually concave) and an inclined root.

The I1/ (Figs 2E, 5C) is a very simple tooth with a dorsoventrally elongated crown. It is characterized by a mesiodistally symmetrical crown, with the apical portion of the tooth mesially convex. It bears two main cusps, with a small paracone and a metacone having respectively an endoparacrista and endometacrista, and small apical styles. The lingual surface bears a little mesial fossa (prefossa), a very tiny and shallow distal fossa (postfossa), a mesiodistally large medial fossa (endofossa) and a lingual cingulum. The root is thin and short. Variation observed within our sample (11 specimens) is rather weak and concerns the mesial length of the paracone/parastyle portion of the tooth.

I2/ (Figs 5B, 6K) is more complex and mesiodistally longer than I1/. It differs from the latter by a less spatulate-like and mesiodistally asymmetrical crown, a more mesially projected anterior part, more pronounced metacone and paracone (the latter being bigger), more marked styles, and with a metastyle with a small bulge at its base. The prefossa and the postfossa are mesiodistally wider and deeper and the endofossa is mesiodistally smaller. The apical crest connecting the paracone and the metastyle (postcrista) is inclined distolingually. The lingual cingulum is larger, and the root is longer and less arched than that of I1/. Morphological variation affects the size of cusps and styles and the degree of crest inclinations (15 specimens).

I3/ (Figs 5A, 6J) is mesiodistally shorter than I1/-2/. It differs from I2/by a lower crown, a less mesially projected mesial part, a larger paracone giving the tooth a caniniform shape, a less dorsoventrally extended metastyle that is placed at the level of the bulge at the base of the crown. The parastyle is more pronounced. The postfossa is smaller but deeper, while the prefossa is larger and as wide as the central fossa. The postfossa is strongly inclined distally. The precrista is more mesiolingually inclined and the apical crest connecting the paracone and metacone (mediocrista) is more distolingually inclined. The root of I3/ is stockier than that of I2/. The morphological variation (15 specimens) is rather weak and similar to that seen in I2/. Some teeth present a strong mesial projection of their mesial part.

Upper canines (Figs 5D, 6L) are taller and stockier than I3/. They differs from the latter by their more mesiodistally directed mesial part, larger paracone and metacone, more pronounced styles, and the metastyle having a big basal bulge. The postfossa is deeper, the prefossa is mesiodistally wider, and the endofossa is more compressed. The mesial fossa is thus more important than the endofossa. The mediocrista and postcrista are strongly distolingually inclined. The root of the upper canine is longer and very thick. Variation is mainly in metastyle and metacone development. Some

teeth present an anterior part that is more mesially projected (15 specimens).

P1/ (Figs 5I, J, 6A, B) is the smallest upper premolar. It is characterized by two medial main cusps, with a paracone larger and higher than the metacone, and mesial (parastyle) and distal (metastyle) styles that are more weakly marked, the former being higher and more salient than the latter. The posterior part of P1/is almost as wide as the anterior part. The paracristyla is mesiolingually projected and the preparacrista slightly mesiobuccally orientated. There is a very small posterior fossa, and a weak lingual cingulum. The roots are close and oblique. The morphology of P1/is highly variable: (i) the general shape of the tooth can be elongated or very short; (ii) the metacone also varies greatly in size from very small to as large as the paracone; (iii) the paracristyla is variously mesiolingually projected; (iv) a ectoprotocrista can be present; and (v) the distance between the two roots varies in size.

P2/ (Figs 5M, 6C, D) is mesiodistally longer than P1/, but quite similar in morphology. It differs from the latter by its smaller paracone, a parastyle that is more salient and individualized, a crest connecting the metacone to that metastyle that is distobuccally inclined, and the appearance of a lingual loop-like crest (postmetacristula) on the distal part of the tooth. The distal part of the tooth is enlarged, with a slightly bigger lingual cingulum. P2/ is more variable than P1/, especially in the distal part: (i) a cingular cusp and an ectometacristyla can occur; and (ii) the postmetacristyla can be either long or short. Some teeth have a small root between the two main roots.

P3/ (Figs 5M, 6E, F) differs morphologically from P1/-2/. It is sub-triangular in shape and bears three roots. It is characterized by a well-pronounced paracone, metacone and protocone, salient parastyle and metastyle, a very elongated mesial lobe (paracone and parastyle) and a crest connecting the metastyle to the parastyle that is buccally concave. There are lingual and distal cingula. P3/ is highly variable: (i) the protocone can be wide to mesiodistally compressed and it can be located in a distal to medial position; (ii) mesial and distolingual (protocone) lobes can be variously elongated and wide; (iii) the crests connecting the paracone and the parastyle (preparacrista and postparacristyla) can be more or less mesiobuccally inclined; and (iv) the crest formed by the junction of the postmetacrista and premetacristyla is variously inclined distobuccally; (v) an ectoprotocrista can be occasionally present, oriented towards the metacone; (vi) the cingulum can be variably expanded. The P3/ of this species therefore has a wide morphological diversity, ranging from a small, stocky and short tooth to an elongated and narrow tooth.

P4/ (Figs 5M, 6G, H) is easily recognizable from other premolars by its much shorter mesiodistal

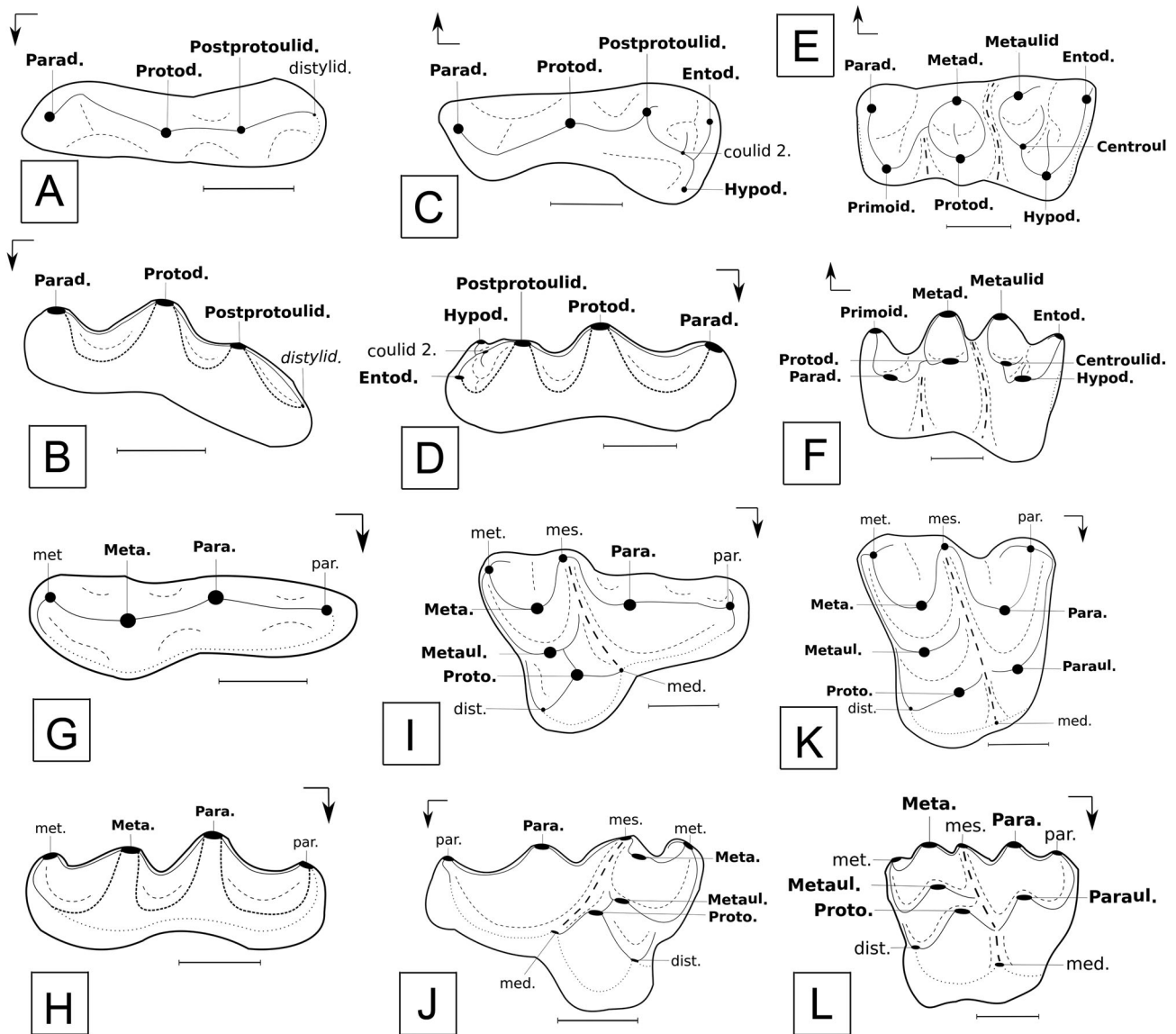


Figure 7. Dental diagrams of the deciduous dentition of *Paroxacron valdense*. A, B, DP1/; C, D, DP2–3; E, F, DP4/; G, H, DP1–2/; I, J, DP3/; K, L, DP4/. In occlusal view: A, C, E, G, I, K. In lingual view: B, D, H, J, L. In buccal view: F. **Abbreviation:** **Centro^{ulid.}**, centroconulid; **dist.**, distostyle; **Ento^{d.}**, entoconid; **Hypo^{d.}**, hypoconid; **Hypo^{ulid.}**, hypoconulid; **med.**, mediostyle; **mes.**, mesostyle; **Meta.**, metacone; **Meta^{d.}**, metaconid; **Meta^{ul.}**, metaconule; **Meta^{ulid.}**, metaconulid; **met.**, metastyle; **Para.**, paracone; **Para^{d.}**, paraconid; **Para^{ul.}**, paraconule; **par.**, parastyle; **Primo^{id.}**, primoconid; **Proto.**, protocone; **Proto^{d.}**, protoconid. Full circles: cusp/style/conule/conulid; full lines: crest; dashed lines: valley/fosse; dotted lines: cingulum/cingulid; bold dashed lines: lobe contour; bold full lines: crown contour. Scale bars = 1 mm.

dimensions. It presents a paracone that is larger and higher than the mesial protocone, a small metacone, a well-individualized and salient parastyle and metastyle mediolingually bent. A crest that connects the parastyle and the metastyle is buccally concave. An accessory cusp is present on the postprotocrista (conule 1), and it bears a crest that is extended buccally. The distolingual cingulum is large. Variations between specimens are important and mainly related to the cingulum development. The P4/ can vary from stocky and quadrangular to narrow and triangular.

Upper molars (Figs 2A, B, 5M, 6I) are morphologically similar. They are characterized by the ‘*Cainotherium*’ plan, composed of five main cusps (Stehlin 1906). The paracone is mesiobuccal, the paraconule mesiolingual, while the protocone is distolingual, located more mesially than the metacone and the metaconule. Upper molars present well-pronounced styles, with a loop-like mesostyle, a short and continuous premetacristula, a preprotocrista tending to bind with the postparacristula, a preparacristula connecting the

preparacristyla, and the postmetacristula joining the postmetacristyla, a mesial cingulum, and a lingual cingulum symbolized by cingular cusps in front of (mediostyle) or behind the protocone (distostyle). The morphology of the upper molars is highly variable: (i) the crown shape can be triangular to rectangular (buccolingually); (ii) the inclination of the crown is variously pronounced, with a small mesially and distally convex curvature, accompanied by a parastyle that is more or less buccal; (iii) the preprotocrista can be buccally long in some teeth; (iv) the distostyle is variably marked.

M2/ tends to be wider than the other two molars, whereas M1/ is the shortest. On M1/, the paraconule is more lingually located and the general outlines of the crown are concurrently rectangular. However, because of important morphological variation, the distinction between M1/ and M2/ in our sample is essentially done on the basis of a size criterion (Supplemental S2).

M3/ further differs from other molars in having a more triangular shape, with a more buccal paraconule and a less prominent mediostyle. It has a paracone higher than the metacone in buccal view, unlike M1/ and M2/ where these two cusps are of equal height.

Lower deciduous teeth. The lower deciduous teeth differ from the permanent ones by a lower and more mesiodistally elongated crown, with a thinner enamel layer, and more individualized cuspids/stylids (Supplemental S3).

DP/1 (Figs 3F, G, 7A, B) is very similar in morphology and variability to P/1. It differs from the latter in having a larger postprotoconulid, a cristid connecting the protoconid and postprotoconulid that is mesiodistally projected, a cristid joining the postprotoconulid and distal part of the tooth more distobuccally oriented and curving lingually, a smaller lingual posterior fossid, and spaced roots.

DP/2-3 (Figs 3H, I, 7C, D) are morphologically similar to P/3 but they differ in their posterior part by their pronounced hypoconid and entoconid; a larger conulid 2 with a small cristid that is lingually directed; a cristid descending from the postprotoconulid to the conulid 2 and joining the prehypocristid and postentocristid, which is strongly distobuccally inclined; a distolingually inclined cristid starting from the postprotoconulid; and a mesiodistal cristid connecting the protoconid and postprotoconulid. The morphological variation observed in our sample is low (nine specimens).

DP/4 (Figs 3J, K, 7E, F) is very similar in morphology and variability to the lower molars but it differs from them in the presence of a third lobe in its anterior part, consisting of a lingual primoconid and a buccal paraconid, the latter being little more mesial than the former. The talonid (posterior lobe) is larger than the

mesial lobe. The postprimocristid is directed distolingually and joins the preprotocristid and premetacristid. There is a buccolingually inclined cristid formed by the junction of the endoprotocristid and ectometacristid, and a buccolingually inclined cristid originating from the hypoconid (endohypocristid). DP/4 bears an open transverse valley and an absent to weak mesial cingulid.

Upper deciduous teeth. Compared to the permanent dentition, the upper deciduous teeth present the same general characteristics as the lower ones and they differ in their lower, narrower and more mesiodistally elongated crowns.

DP1-2/ (Figs 5E, F, 7G, H) are premolariform and very close morphologically to P2/. However, they differ from P2/ in having a shorter postmetacristyla and in lacking a lingual cingular cusp. Morphological variation is negligible (five specimens).

DP3/ (Figs 5G, H, 7I, J) is distally molarized and mesially premolarized. It is very similar to DP4/ and upper molars in its distal part and to DP1-2/ in its mesial part. However, DP3/ is shorter and wider than DP1/ and DP2/. It is characterized by a distal part with a metacone, metaconule and protocone, a mesial part with a big paracone, salient styles with a posterior metastyle and mesostyle, as well as a highly mesially prominent anterior parastyle. The crown shows a significant distally concave curvature owing to a strong mesiodistally compressed protocone splitting the distobuccal and distolingual parts. The anterior part of the tooth is very elongated and buccolingually compressed (paracone to parastyle). The paracristyla is mesiobuccally inclined, the ectoprotocrista binds with the premetacristula and the preprotocrista with the mediostyle. The distostyle is marked and the lingual cingulum is big. Morphological variation mainly affects the size of the protocone and the buccolingual compression of the distal part of the tooth (15 specimens).

DP4/ (Figs 5K, L, 7K, L) morphologically resembles upper molars in its mesial half and DP3/ in its distal half. However, DP4/ is shorter and wider than the latter and it differs from the other molars in its small size and by a strong inclination of the crown, with a mesially convex and distally concave outline. Styles are also more salient and individualized, the parastyle being more buccal and metastyle strongly distobuccally projected. The postprotocrista is more inclined distolingually. The distostyle is marked at the back of the protocone. DP4/ further differs from DP3/ in its lack of a distal cingulum, presence of a lingual cingulum and a less marked mediostyle. Variation concerns size (Supplemental S3) and the degree of inclination of the crown (15 specimens).

Diastemata/mandible. Specimens are characterized by diastemata that are short or occasionally absent between P1/ and P2/, P2/ and P3/, and shorter or absent between P1/ and P2/ (Supplemental S1; Fig. 3L, O). The posterior tip of the mandibular symphysis is located at the level of the distal margin of P2/ (Fig. 3L, N). Two mental foramina are constantly present on the horizontal ramus, one below the mesial part of P2/ and one below the mesial part of P4/ (Fig. 3O, R). The horizontal ramus is gracile, relatively shallow and its height is rather constant between the premolar area and the last molar. However, specimens show almost no variation. The mesial margin of the ascending ramus is wide at its root (Fig. 3O, P). The coronoid process is particularly high above the occlusal plane and its dorsal tip forms a sharp crest (Fig. 3P, Q). The condyle is narrow and convex mesiodistally (Fig. 3Q). In posterior view, the condyle is mediolaterally long and medially inclined. The masseteric fossa, in lateral view, is deep in its mesial portion. There is a wide mandibular foramen on the medial aspect of the ascending ramus base (Fig. 3P, Q). The mandibles are characterized by a very elongated angular apophysis, making a weak angle with the ascending ramus. In lateral view, the dorsal outline of the angular process is deeply concave and it forms a pointed tip at its distal-most part. The angular apophysis does not extend much ventrally beyond the level of the ventral margin of the horizontal ramus. Almost no variation is observed on the ventral extension of the angular process. The angular apophysis is mesially delimited by a shallow incisura vasorum.

Remarks. The cainotheriid material from DAM1 is referred here to *Paroxacron* based on the presence of (i) small diastemata between P1–P2/, P2–P3 and P1–P2/; (ii) premolariform P1/ and P2/; and (iii) a P3/ with a long mesial lobe. Mandibular remains from DAM1 differ from those of *Paroxacron bergeri* in having a more elongated angular apophysis and a shorter angle with the ascending ramus, as well as a smaller and less marked incisura vasorum and the presence of diastemata. They also differ in the size and shape of their upper molars, which have more triangular outlines and smaller size.

The morphology of DAM1 specimens is compatible with the diagnosis of *Paroxacron valdense* as proposed by Stehlin (1906) and Hürzeler (1936). The maxilla NMB Mt. 230 from Enteroches (Mormont, Switzerland), the lectotype of the species, and the mandibles NMB Mt. 232, NMB Mt. 233 from Cinq-Sous (Mormont, Switzerland) described by Stehlin (1906), as well as the maxillae NMB QS. 486 and the mandible MNHN QU. 32 from the old Quercy collections described by Hürzeler (1936), are indeed

morphologically and biometrically very similar. However, as mentioned by Hooker & Weidmann (2000) based on the new material from Eclepens C and Cinq-Sous (Mormont, Switzerland), some diagnostic characters like the diastemata length and the anterior premolar shape present significant intraspecific variation. This variation is indeed also observed in DAM1 material (see Description, above). However, specimens from Cinq-Sous and Eclepens C differ from those from Quercy and Enteroches in the smaller dimensions of the anterior premolars, and by a P4/ and upper molars that are more triangular, producing a more primitive shape according to Hooker & Weidmann (2000). These differences may be related to the slightly older age of the first two sites (Hooker & Weidmann 2000). The differences observed between DAM1 material and *Paroxacron bergeri* and the similarities with *P. valdense* from the type locality of Enteroches allow the DAM1 specimens to be identified as *P. valdense*.

Legendre (1980) described two oxacronine species, attributed to *Oxacron courtoisii* and *Paroxacron* sp., from the late Priabonian locality of Escamps (MP19, Quercy). According to Legendre (1980), *Paroxacron* sp. from Escamps differs from *Paroxacron valdense* from Mormont in being slightly smaller and in having a different mandible shape. However, we think that the slight differences encountered with Mormont specimens are attributable to intraspecific variation. Specimens from Escamps are here considered as conspecific with the DAM1 sample, based on biometrical and morphological characters (Supplemental S1–S3; Legendre 1980, tables 3, 4), and are thus attributed to *Paroxacron valdense*. The comparison of the DAM1 material with specimens referred to *Paroxacron* from Palembert (MP19) (Quercy locality, collection of Montpellier University) indicates that these specimens could also belong to *P. valdense*.

***Paroxacron* sp.**

(Fig. 8)

New material from DAM3. Three left M3/ (DAM3 01–03); one right M2/ (DAM3 04); one left M2/ (DAM3 05); two right M1/ (DAM3 06, DAM3 07); one left M1/ (DAM3 08); one right P4/ (DAM3 09); one right P1/ (DAM3 10); one right M3/ (DAM3 11); two right M2/ (DAM3 12, DAM3 14); one left M2/ (DAM3 13); two left M1/ (DAM3 15, DAM3 16); one left DP4/ (DAM3 17); one right DP4/ (DAM3 18); one right P2/ (DAM3 19); one left P1/ (DAM3 20); and one left mandibular fragment with M2/ (DAM3 21).

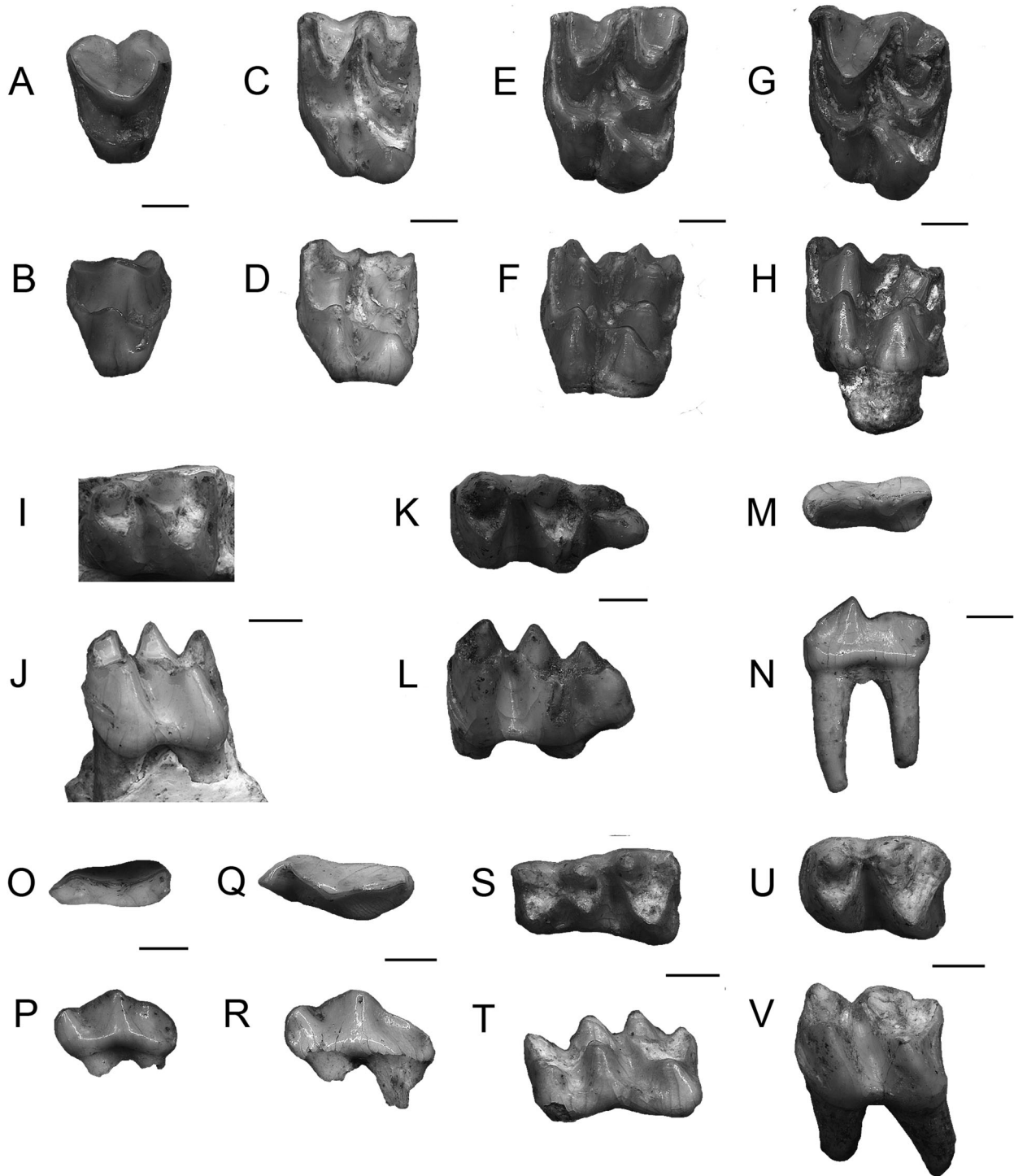


Figure 8. Material of the *Paroxacron* sp. dentition. **A, B**, right P4/ (DAM3 09; mirror view); **C, D**, right M1/ (DAM1 06; mirror view); **E, F**, left M2/ (DAM3 04); **G, H**, left M3/ (DAM3 03); **I, J**, left M2 (DAM3 21; mirror view); **K, L**, right M3 (DAM3 11); **M, N**, right P1/ (DAM3 10; mirror view); **O, P**, right P1 (DAM3 20; mirror view); **Q, R**, right P2 (DAM3 19); **S, T**, left DP/4 (DAM3 17; mirror view); **U, V**, left M1 (DAM3 16; mirror view). In occlusal view: A, C, E, G, I, K, M, O, Q, S, U. In lingual view: B, D, F, H, N, P, R. In buccal view: J, L, T, V. Scale bars = 1 mm.

Description. The double-rooted P/1 and P/2 are premolariform, elongated and narrow (Fig. 8O–R; Supplemental S4, S5). The paraconid and protoconid are weakly developed, the protoconid being the higher of the two. The DP/4 present well-individualized cusps, a mesial lobe smaller than the distal lobe (talonid) and no mesial cingulid (Fig. 8S, T).

P1/ is relatively elongated, premolariform and double-rooted (Fig. 8M, N). The paracone is thicker than the weakly marked parastyle and metastyle. P4/ is relatively narrow and triangular, with a large paracone that is distally located with respect to the protocone (Fig. 8A, B). Styles are salient and the distolingual cingulum is weak. Upper molars are sub-triangular with a loop-like mesostyle (Fig. 8C–H).

Remarks. The presence of small teeth and double-rooted premolariform P/1 and P/2, elongated and narrow crowns with weakly developed cusps, and a P4/ with a mesial protocone, allows us to attribute these specimens to an unnamed species of *Paroxacron*, but one that is different from either of the named species. Specimens described by Blondel (2005) from Aubrelong 1, Ravet (MP21) and Plante 2 (MP22) of Quercy are similar to those from DAM3. However, their dimensions are close to those of *Plesiomeryx cadurcensis*, and it is sometimes difficult to differentiate the two species on the basis of isolated upper and lower molars.

According to the description of Blondel (2005), *Paroxacron* sp. differs from *Paroxacron valdense* by an anterior lobe of the P3/ that is similar to that observed in *Plesiomeryx cadurcensis*, a more quadrangular M1/ and a longer diastema between P/1–P/2. The dimensions are also smaller, especially for the upper premolars. Owing to the small available sample (with respect to DAM 1 material), it is not possible to test intraspecific variation accurately. However, the morphological and metrical features of these Oligocene specimens are consistently distinct from those of DAM1. It is therefore possible to consider that the Aubrelong 1, Ravet, La Plante 2 and DAM3 sites include a younger species of *Paroxacron* that also differs from *Paroxacron bergeri* in its small size, its less quadrangular molars and the presence of a diastema between P/2–P/3. This species may be new.

***Paroxacron bergeri* Heissig, 1978**

(Fig. 9)

1959 cf. *Cainotherium? elongatum* Filhol (?Berger);
Berger: 45, pl. 4, fig. 5.

1959 *Cainotherium?* n. sp.; Berger: 47, pl. 5, figs 6–10.

Holotype. A right mandibular fragment I/3–M/3 (BSP 1879XV201), locality of Mouillac in the Phosphorites of

Quercy. The precise age and type locality are unknown (old Quercy collections).

Diagnosis. Species of *Paroxacron* without a diastema between P/2–P/3. The edge of the mandible is more strongly bent than in *P. valdense*. The angulus mandibulae is short, high and angular. It is limited by a short but strong incisura vasorum anteriorly. P/3 and P/4 have a more complete talonid and the internal wall of the lower molars is higher than in *P. valdense* (Heissig, 1978).

Differential diagnosis. *Paroxacron bergeri* differs from other Cainotheriinae species by the absence of crested styles on the upper molars, a shorter postparacristula, the presence of narrow premolars and a protocone that is more mesial than the paracone on P4/. It differs also from *Plesiomeryx* and *Caenomeryx* species by a small protocone and a longer mesial lobe on P3/, and the absence of both diastemata and a protocone on P2/. It is distinguished from *Cainotherium* by the absence of cingulum/id on premolars and a triangular P3/. *Paroxacron bergeri* differs from the Oxacroninae *Oxacron courtoisii*, by a larger size, the presence of more elongate and premolariform premolars (P1 and P2), an elongate anterior lobe on the P3/, as well as a larger paraconule and pinched mesostyle on the upper molars. *Paroxacron bergeri* differs from *P. valdense* and *P. sp.* by a larger size, quadrangular upper molars, a pinched mesostyle and the absence of diastemata.

New material from DAM3. Two left M3/ (DAM3 22, DAM3 23); one right M3/ (DAM3 24); two left M2/ (DAM3 25, DAM3 27); one right M2/ (DAM3 26); two left M1/ (DAM3 28, DAM3 29); one left P4/ (DAM3 30); one right P3/ (DAM3 31); one left P2/ (DAM3 32); and one right maxillary fragment with P1/ (DAM3 33).

Description. P1/ and P2/ are elongated and premolariform (Fig. 9I–L; Supplemental S6). The P3/ presents a well-elongated anterior lobe, with salient parastyle and metastyle, and a pronounced protocone (Fig. 9M, N). The crest connecting these two styles is buccally concave, the distobuccal lobe being very buccally inclined. The P4/ shows a prominent paracone and mesial protocone, the paracone being higher (Fig. 9A, B). The parastyle and metastyle are well individualized and salient, and conule 1 presents an extended buccal crest. Upper molars are quadrangular with crested styles (Fig. 9C–H).

Remarks. The presence of quadrangular molars, a P3/ with a very elongated anterior lobe, a pronounced protocone and large size allow these specimens to be referred to *Paroxacron bergeri*. These teeth are similar in terms of size and morphology to *Paroxacron* cf. *bergeri* from the Mas de Got (MP22), Pech Crabit, Roqueprune 2 and Mounayne (MP23) localities described by Blondel (2005).

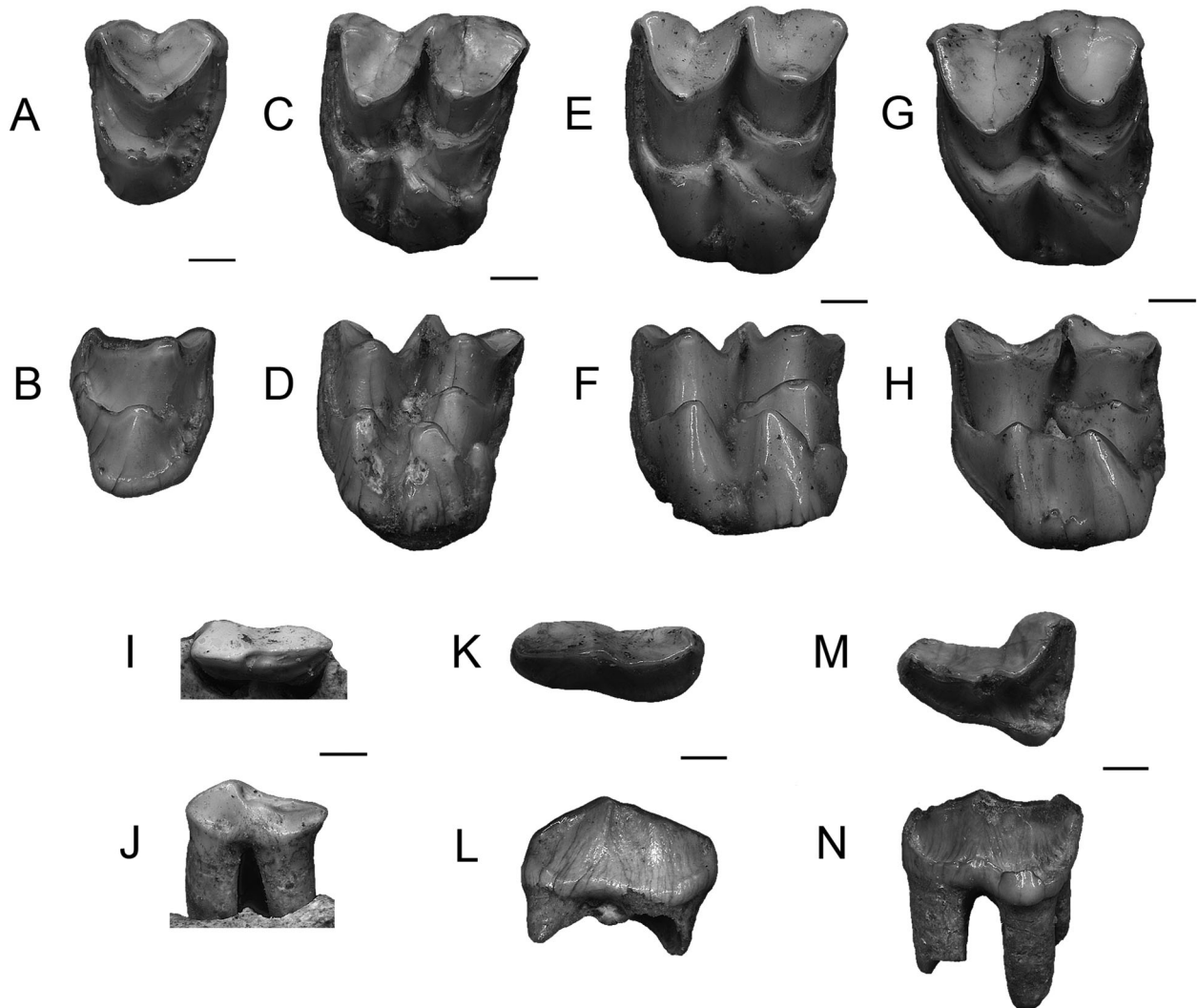


Figure 9. Material of the *Paroxacron bergeri* dentition. **A, B**, left P4/ (DAM3 30); **C, D**, left M1/ (DAM3 29); **E, F**, right M2/ (DAM3 26; mirror view); **G, H**, right M3/ (DAM3 24; mirror view); **I, J**, left P1/ (DAM3 33); **K, L**, left P2/ (DAM3 32); **M, N**, right P3/ (DAM3 31; mirror view). In occlusal view: A, C, E, G, I, K, M. In lingual view: B, D, F, H, J, L, N. Scale bars = 1 mm.

According to this author, some of these specimens are comparable in size to those referred to *P. huerzeleri* by Berger (1959), but they differ from the latter species by the morphology of the P2/ (smaller median cusp and presence of a lingual cingulum) and the P3/ (greater anterior lobe and smaller protocone). The same observations apply in DAM3, and it is sometimes difficult to differentiate the two species on some isolated molars.

Subfamily **Cainotheriinae** Camp & VanDerHoof, 1940

Emended diagnosis. Small to large cainotheriids, ranging from around 500 g (e.g. *Plesiomyx cadurcensis*) to 2.4 kg (e.g. *Cainotherium laticurvatum*). Muzzle elongated and narrow (e.g. *Plesiomyx*) to short and

wide (e.g. *Caenomyx*); Orbits large; ethmoidal fissures present. Diastemata present (except *Cainotherium*) between P1–P2 and C–P1/. Premolars wide; postprotoconulid large; protocone at the same level as the paracone on P4/; P1 uniradicate. Upper molars quadrangular; styles crested and mesostyle pinched; postparacristula buccally long and joins the preprotocrista.

Genus ***Plesiomyx*** Gervais, 1873

Plesiomyx cadurcensis Gervais, 1873

(Fig. 10)

Holotype. Right mandibular P2–M/3 (MNHN-QU 1772). Mouillac locality, Phosphorites of Quercy. The precise age and type locality are unknown (old Quercy collections).

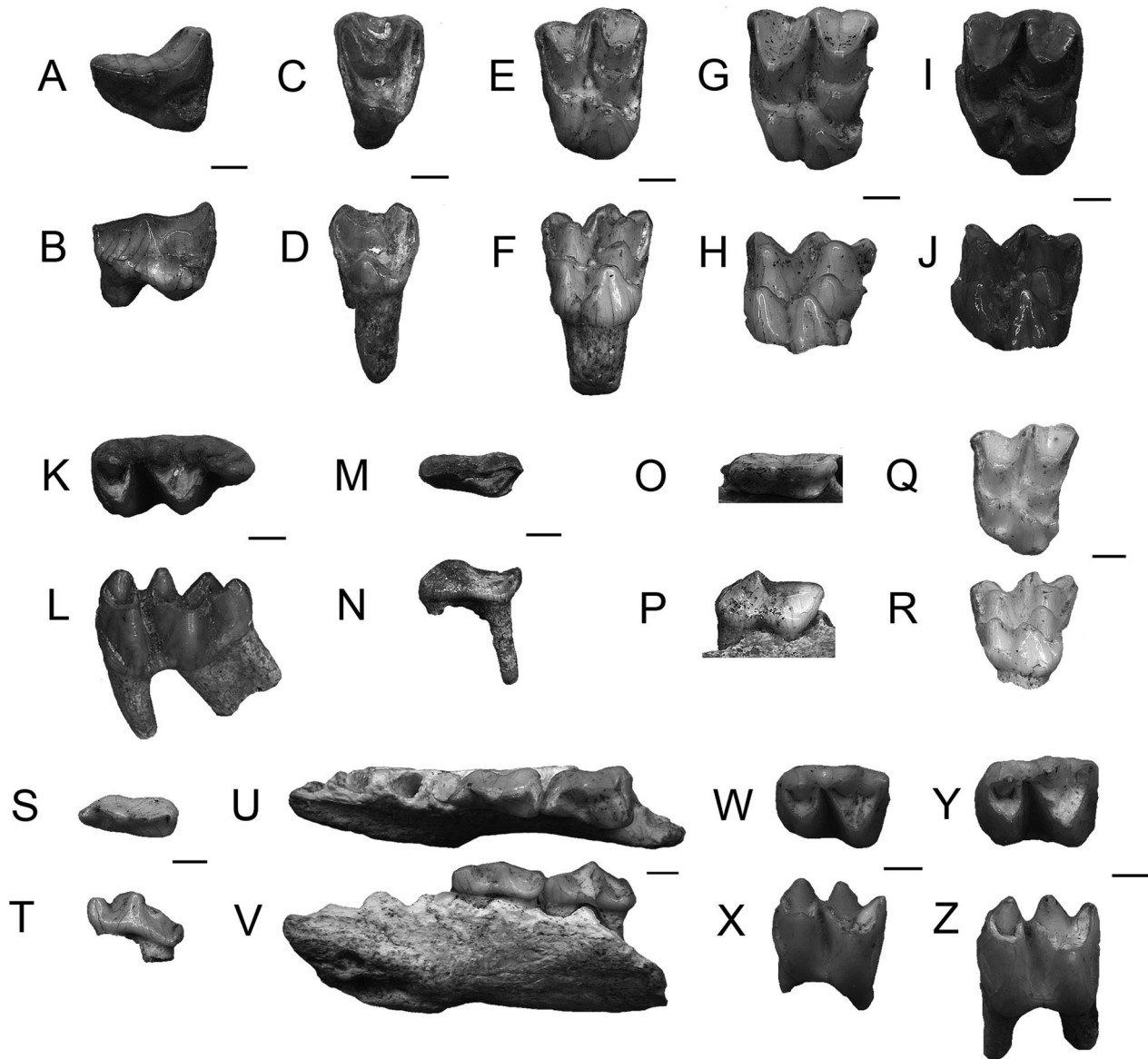


Figure 10. Material of the *Plesiomeryx cadurcensis* dentition. **A, B**, right P3/ (DAM3 48; mirror view); **C, D**, right P4/ (DAM3 47; mirror view); **E, F**, right M1/ (DAM3 44; mirror view); **G, H**, left M2/ (DAM3 37); **I, J**, left M3/ (DAM3 34); **K, L**, left M3/ (DAM3 52; mirror view); **M, N**, right P1/ (DAM3 50; mirror view); **O, P**, right P2/ (DAM3 51; mirror view); **Q, R**, right DP4/ (DAM3 45; mirror view); **S, T**, right P2/ (DAM3 77); **U, V**, right mandibular fragment with P3–P4 (DAM3 79); **W, X**, right M1/ (DAM3 61); **Y, Z**, left M2/ (DAM3 56; mirror view). In occlusal view: A, C, E, G, I, K, M, O, Q, S, U, W, Y. In lingual view: B, D, F, H, J, N, P, R, T, V. In buccal view: L, X, Z. Scale bars = 1 mm.

Diagnosis. Protocone and paraconule present (stage B, Hürzeler 1936, p. 8). Long diastema between P1/ and C and between P1/ and P2/. P1/, P2/, P2/ and P3/ are short, P3/ with a strong lingual cone, P2/ with a weak lingual cone. The premaxilla reaches the frontal. The nasal is long, narrow and straight. The ethmoidal slit is falciform. The choanae are large. The horizontal portion of the lower jaw is slender (Hürzeler 1936).

Differential diagnosis. *Plesiomeryx cadurcensis* differs from other oxacronine species by the presence of

quadrangular upper molars with a pinched mesostyle (except *P. bergeri*) and crested styles, a longer postparacristula, larger premolars, a larger postprotoconulid, a P1/ that is uniradulate, diastemata between P1/–P2/ and C–P1/, and a protocone at the same level as the paracone on P4/. It differs also from *Paroxacron* spp. by a shorter anterior lobe on the P3/ and a larger protocone on the P3/ and P2/. *Plesiomeryx cadurcensis* differs from *Oxacron* in having a larger protocone on the P3/ and P2/, as well as premolariform mesial premolars.

Plesiomeryx cadurcensis differs from *Cainotherium* by smaller size, a smaller paraconule on the upper molars, the absence of a cingulum/id on premolars, the presence of a triangular P3/, a larger protocone on the P3/and P2/, a valley between the entoconid and the mesoconid on lower molars, and the presence of diastemata. It is distinguished from *Caenomeryx* spp. by smaller size, a smaller protocone on the P3/and P2/, a shorter mesial lobe on the P3/ and a smaller paraconule. Finally, *Plesiomeryx cadurcensis* differs from *Ple. huerzeleri* by smaller size and by having a labial cone of the P4/ more distal than the lingual cone.

New material from DAM3. One left M3/ (DAM3 34); two right M3/ (DAM3 35, DAM3 36); two left M2/ (DAM3 37, DAM3 40); three right M2/ (DAM3 38, DAM3 39, DAM3 41); two right M1/ (DAM3 42, DAM3 44); one left M1/ (DAM3 43); one right DP4/ (DAM3 45); one left DP4/ (DAM3 46); one right P4/ (DAM3 47); one left P3/ (DAM3 48); one right P2/ (DAM3 49); one right P1/ (DAM3 50); one right maxillary fragment with P2/ (DAM3 51); two left M3/ (DAM3 52, DAM3 54); one right M3/ (DAM3 53); three right M2/ (DAM3 55, DAM3 57, DAM3 58); two left M2/ (DAM3 56, DAM3 59); two left M1/ (DAM3 60, DAM3 62); three right M1/ (DAM3 61, DAM3 63, DAM3 64); three right P4/ (DAM3 65, DAM3 67, DAM3 68); one left P4/ (DAM3 66); four right P3/ (DAM3 69, DAM3 70, DAM3 72, DAM3 74); two left P3/ (DAM3 71, DAM3 73); two left P2/ (DAM3 75, DAM3 76); one right P2/ (DAM3 77); one left mandibular fragment with M1/ (DAM3 78); and one right mandibular fragment with P3/-P4/ (DAM3 79).

Description. P1/ is uniradicate and probably premolariform (only alveoli are preserved) (Supplemental S7, S8). The diastema that separates P1/ from P2/ is short. The double-rooted P2/, P3/ and P4/ are short and wide (Fig. 10S–V). P2/ and P3/ present a strong protoconid. P3/ shows a short anterior lobe, a weak lingual cingulum, as well as an expanded distal cristid that is lingually curved. The protoconid of P4/ is more mesial than the metaconid. The postprotoconid is more or less large. The mandible bears a mandibular symphysis located on the distal margin of P2/ (Fig. 10U, V). A mental foramen is present, below the mesial part of P2/. The horizontal ramus is gracile and shallow.

P1/ is premolariform, short, wide and biradicular (Fig. 10M, N). P2/ is more elongated and wider than P1/ (anterior lobe as wide as posterior lobe). It has a weakly pronounced protocone and a large paracone (Fig. 10O, P). P3/ is short with a well-developed protocone (Fig. 10A, B). The paracone and protocone of P4/ seem to be median (in the same plane), but the only preserved tooth

is strongly worn (Fig. 10C, D). Upper molars are quadrangular in occlusal view, with a pinched mesostyle, styles being very weakly crested, and a small paraconule (Fig. 10E–J). The DP4/ are similar to the upper molars, but present an important mesially convex curvature, with a mesially projected parastyle (Fig. 10Q, R).

Remarks. The presence of a uniradicate and premolariform P1/, a short diastema between P1/–P2/, a strong protoconid on P2/ and P3/ (Blondel 2005), and upper molars with a small paraconule, point to a representative of *Plesiomeryx*. Its small size and premolar morphology match those of *Plesiomeryx cadurcensis*, as described by Hürzeler (1936), Berger (1959) and Blondel (2005) from Aubrelong 1, Ravet (MP 21), Mas de Got, La Plante 2 (MP 22), Pech Crabit, Mounayne and Itardies (MP23, Quercy localities). Even though some isolated upper and lower molars are hardly distinguishable from those of *Paroxacron* sp. from DAM3, the slightly taller, more quadrangular upper molars and a more pinched mesostyle in *P. cadurcensis* may allow them to be distinguished.

Plesiomeryx huerzeleri Berger, 1959

(Fig. 11)

1937 *Caenotherium gracile* Pomel; Dehm: 352.

Holotype. Skull BSP 1952 II 1149. Gaimersheim fissure filling (Germany) (MP28).

Diagnosis. Species of *Plesiomeryx* similar to *P. cadurcensis*, but larger. The frontonasal suture is short. The lingual cingulum of P3/ is missing. The lingual and labial cones of P4/ reach the same level (Berger 1959).

Differential diagnosis. *Plesiomeryx huerzeleri* differs from other cainotheriid species in the same way as described for *Plesiomeryx cadurcensis*, but are larger in size than *Paroxacron valdense*, *Paroxacron* sp. and *Oxacron courtoisii*. *Plesiomeryx huerzeleri* is distinguished from *Ple. cadurcensis* by larger size, as well as having labial and lingual cones of the P4/ that reach the same level.

New material from DAM3. Three right M3/ (DAM3 80–82); four right M2/ (DAM3 83–85, DAM3 88); two left M2/ (DAM3 86, DAM3 87); three left M1/ (DAM3 89, DAM3 94, DAM3 95); six right M1/ (DAM3 90–93, DAM3 96, DAM3 97); two left P2/ (DAM3 98, DAM3 99); one left P1/ (DAM3 100); one left maxillary fragment with P3/-P4/ (DAM3 101); two right M3/ (DAM3 102, DAM3 103); two left M3/ (DAM3 104–105); two left M2/ (DAM3 106, DAM3 109); two right M2/ (DAM3 107–108); two left M1/ (DAM3 110–111); two right M1/ (DAM3 112–113); one left DP4/ (DAM3 114); three left DP3/ (DAM3 115–117); four right P3/

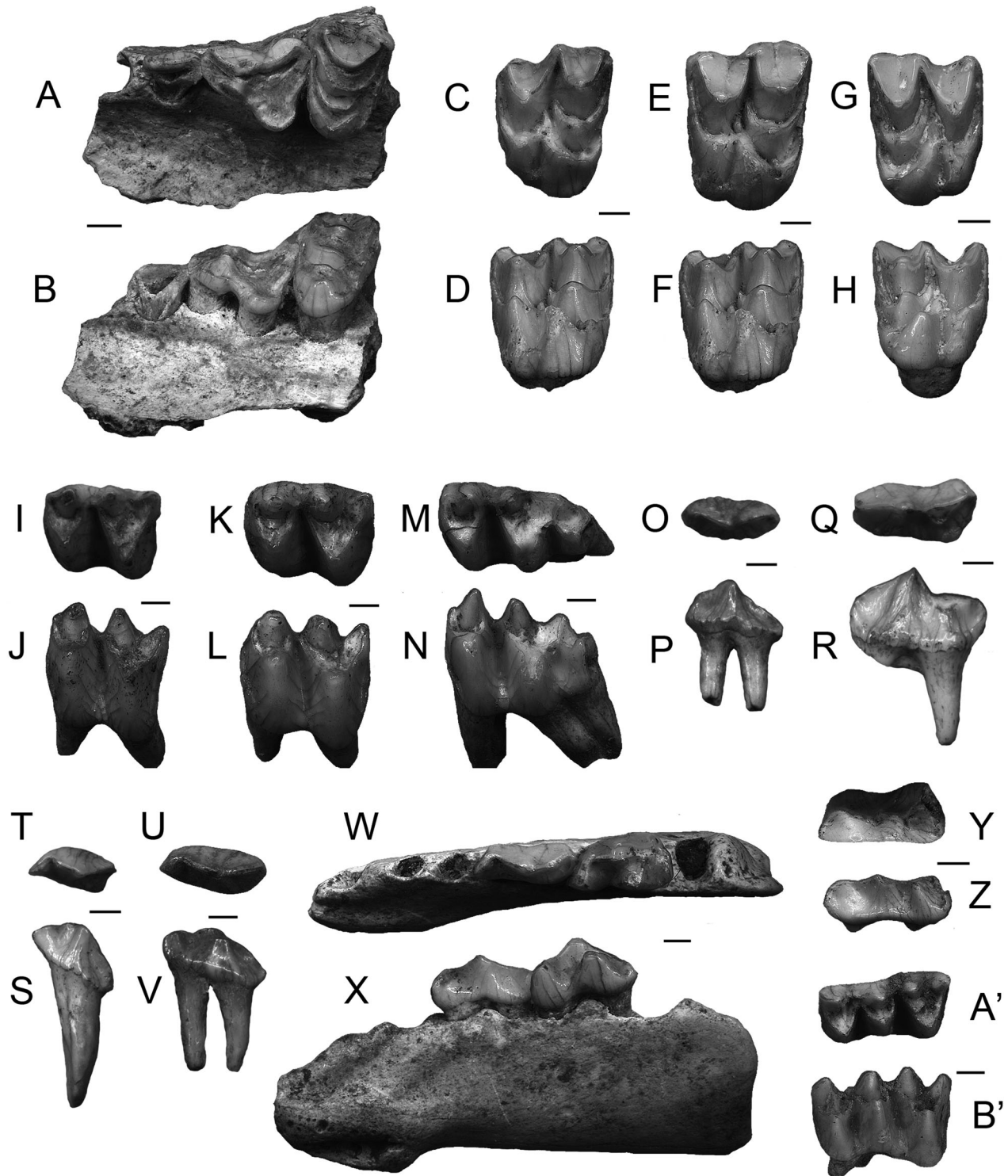


Figure 11. Material of the *Plesiomeryx huerzeleri* dentition. **A, B**, left maxillary fragment with P3–P4/ (DAM3 101); **C, D**, right M1/ (DAM3 88; mirror view); **E, F**, right M2/ (DAM3 83; mirror view); **G, H**, right M3/ (DAM3 81; mirror view); **I, J**, right M1/ (DAM3 111); **K, L**, right M2/ (DAM3 107); **M, N**, right M3/ (DAM3 103); **O, P**, left P1/ (DAM3 100); **Q, R**, left P2/ (DAM3 99); **S, T**, right P1/ (DAM3 127); **U, V**, right P2/ (DAM3 126); **W, X**, left mandibular fragment with P4–P3/ (DAM3 128; mirror view); **Y, Z**, right DP2–3/ (DAM3 115); **A', B'**, left DP4/ (DAM3 114; mirror view). In occlusal view: A, C, E, G, I, K, M, O, Q, T, U, W, Y, A'. In lingual view: B, D, F, H, P, R, S, V, X, Z. In buccal view: J, L, N, B'. Scale bars = 1 mm.

(DAM3 118–119, DAM3 121, DAM3 125); four left P/3 (DAM3 120, DAM3 122–124); one right P/2 (DAM3 126); one right P/1 (DAM3 127); and one left mandibular fragment with P/4–P/3 (DAM3 128).

Description. P/1 is uniradicate and premolariform (Fig. 11S, T) (Supplemental S9, S10). A short diastema is present between P/1 and P/2 (Fig. 11W, X). The double-rooted P/2, P/3 and P/4 are short and wide (Fig. 11U–X). P/2 and P/3 present a strong protoconid. In lateral view, the protoconid of P/4 is at the same level as the metaconid. The postprotoconulid is more or less pronounced. DP/4 and DP/3 are elongated, cusps are well individualized and cingulids are absent (Fig. 11Y–B'). The mandible bears a mandibular symphysis located on the distal margin of P/2 (Fig. 11W, X). A mental foramen is present, below the mesial part of P/2. The horizontal ramus is relatively gracile in its mesial part.

P1/ and P2/ are short and wide with a large paracone (Fig. 11O–R). P2/ bears a weakly developed protocone. The triangular P3/ bears a strong protocone, and the parastyle and metastyle are not very prominent (Fig. 11A, B). The mesial lobe is quite short and the crest connecting the metastyle and parastyle is weakly buccally concave. P4/ is wide and rectangular in occlusal view, the paracone and the protocone being median. Upper molars are quadrangular with a small paraconule and a pinched mesostyle, the styles being weakly crested (Fig. 11C–H).

Remarks. A larger size than *Plesiomeryx cadurcensis*, a lack of a lingual cingulum on P/3, and buccal and lingual cones at the same level in P/4, allow some specimens to be assigned to *Plesiomeryx huerzeleri*. The morphology and size are very similar to those of Quercy specimens described by Blondel (2005) from Mas de Got, La Plante 2 (MP 22), Pech Crabit, Roqueprune 2 and Mounayne (MP 23). They are also similar to those specimens from Gaimersheim (MP28, Germany; Berger 1959, tab. 3, pl. 3; Bolliger 2013, fig. 3a). Some isolated upper molars are, however, hardly different from those of *Paroxacron bergeri*. Slightly smaller size, a more quadrangular shape and a more pinched mesostyle in *Ple. huerzeleri* may allow them to be discriminated.

Genus *Caenomeryx* Hürzeler, 1936

Caenomeryx procommunis (Filhol, 1877)

1877 *Cainotherium procommune* Filhol: 212, fig. 269.

1936 *Caenomeryx procommunis* (Filhol), Hürzeler: 100.

Holotype. Fragment of mandible bearing P/2–M/3 (Filhol collections, MNHN). Precise age and type locality unknown (old Quercy collections).

Emended diagnosis. Upper molars are wider than long. Protocone and protoconule present (stage B, Hürzeler, 1936, p. 8). Diastema between P1/ and C is short. Diastema very short or missing between P/1 and P/2. Premolars reduced, P3/ with a strong lingual cone, P2/ with a weaker lingual cone, P1/ very small. The premaxilla does not reach the frontal. The wide nasal bones broaden behind the posterior extremities of the premaxilla. The ethmoidal gap is irregular, the choanae are large and the mandible is high, stocky and massive (Hürzeler 1936).

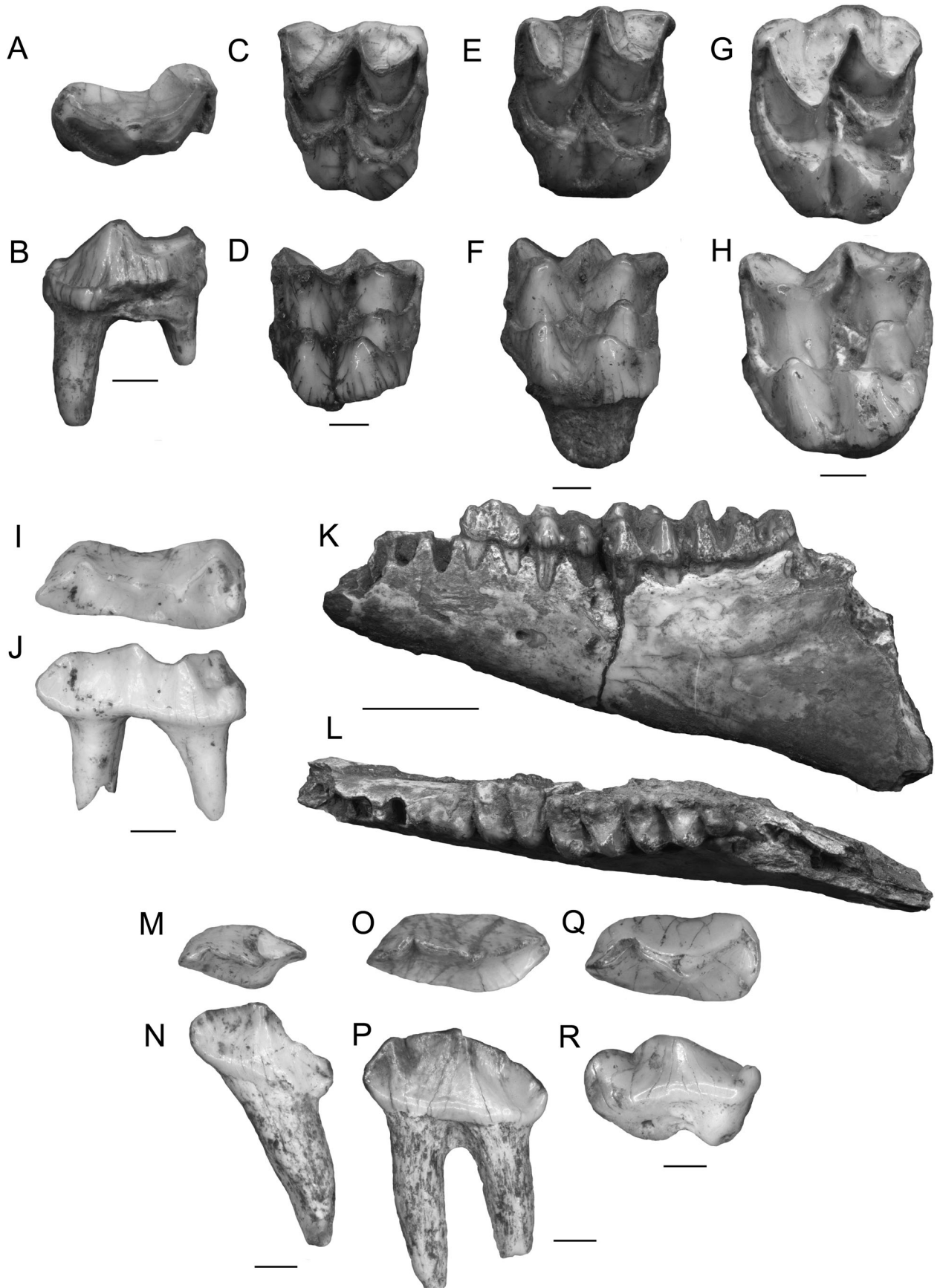
Remarks. According to our observations, the C–P1 / and P/1–P/2 diastemata are short rather than absent (*contra* the original diagnosis of Hürzeler [1936]).

Differential diagnosis. *Caenomeryx procommunis* differs from other oxacronine species by its larger size, the presence of quadrangular upper molars with a pinched mesostyle (except *P. bergeri*) and crested styles, a longer postparacristula, larger premolars, a larger postprotoconulid, a P/1 that is uniradicate, diastemata between P/1–P/2 and C–P1/, and a protocone at the same level as the paracone on P4/. It differs also from *Paroxacron* spp. by a shorter anterior lobe on P3/ and a larger protocone on P3/ and P2/. *Caenomeryx procommunis* differs from *Oxacron* by the presence of a large protocone on P3/ and P2/, and premolariform mesial premolars. *Caenomeryx procommunis* is distinguished from *Cainotherium* by rectangular upper molars, the absence of an important cingulum/id on premolars, the presence of a triangular P3/, a larger protocone on P3/ and P2/, a valley between the entoconid and the mesoconid on lower molars, and the presence of diastemata. *Caenomeryx procommunis* differs from *Plesiomeryx* spp. by its larger size, a larger protocone on P3/ and P2/, a longer mesial lobe on P3/, a larger paraconule, smaller diastemata and more rectangular upper molars. Finally, *Cae. procommunis* differs from *Cae. filholi* by a longer mesial lobe on P3/ and shorter diastemata.

Caenomeryx cf. procommunis (Filhol, 1877)

(Fig. 12)

New material from DAM3. One right M3/ (DAM3 129); two left M2/ (DAM3 130–131); one right M2/ (DAM3 132); two left M1/ (DAM3 133–134); one right P3/ (DAM3 135); four left M/3 (DAM3 136–139); one left M/2 (DAM3 140); one right M/1 (DAM3 141); one left M/1 (DAM3 142); one right P/4 (DAM3 143); one left P/4 (DAM3 144); two right DP/3 (DAM3 145–146); one right P/3 (DAM3 147); one left P/2 (DAM3 148); one left P/1 (DAM3 149); one right mandibular fragment with M/2 (DAM3 150); one left



mandibular fragment with P/4–M/1 (DAM3 151); one right mandibular fragment with P/4–M/3 (DAM3 152).

Description. P/1 is premolariform and single-rooted (Fig. 12M, N; Supplemental S11, S12). P/2, P/3 and P/4 are short and wide (Fig. 12K, L, O–R). P/2 and P/3 present a pronounced paraconid; P/3 has a strong protoconid. DP/3 is elongated mesiodistally with a large mesial part (Fig. 12I, J). The mandible bears a mandibular symphysis located on the distal margin of P/2 (Fig. 12K, L). A mental foramen is present, below the distal part of P/4. The horizontal ramus is wide, dorsoventrally extended and its height increases between the premolar area and the last molar.

The anterior lobe of P/3 is relatively elongated mesiodistally and the crest connecting the parastyle and metastyle is buccally concave (Fig. 12A, B). The metastyle is well marked and the protocone, although broken away, seems to be strong. Upper molars are quadrangular in occlusal view (Fig. 12C–H). They are rather buccolingually elongated and have a pinched mesostyle, with styles being crested.

Remarks. The presence of large specimens, with a wide and tall corpus mandibulae, as well as short premolars with large cusps and rectangular upper molars (Hürzeler 1936), suggests the occurrence of *Caenomeryx* within the DAM3 material. The morphology is similar to the undated specimens of the old Quercy collections attributed to *Caenomeryx procommunis* by Hürzeler (1936). It is also similar to the specimens later attributed to *Cae. cf. procommunis* by Blondel (2005) from Mas de Got (MP22), Pech Crabit, Itardies, Mounayne and Roqueprune 2 (MP23), and by Sudre (1995) from Le Garouillas (MP25). The dimensions of the DAM3 specimens are, however, a little smaller than previously described specimens from these localities. Moreover, it may be difficult to discriminate some isolated upper molars from those of *Par. bergeri* and *Ple. huerzeleri*. In any case, a larger size, a more rectangular shape on the upper molars and a larger protocone on the premolars in *Caenomeryx* may allow them to be distinguished.

Class **Mammalia** Linnaeus, 1758

Order **Artiodactyla** Owen, 1848

Superfamily **Cainotherioidea** Camp &
VanDerHoof, 1940

Family **Robiacinidae** fam. nov.

Type genus. *Robiacina* Sudre, 1969.

Included genera. Type genus only.

Original diagnosis. As for its type and only genus *Robiacina* (Sudre 1978).

Emended diagnosis. Small Cainotherioidea similar in size to *Oxacron*. Skull globular in shape with a sub-spherical cerebral part and muzzle extremely short; very large orbits; lacrymal small; in the bottom of the orbital cavity, palatine does not contact the frontal, due to the great posterior development of the lacrimal; auditory bullae of large size, sub-spherical; ethmoid fissure absent. Lower and upper premolars short mesiodistally; diastemata absent to reduced; P/3 with a small mediolingual cusp; P/1 and P/2 unicuspid. Lower molars with a pinched trigonid and a wide talonid; presence of a small to medium-sized metaconulid on the distal aspect of the metaconid; entoconid slightly more distal than the hypoconid; presence of a small hypoconulid on M/1–2 and a posthypocristulid on M/3. Upper molars sub-triangular with five cusps and a central or slightly mesial protocone; metacone higher than the paracone; paraconule small; preparacrista short; preprotocrista linked to the paraconule; buccal wall of the paracone with or without a cingulum.

Remarks. The justification for the erection of the new family Robiacinidae is provided in the following section and follows the results of phylogenetic analysis.

Results and discussion

Dental nomenclature

Premolar and molar cusp/id patterns of Cainotheriidae differ from those of other Artiodactyla, which has resulted in different dental nomenclatures for their premolars and lower molars (Fig. 1A–E, I). According to Berthet (2003), the distolingual cusp of the upper premolars corresponds to a hypocone while, according to Hürzeler (1936), Gentry & Hooker (1988) and Boissier *et al.* (2010), this cusp would correspond to the protocone instead. For lower premolars, these authors identify the mesial cuspid as the paraconid and the mediolingual cuspid of P/4 as a metaconid. Berthet (2003) considers the mesial cuspid of the lower premolars as a protoconulid, and the mediolingual cuspid of P/4 an entoconid.

Figure 12. Material of the *Caenomeryx cf. procommunis* dentition. **A, B**, right P3/ (DAM3 135; mirror view); **C, D**, left M1/ (DAM3 133); **E, F**, right M2/ (DAM3 132; mirror view); **G, H**, right M3/ (DAM3 129; mirror view); **I, J**, right DP/2–3 (DAM3 145); **K, L**, right mandibular fragment with P/4–M/3 (DAM3 152); **M, N**, left P/1 (DAM3 149; mirror view); **O, P**, left P/2 (DAM3 148; mirror view); **Q, R**, right P3/ (DAM3 147). In occlusal view: A, C, E, G, I, K, M, O, Q. In lingual view: B, D, F, H, J, N, P, R. In buccal view: L. Scale bars = 1 mm.

Problems of identification of the cusps/ids also occur for the lower molars. According to Hürzeler (1936), the three lingual cusps of the lower molars correspond to: a mesial cuspid identified as a metaconid, and two distal ones, that would correspond to the entoconid and the hypoconulid that would lie in a lingual position. According to Sudre (1977), the mediolingual cuspid would not be an entoconid but a neoformation called the mesoconid. This mesoconid would originate from a duplication of the metaconid (Sudre 1977). Gentry & Hooker (1988) and Hooker & Weidmann (2000) identify the mediolingual cuspid as a metastylid, originating from the cingulid. In this framework, the entoconid would also be placed distally.

We based our hypotheses on the dental cusp(id) homologies of cainotheriids on examination of: (i) the genus *Robiacina* whose cranial features and dental pattern are very close to those of Eocene cainotheriids; and (ii) the earliest documented cainotheriid, *Oxacron courtisii* (Blondel 2005). According to Sudre (1969, 1977), *Robiacina* is phylogenetically close to Cainotheriidae. Gentry & Hooker (1988) considered the genus as part of Cainotheriidae.

Concerning the premolars, the distolingual cusp of the upper premolars of *Oxacron* and *Robiacina* does not derive from the cingulum, and is therefore identified here as the protocone. For lower premolars, we consider that the mediolingual cuspid of P/4 represents the metaconid and that the distal cuspid is the entoconid, by homology of position with the lower molars. This corresponds to the nomenclature proposed by Gentry & Hooker (1988) and Boissérie *et al.* (2010).

For the lower molars, we identify the mediolingual cuspid as a neoformed structure, in agreement with Sudre (1977), based on the presence of a small neoformed accessory cuspid at the base of the metaconid in the lower molars of *Robiacina* (Fig. 1F, H). Indeed, the hypothesis of a duplication of the metaconid proposed by Sudre (1977) seems to be more parsimonious than a mediolingual position of the entoconid and a concurrent lingual displacement of the hypoconulid as hypothesized by Hürzeler (1936). The latter hypothesis would imply a fusion/disappearance of the anterior and/or posterior crests of the talonid crescent, with a mesial migration of the entoconid and a lingual displacement of the hypoconulid. Moreover, according to this hypothesis, the entoconid would be located in front of the protocone during occlusion with the upper molars, contrary to most other artiodactyls (Sudre 1977). Finally, if Hürzeler's (1936) hypothesis is considered, with the hypoconulid in distolingual position on M/1 and M/2, what would then be the distal-most cuspid on M/3? As concluded by Sudre (1977), the distal-most cuspid on

M/3 is necessarily the hypoconulid. A hypoconulid is clearly visible on M/1 and M/2 of *Robiacina*, positioned just distal to the entoconid (Fig. 1F). This disposition of the hypoconulid relative to the entoconid is also found on M/3 in Cainotheriidae, which lack a hypoconulid on M/1 and M/2. Finally, the hypothesis of a metastylid as mediolingual cuspid, proposed by Gentry & Hooker (1988) and Hooker & Weidmann (2000), is here rejected as it does not originate from the cingulid, in either *Robiacina* or *Oxacron*. Contrary to Sudre (1977), we use the term 'metaconulid' instead of 'mesoconid', in order to correspond with the nomenclatural system of Boissérie *et al.* (2010), and because mesoconid is used for another structure in other mammalian groups (Klingener, 1963; Skwara 1986; Hooker & Russell 2012).

Thus, according to the hypotheses of Sudre (1977; molars) and of Gentry & Hooker (1988) and Boissérie *et al.* (2010; premolars), the three lingual cusps of the lower molars would correspond to the metaconid (mesial), the metaconulid (medial, originates from metaconid duplication), and the entoconid (distal). The distolingual cusp of the upper premolars is here identified as the protocone, and the mesial cuspid of the lower premolars as the paraconid. P/4 bears a metaconid (mediolingual) and an entoconid (one distal).

Phylogenetic analysis

A heuristic search using parsimony analysis retained a single parsimonious tree (length = 170, Consistency Index [CI] = 0.48, Retention Index [RI] = 0.73; CI with only parsimony-informative characters = 0.46) (Fig. 13), reflecting a well-structured signal and relatively weakly homoplastic characters. Cainotheriidae is monophyletic and split into two subgroups, interpreted as subfamilies: Oxacroninae, with *Oxacron* and *Paroxacron*; and Cainotheriinae, with *Plesiomeryx*, *Caenomeryx* and *Cainotherium*. Cainotheriidae, together with Mixtotheriidae, Anoplotheriidae and representatives of *Robiacina* form a clade, which is the sister group to ruminants. Tylopoda split earlier in the tree, together with *Amphimeryx* and *Xiphodon*.

The monophyly of Cainotheriidae is supported by 13 non-ambiguous synapomorphies and a high Bremer index (BI = 7). They are characterized by the presence on their upper molars of a large parastyle similar to other styles (8¹; RI = 0.67), a distolingual protocone (11²; RI = 0.94), very strong dilambdodonty (20¹; RI = 0.88), a long (26¹; RI = 0.40) and distally orientated (27¹; RI = 1.00) postprotocrista, a postparacristula (29¹; RI = 0.86) and the lack of preprotocrista and paraconule junction (15¹; IR = 0.67); on their lower molars, they present a large (34²; RI = 1.00) and individualized (35[°]; RI = 1.00) metaconulid, a very distal entoconid

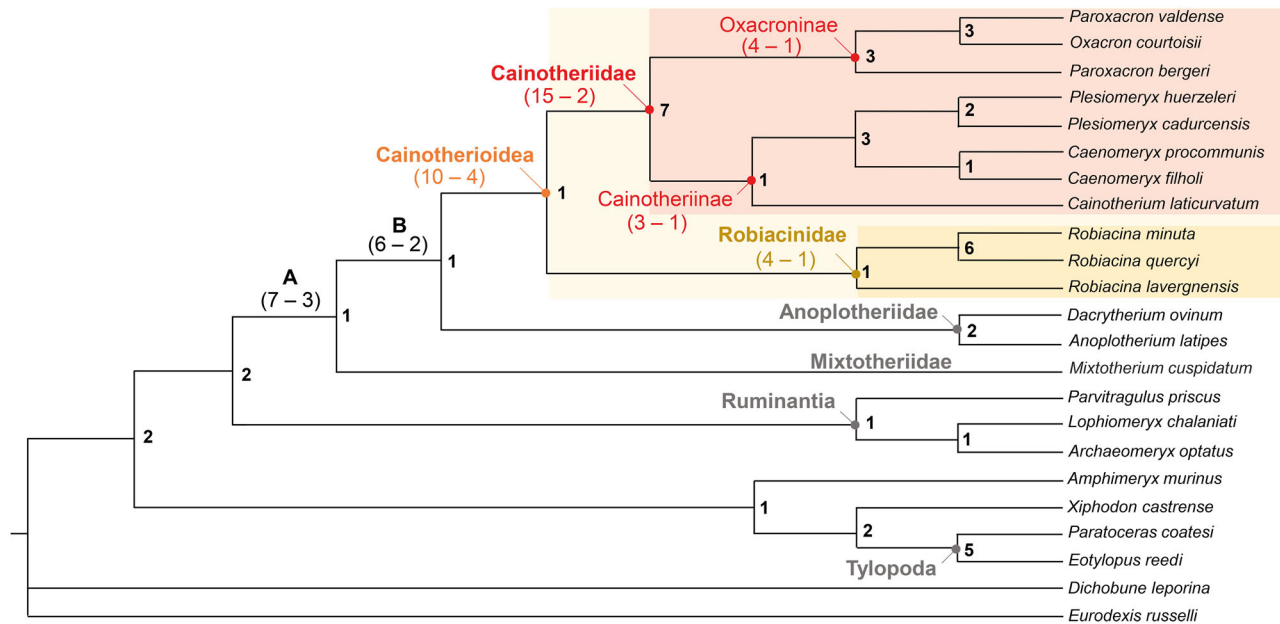


Figure 13. Phylogeny of Cainotheriidae and their position within artiodactyls. Most parsimonious tree of 170 steps, with CI = 0.48 and RI = 0.73. The Bremer index (BI) is indicated in bold at each node. **X• a – b: X**, node number; a, number of synapomorphies; b, number of ambiguous characters (Acctran optimization).

and close to the hypoconulid (40°; RI = 1.00), a neotrigonid (47°; RI = 1.00), the absence of posthypoconulid (50°; RI = 0.67) and hypoconulids on M/1 and M/2 (38°; RI = 0.75). Cainotheriidae is composed of two clades: Oxacroninae, characterized by the presence of styles without crests on upper molars (7°; RI = 0.44), a protocone more mesial than the paracone on P4/ (56°; RI = 0.50), as well as a biradicate P/1 (70°; RI = 1.00); and Cainotheriinae, supported by the presence of a postparacristula that is buccally long joining the preprotocrista on the upper molars (30°; RI = 1.00)³⁰ and of a large postprotoconulid on the lower premolars (69°; RI = 1.00). They are further differentiated from Oxacroninae by the presence of a uniradicate P/1 (70°; RI = 1.00) and large premolars (73°; RI = 0.67), which represent plesiomorphic states of characters.

Within Oxacroninae, *Paroxacron* is paraphyletic. *Paroxacron bergeri* is excluded from the (*Paroxacron valdense* + *Oxacron courtoisii*) clade by the presence of quadrangular molars (31°; RI = 0.60) with a pinched mesostyle (10°; RI = 1.00) and the absence of diastemata between P1-/P2/ (5°; RI = 0.50) and P/2-P/3 (6°; RI = 0.33).

Within Cainotheriinae, *Cainotherium* is sister taxon to the clade (*Caenomeryx* + *Plesiomeryx*). *Cainotherium laticurvatum* is characterized by numerous autapomorphies, such as the absence of a valley between the entoconid and the metaconulid on the lower molars (41°; RI = 0.78), the presence of a protocone at the same level (buccolingual axis) as the paraconule on M3/ (17°; RI

= 0.50), the absence of a triangular P3/ (quadrangular shape) (61°; RI = 0.50), and a wide cingulum/id on the premolars (72°; RI = 0.50)⁷². The clade (*Caenomeryx* + *Plesiomeryx*) is supported by the presence of a protocone on P2/ (64°; RI = 0.57) and diastemata between C-P1/ (3°; RI = 0.75) and P/1-P/2 (5°; RI = 0.86).

Robiacina is the sister taxon to the Cainotheriidae clade. This position is supported by the presence of a more distal (11; RI = 0.94) and lingual protocone (17°; RI = 0.50) on the upper molars and M3/, respectively, but also by a sub-equal paracone and metacone on P3/ (60°; RI = 1.00), the absence of protocone on P2/ (64°; RI = 0.57), the presence of a small hypoconid on P/2-P/3 (67°; RI = 0.75) and of a postprotoconulid on the premolars (68°; RI = 1.00). This result does not support the hypothesis of Sudre (1977) who placed *Robiacina* within Anoplotheriidae, close to Anoplotheriinae. Our results also slightly contrast with the hypothesis of Gentry & Hooker (1988) who placed *Robiacina* within Cainotheriidae. The clade composed of representatives of *Robiacina* is excluded from the Cainotheriidae clade by 13 unambiguous characters (see support for the Cainotheriidae clade, above) and it further differs from it by sharing three synapomorphies: sub-triangular upper molars (31°; RI = 0.60), a small paraconule (14°; RI = 0.43), and a short preparacrista (25°; RI = 1.00). This marked morphological divergence between Cainotheriidae and the *Robiacina* clade leads us to recognize this clade as a new family, here named Robiacinidae. It is the closest family to Cainotheriidae,

and forms with it the superfamily Cainotherioidea Camp & VanDerHoof, 1940.

Anoplotheriidae and Cainotherioidea form a clade (B) supported by the presence of a metaconulid (33¹; RI = 1.00), an entoconid positioned at the back of the hypoconid (40¹; RI = 1.00) and a valley between the entoconid and metaconulid on the lower molars (41¹; RI = 0.78), as well as a connected paracone and metacone on P4/(55°; RI = 0.50). Mixtotheriidae, Anoplotheriidae and Cainotherioidea together form a clade (A) supported by the presence of a very large parastyle (8°; RI = 0.67) and an absent to reduced postprotocrista (26°; RI = 0.40) on the upper molars, a ‘loop-like’ entoconid (39¹; RI = 1.00) on the lower molars, and the absence of a diastema between P1–P2 (5°; RI = 0.86).

According to our results, Cainotherioidea, Anoplotheriidae and Mixtotheriidae are closer to Ruminantia than to Tylopoda. They share the presence of a protocone and a metaconule at the same level on M3/ (17°; RI = 0.50), crested styles on P3/-P4/ (58¹; RI = 0.71), a large lingual cusp mesiodistally on P3/ (63¹; RI = 0.56), as well as a large hypoconid on P3 and P2 (67¹; RI = 0.75).

Impact on artiodactyl systematics

Cainotheriidae. According to our results (Fig. 13), *Paroxacron* is paraphyletic within Oxacroninae. Hooker & Weidmann (2000) proposed synonymy of the genera *Paroxacron* and *Oxacron*. However, *Oxacron* exhibits three autapomorphic characters: a short mesial lobe on the P3/ (62°; RI = 0.25), a caniniform P1 (71°; RI = 0.50), and small paraconule (14°; RI = 0.43). We therefore chose to maintain the genus *Oxacron*. *Paroxacron valdense* is the type species of *Paroxacron*. Our results raise the possibility of erecting a new genus for the species *P. bergeri*. However, the latter has no dental autapomorphies based on our results. For the time being, based on dental data only, we therefore choose to keep *Paroxacron* as a paraphyletic assemblage.

Robiacinidae fam. nov. Our results retrieve a monophyletic assemblage of *Robiacina* species. This clade appears as sister taxon to Cainotheriidae. This contrasts with the hypothesis of Hooker & Weidmann (2000), according to which *Robiacina lavergnensis* should be referred to *Mixtotherium*. Following these authors, *R. lavergnensis* shares many characters with the species of *Mixtotherium*: a short premetacristula, a precingulum and crested styles on the upper molars; a prehypocristid fused with the postprotocristid, a basined hypoconulid in basin and a high crown on the lower molars, and a caniniform lower canine. However, we disagree on the coding of some of these characters for *Mixtotherium* by Hooker &

Weidmann (2000). According to our observations, there is no basin on the hypoconulid, the premetacristula is long and the prehypocristid is unfused. Besides, the results of our phylogenetic analyses place *Robiacina* as the sister taxon to Cainotheriidae, and far from *Mixtotherium*. The presence of crested styles in *Mixtotherium* and *R. lavergnensis* as mentioned by Hooker & Weidmann (2000) is here a symplesiomorphy. Contrary to Hooker & Weidmann (2000), we retain the binomen *Robiacina lavergnensis* instead of *Mixtotherium lavergnense*.

Cainotherioidea. We propose here to recognize the clade (Robiacinidae + Cainotheriidae) as defining Cainotherioidea. The concept of this compound was defined by Simpson (1945) as a single family, then Hooker & Weidmann (2000) extended it by including the genera *Robiacina* and *Mixtotherium*. However, and according to our results, we propose here to exclude *Mixtotherium* from Cainotherioidea.

Relationships of Cainotheriidae within Artiodactyla

The phylogenetic position of Cainotheriidae within Artiodactyla remains controversial. Gentry & Hooker (1988, fig. 9.8) supported the placement of cainotheriids within Tylopoda in their (informal) ‘preferred analysis’, but retrieved them in a much more basal position in their formal analysis (Gentry & Hooker 1988, fig. 9.7), i.e. outside of the ‘Selenodontia’ clade (i.e. Tylopoda + Ruminantia). More recent phylogenetic analyses placed them either close to Tylopoda (e.g. Geisler & Uhen 2003; Geisler *et al.* 2007; Thewissen *et al.* 2007), or as an early offshoot of a wide clade including Ruminantia (e.g. Geisler & Uhen 2005; O’Leary & Gatesy 2007; Lihoreau *et al.* 2015). Our results are congruent with previous studies that excluded Cainotheriidae from Tylopoda (Webb & Taylor 1980), and placed Cainotheriidae closer to Ruminantia (Geisler & Uhen 2005; O’Leary & Gatesy 2007; Lihoreau *et al.* 2015). Indeed, according to our sample, Cainotherioidea, Anoplotheriidae and Mixtotheriidae are the sister group to Ruminantia. As far as direct relationships of Cainotherioidea are concerned, according to our results, Anoplotheriidae is their closest relative.

It is worth noting that the nomenclature chosen here has an impact on the primary homology hypothesis underlying the definition of phylogenetic characters. Indeed, the presence of a metaconulid (33) is retrieved as a synapomorphy of an Anoplotheriidae and Cainotherioidea clade (clade B in Fig. 13, cf. below). If we consider an alternative primary homology hypothesis and identify the medio-lingual cuspid of the lower molars as a metastylid (following Gentry & Hooker 1988 and Hooker &

Weidmann 2000), as for Mixotheriidae, the coding of four characters (33–36) would be modified. However, the topology of the tree is not impacted by this new coding.

These relationships rely on dental characters only and it is necessary to extend the data matrix with mandibular, cranial and postcranial characters, in order to test further the phylogenetic relationships of Cainotheriidae. These characters could bring additional support to clades with relatively low Bremer indices.

Evolutionary history of Cainotheriidae around the Grande Coupure

Dams karstic network is an exceptional new fossiliferous compound locality documenting the evolutionary history of Cainotheriidae around the Grande Coupure (pre- and post-), through the MP19 and MP22 fossiliferous infillings. The first documented representatives of Cainotheriidae are oxacronines (Fig. 14). They appear in the fossil record during the late Eocene between MP18–MP19 with two species, *Oxacron courtoisii* and

Paroxacron valdense (Legendre 1980; Hooker & Weidmann 2000; Blondel 2005). Representatives of Cainotheriinae occur shortly after Oxacroninae, around MP19 with *Cainotherium commune?* (Blondel 2005). This diversity of Cainotheriidae during the late Eocene is not recorded at Dams, where only *Paroxacron valdense* is documented in DAM1 (MP19). However, Dams highlights a second, post-Grande Coupure, phase of diversification of Cainotheriidae, as suggested – based on other localities – by Blondel (2005), which took place at the beginning of the Oligocene. Indeed, at least five species have been retrieved from DAM3 (MP22) and this specific diversity is also observed in the other fossiliferous localities of Quercy such as Pech Crabit (six species) and Mas de Got (four species; Blondel 2005). This phase of diversification occurs mainly in Cainotheriinae, with the differentiation of five species belonging to *Plesiomeryx* (*Ple. cadurcensis* and *Ple. huerzeleri*), *Caenomeryx* (*Cae. cf. procommunis* and *Cae. filholi*) and *Cainotherium* (*Cainotherium sp.*) (Fig. 14). Among oxacronines, two new species also appear in the fossil record after the Grande Coupure: *Paroxacron sp.* and *Paroxacron bergeri*. The two subfamilies of Cainotheriidae thus survive the Grande Coupure.

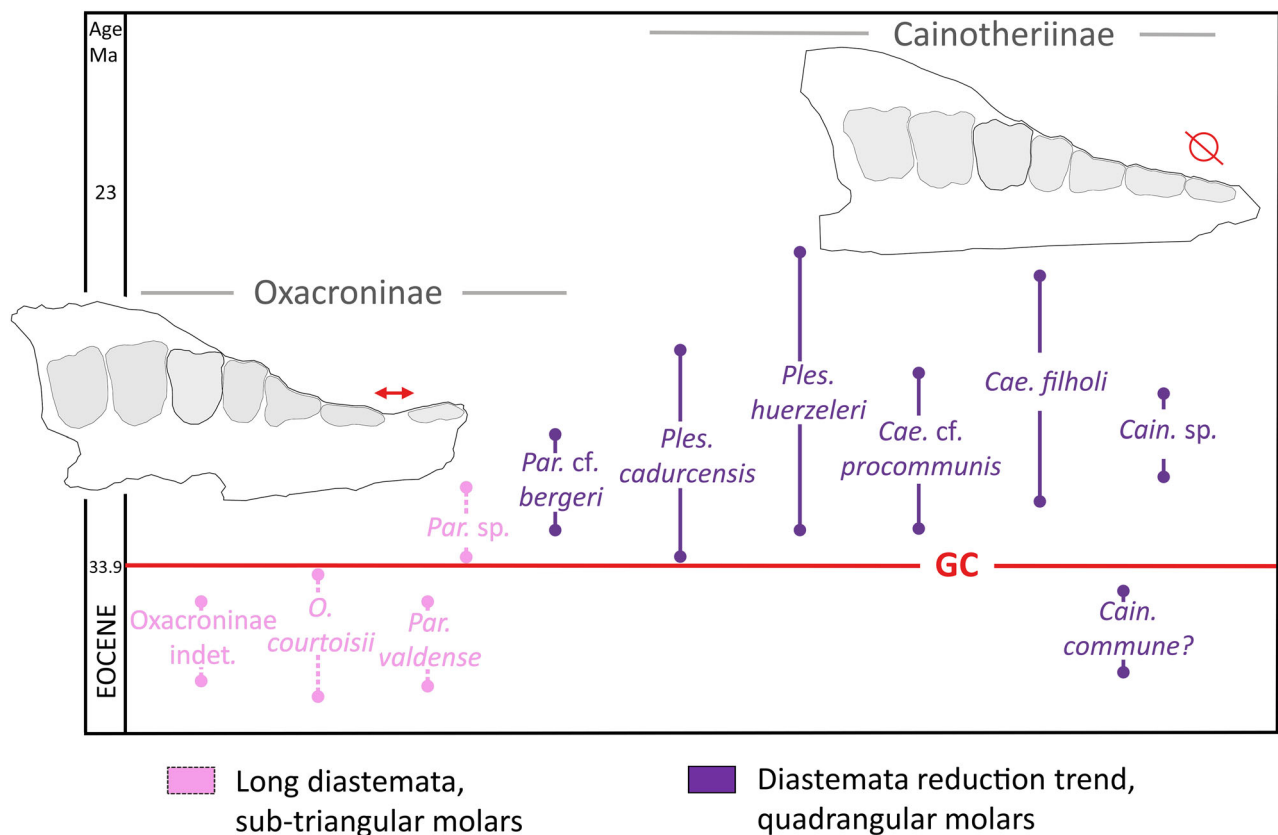


Figure 14. Trends and stratigraphical ranges of the cainotheriid species from Quercy, around the Grande Coupure (modified from Blondel [2005, fig. 5] regarding the stratigraphical position of *Paroxacron valdense* and *Paroxacron sp.*, with the attribution of Escamps specimens to *Paroxacron valdense*). Dotted line: long diastemata, sub-triangular molars; simple line: diastemata reduction trend, quadrangular molars.

The Eocene–Oligocene transition further documents a body size increase in Cainotheriidae, as shown in *Plesiomeryx huerzeleri*, *Paroxacron bergeri* but also representatives of *Caenomeryx* and *Cainotherium* (see Supplemental S1–S12). However, small species are still present after the Grande Coupure with *Paroxacron* sp. and *Plesiomeryx cadurcensis*. This reflects an increase in the size range of Cainotheriidae after the Grande Coupure, and thus likely an expansion in the occupation of different ecological niches. It is probable that cainotheriids were quite generalist in terms of diet, and that they took the ecological niches released by families endemic to Europe that became extinct at this transition, such as Xiphodontidae, Dacrytheriinae and Mixtotheriidae (Blondel 2001).

The Grande Coupure coincides with a major mammalian faunal turnover concurrent with climatic, geographical and oceanic circulation changes (Legendre 1987; Berggren & Prothero 1992; Akhmetiev & Beniamovski 2009). The increase of the chewing surface, with the appearance of more quadrangular molars, and the reduction of diastemata as observed in some species of Oligocene Cainotheriidae (notably in Dams) could be linked to changes in their diet (Fig. 14; Blondel 2001). Environmental changes were drastic during this interval, with a shift from rainforest under tropical/sub-tropical conditions to open environments under a much drier climate (Collinson 1992; Cavagnetto & Anadón 1996; Akhmetiev & Beniamovski 2009).

Conclusions

Dams is an exceptional fossil site that yields distinct deposits broadly bracketing the Grande Coupure. Cainotheriid remains are documented by thousands of specimens and, as such, they allow in-depth insights into the history and systematics of this family. In the DAM1 deposits (MP19, late Eocene) a single species occurs: *Paroxacron valdense*. The DAM3 channel (MP22, early Oligocene) yields a higher taxonomic diversity with at least five species: *Paroxacron* sp., *Paroxacron bergeri*, *Plesiomeryx huerzeleri*, *Plesiomeryx cadurcensis* and *Caenomeryx* cf. *procommunis*. Dams localities highlight a phase of local diversification of cainotheriids by early Oligocene times, thus confirming the hypothesis of Blondel (2005). Among Cainotheriidae, this diversity increase mainly concerns Cainotheriinae. Yet, both Cainotheriinae and Oxacroninae survived major environmental changes related to the Grande Coupure, contrary to many other European endemic artiodactyls.

Our phylogenetic analysis, including the Dams taxa described in this work, constitutes the first formal phylogeny of Cainotheriidae. Our results, based on dental

characters, allow us to (i) clarify relationships within Cainotheriidae, with Oxacroninae as the sister group to Cainotheriinae; (ii) define *Robiacina* (and the new family Robiacinidae) as being the sister taxon to Cainotheriidae among Cainotherioidea; and, more broadly (iii) to discuss the controversial position of Cainotheriidae within Artiodactyla, as being more closely related to Ruminantia than to Tylopoda.

Acknowledgements

We are grateful to all of the team of the Cloup d'Aural and the Quercy research team (Paleoprime, Poitiers; M. Godinot, MNHN, Paris; S. Couette, EPHE, Dijon; Margot Bernardi, EPHE, Dijon; ISEM, Montpellier; Christian Bousquet, Cloup d'Aural) for their work in the field. We thank Christine Bibal for the bibliographic research she has done. We also thank Suzanne Jiquel and Bernard Marandat for their availability and help in obtaining the specimens from Montpellier University's collections. We are also grateful to Sylvie Agret and Laurent Marivaux for kindly welcoming us in their office to take measurements and photos of the material. Finally, we acknowledge the anonymous reviewers for their constructive comments. This work was financially supported by the ANR program DEADENDER (ANR-18-CE02-0003-01) – Principal Investigator M. J. Orliac.

Supplemental material

Supplemental material for this article can be accessed here <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2019.1645754>.

References

- Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. 1997. Biochronologie mammalienne du cénozoïque en Europe et domaines reliés. Pp. 1–818 in J. P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (eds) *Actes Du Congrès BiochroM'97*. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Akhmetiev, M. A. & Beniamovski, V. N. 2009. Paleogene floral assemblages around epicontinental seas and straits in Northern Central Eurasia: proxies for climatic and paleogeographic evolution. *Geologica Acta*, 7(1–2), 297–309.
- Antoine, P. A. 2002. Phylogénie et évolution des Elasmotheriinae (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 188, 1–359.
- Berger, F. E. 1959. Untersuchungen an Schädel und Gebissresten von Cainotheriidae. *Palaeontographica, Abteilung A*, 112, 1–58.
- Berggren, W. A. & Prothero, D. R. 1992. Eocene–Oligocene climatic and biotic evolution: an overview. Pp. 1–28 in

- W. A. Berggren & D. R. Prothero (eds) *Eocene–Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Oxford.
- Berthet, D.** 2003. *Le genre Cainotherium (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction*. Unpublished PhD thesis, Université Lyon 1, 204 pp.
- Blondel, C.** 2001. The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **168**(12), 125–139.
- Blondel, C.** 2005. New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **144**(2), 145–166.
- Boisserie, J. R., Lihoreau, F., Orliac, M. J., Fisher, R. E., Weston, E. M. & Ducrocq, S.** 2010. Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **158**(2), 325–366.
- Boivin, M., Orliac, M. J., Antunes, M. T., Godinot, M., Laurent, Y., Marandat, B., Vidalenc, D. & Tabuce, R.** 2018. New material of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla) from the early Eocene of Southern Europe. *Geobios*, **51**(4), 285–306.
- Bolliger, T.** 2013. Late Oligocene micromammal teeth (MP28/29) from the Lower Freshwater Molasse (USM) of Chrummorge (Lägern, N-Switzerland). *Swiss Journal of Geosciences*, **106**(2), 147–159.
- Bravard, A.** 1844. Considérations sur la distribution des mammifères terrestres fossiles dans le département du Puy-de-Dôme, Thibaud-Landriot Frères.
- Camp, C. L. & Van der Hoof, V. L.** 1940. Bibliography of fossil vertebrates, 1928–1933. *Geological Society of America Special Papers*, **27**, 1–503.
- Cavagnetto, C. & Anadón, P.** 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the middle Eocene–early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **92**(3–4), 281–305.
- Collinson, M. E.** 1992. Vegetational and floristic changes around the Eocene/Oligocene boundary in Western and Central Europe. Pp. 437–450 in W. A. Berggren & D. R. Prothero (eds) *Eocene–Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Oxford.
- Dehm, R.** 1937. Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. *Abteilung B* **9**, 349–369.
- Emry, R. J.** 1978. A new hypertragulid (Mammalia, Ruminantia) from the early Chadronian of Wyoming and Texas. *Journal of Paleontology*, **52**(5), 1004–1014.
- Erfurt, J. & Métais, G.** 2007. Endemic European Paleogene Artiodactyls: Cebochoeridae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Cainotheriidae, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, and Amphimerycidae. Pp. 59–84 in D. R. Prothero & S. E. Foss (eds) *The evolution of artiodactyls*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Escarguel, G., Legendre, S. & Sigé, B.** 2008. Unearthing deep-time biodiversity changes: the Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Comptes Rendus Geoscience*, **340**(9–10), 602–614.
- Filhol, H.** 1877. Recherches sur les phosphorites du Quercy: étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Annales de la société géologique de France*, **8**, 1–340.
- Filhol, H.** 1884. Observations relatives à des mammifères fossiles nouveaux provenant des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bulletin des Sciences physiques et naturelles de Toulouse*, **5**(2), 159–203.
- Geisler, J. H. & Uhen, M. D.** 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(4), 991–996.
- Geisler, J. H. & Uhen, M. D.** 2005. Phylogenetic relationships of extinct cetartiodactyls: results of simultaneous analyses of molecular, morphological, and stratigraphic data. *Journal of Mammalian Evolution*, **12**, 145–160.
- Geisler, J. H., Theodor, J. M., Uhen, M. D. & Foss, S. E.** 2007. Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls. Pp. 19–31 in D. R. Prothero & S. E. Foss (eds) *The evolution of artiodactyls*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Gentry, A. W. & Hooker, J. J.** 1988. The phylogeny of the Artiodactyla. Pp. 235–272 in M. J. Benton (eds) *The phylogeny and classification of the tetrapods: Volume 2, mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- Gervais, P.** 1873. *Mémoire sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale, par M. Paul Gervais*.
- Heissig, K.** 1978. Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, **18**, 237–288.
- Hooker, J. J.** 2007. Bipedal browsing adaptations of the unusual Late Eocene–earliest Oligocene tylopod *Anoplotherium* (Artiodactyla, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **151**(3), 609–659.
- Hooker, J. J. & Russell, D. E.** 2012. Early Palaeogene Louisinidae (Macroscelidea, Mammalia), their relationships and north European diversity. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **164**(4), 856–936.
- Hooker, J. J. & Weidmann, M.** 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland: systematic revision and resolutions of dating problems. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **120**, 1–143.
- Hürzeler, J.** 1936. Osteologie und odontologie der Caenotheriden. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, **58–59**, 1–111.
- Klingener, D.** 1963. Dental evolution of *Zapus*. *Journal of Mammalogy*, **44**(2), 248–260.
- Legendre, S.** 1980. *Etude du gisement de Port-la-Nouvelle; étude des Cainotheriidae d'Escamps*. Unpublished DEA of Paleontology, University of Montpellier, Montpellier.
- Legendre, S.** 1987. Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène: structures et milieux. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **10**(A), 310–312.
- Lihoreau, F., Boisserie, J. R., Manthi, F. K. & Ducrocq, S.** 2015. Hippos stem from the longest sequence of terrestrial cetartiodactyl evolution in Africa. *Nature Communications*, **6**, 6264, doi: 10.1038/ncomms7264
- Linnaeus, C.** 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. *Tomus I. Syst. nat.*, ed. 1–824.
- Major, F.** 1873. Nagerüberreste aus Böhnerzen Süddeutschlands und der Schweiz. *Palaeontographica*, 75–130.

- Matthew, W. D. & Reed, W. H.** 1910. On the skull of *Apternodus* and the skeleton of a new artiodactyl. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **28**(5), 33–42.
- O’Leary, M. A. & Gatesy, J.** 2007. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics*, **23**, 1–46.
- Orliac, M. J., Pierre-Olivier, A. & Ducrocq, S.** 2010. Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relationships within Suoidea. *Zoologica Scripta*, **39**(4), 315–330.
- Owen, R.** 1848. Description of teeth and portions of jaw of two extinct anthracotherioid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovines*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier’s idea of the classification of pachyderms by the number of their toes. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **4**, 103–141.
- Page, R. D. M.** 2001. *Nexus Data Editor*. Version 0.5.0. University of Glasgow, UK.
- Pomel, A.** 1853. *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal de l’Allier*. Baillière, J. J., Paris
- Rincon, A. F., Bloch, J. I., MacFadden, B. J. & Jaramillo, C. A.** 2015. New early Miocene protoceratids (Mammalia, Artiodactyla) from Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**(5), 1–22.
- Romer, A. S.** 1966. *Vertebrate paleontology*. Third Edition. University of Chicago Press, Chicago Illinois, 468 pp.
- Schlosser, M.** 1884. Die Nager des Europäischen Tertiärs: nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche. *Palaeontographica*, **21**, 1–143.
- Schmidt-Kittler, N. & Vianey-Liaud, M.** 1987. Morphometric analysis of the genus *Issiodoromys* (Theridomyidae, Rodentia) of the European Oligocene. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **90**, 281–306.
- Simpson, G. G.** 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **85**, 1–350.
- Skwara, T.** 1986. A new ‘flying squirrel’ (Rodentia: Sciuridae) from the early Miocene of southwestern Saskatchewan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6**(3), 290–294.
- Stehlin, H. G.** 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, **32**, 1–33.
- Stehlin, H. G.** 1908. Die Säugetiere des Schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T. 5. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, **34**, 691–837.
- Stehlin, H. G.** 1910. Remarques sur les faunules de mammifère des couches Eocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, **19**, 488–520.
- Sudre, J.** 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, **2**, 95–156.
- Sudre, J.** 1977. L’évolution du genre *Robiacina* Sudre 1969, et l’origine des Cainotheriidae; implications systématiques. *Geobios*, **10**, 213–231.
- Sudre, J.** 1978. *Les artiodactyles de l’Eocène moyen et supérieur d’Europe occidentale: (systématique et évolution)*. Unpublished PhD thesis, UMontpellier, Institut EPHH, 229 pp.
- Sudre J.** 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. *Palaeontographica*, **236**, 205–256.
- Sudre, J. & Legendre S.** 1992. Ungulates from Paleogene of Western Europe: relationships between their evolution and environmental changes during that period. Pp. 15–25 in G. Janeau, F. Spitz, G. Gonzalez & S. Aulagnier (eds) *Ongulés/Ungulates*. S.F.E.P.M. – I.R.G.M., Paris and Toulouse.
- Swofford, D. L.** 1984. *PAUP-Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Swofford, D. L.** 2002. *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4.0a161. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Theodor, J. M.** 2010. Micro-computed tomographic scanning of the ear region of *Cainotherium*: character analysis and implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(1), 236–243.
- Thewissen, J. G., Cooper, L. N., Clementz, M. T., Bajpai, S. & Tiwari, B. N.** 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*, **450**, 1190–1195.
- Van der Made, J.** 1996. Listriodontinae (Suidae, Mammalia), their evolution, systematics and distribution in time and space. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, **33**(1/4), 3–254.
- Vianey-Liaud, M.** 1974. Les Rongeurs de l’Oligocène inférieur d’Escamps. *Palaeovertebrata*, **6**, 197–241.
- Vianey-Liaud, M.** 1976. Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l’Eocène supérieur à l’Oligocène supérieur en Europe Occidentale. *Palaeovertebrata*, **7**, 1–115.
- Vianey-Liaud, M.** 1979. Evolution des rongeurs à l’Oligocène en Europe Occidentale. *Palaeontographica, Abteilung A*, **166**, 136–236.
- Vianey-Liaud, M.** 1998. La radiation des Theridomyidae (Rodentia) à l’Oligocène inférieur: modalités et implications biochronologiques. *Geologica et Palaeontologica*, **32**, 253–285.
- Vianey-Liaud, M.** 2015. Parallelism in the evolution of dental pattern and systematic implications: the case of *Protechimys major* Schlosser, 1884 (Theridomyinae, Rodentia, Mammalia) and its associated rodents. *Comptes Rendus Palevol*, **14**, 451–470.
- Vianey-Liaud, M. & Ringede, M.** 1993. La radiation des Theridomyidae (Rodentia) hypsodontes à l’Eocène supérieur. *Geobios*, **26**, 455–495.
- Vianey-Liaud, M. & Schmid, B.** 2009. Diversité, datation et paléoenvironnement de la faune de mammifères Oligocène de Cavalé (Quercy, SO France): contribution de l’analyse morphométrique des Theridomyinae (Mammalia, Rodentia). *Geodiversitas*, **31**, 909–941.
- Vianey-Liaud, M., Comte, B. & Lévêque, F.** 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène MP25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn et Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés: Rongeurs. *Palaeontographica, Abteilung A*, **236**, 257–326.
- Webb, S. D. & Taylor, B. E.** 1980. The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **167**, 120–157.

Associate Editor: Adrian Lister

Supplementary data: Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France); phylogenetic relationships and evolution around the Eocene-Oligocene transition (MP19-MP21).

Dataset S1. Characters list

1. **Lower incisors.**
 0. one endocristulid
 1. two endocristulids
2. **Lower canine.** Hooker & Weidmann (2000)
 0. caniniform
 1. incisiform
3. **Diastema between C-P1/.**
 0. absence
 1. presence
4. **Diastema between P1/-P2/.**
 0. absence
 1. presence
5. **Diastema between P/1-P/2.**
 0. absent to reduced
 1. short to long
6. **Diastema between P/2-P/3.**
 0. absent to reduced
 1. short to long
7. **Upper M: styles, crests.** Hooker & Weidmann (2000)
 0. absence
 1. presence
8. **Upper M: parastyle, size.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. very large, superior to other styles
 1. large, like other styles
9. **Upper M: mesostyle.**
 0. absence
 1. presence
10. **Upper M: mesostyle, shape.** Gentry & Hooker (1988)
 0. looped
 1. pinched
11. **Upper M: position of the protocone (A).**
 0. mesial
 1. subcentral
 2. distal
12. **M1/-M2/: hypocone.**
 0. absence
 1. presence
13. **Upper M: paraconule.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. absence
 1. presence

14. **Upper M: paraconule, size.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. small
 1. large
15. **Upper M: preprotocrista and paraconule, junction.**
 0. absence
 1. presence
16. **Upper M: metaconule, size.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. small
 1. large
17. **M3/: position of protocone relative to mesial or distal lingual cusp (bucco-lingual axis).** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
Lingual code when protocone is significantly more lingual than the mesial or distal lingual cusp.
 0. at the same level
 1. protocone more lingual
18. **Upper M: cingulum surrounding the protocone (A).** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. absent to very weak
 1. weak
 2. wide
 3. very wide
19. **Upper M: dilambdodonty.**
 0. absence
 1. presence
20. **Upper M: dilambdodonty, type.** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. strong, with crests weakly oblique and pronounced
 1. very strong, with crests very oblique and pronounced
21. **Upper M: premetacristula.**
 0. absence
 1. presence
22. **Upper M: premetacristula, length.** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. short
 1. long, extend into the central valley
23. **Upper M: premetacristula, shape.** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. continuous
 1. discontinuous
24. **Upper M: postmetacristula and metastyle, junction.**
 0. absence
 1. presence
25. **Upper M: preparacrista, length.**
 0. as long as the postparacrista
 1. shorter than postparacrista
26. **Upper M: postprotocrista.**
 0. absent to reduced
 1. long
27. **Upper M: postprotocrista, direction.**
 0. disto-buccally directed
 1. distally directed
28. **Upper M: postprotocrista, bifurcation.**
 0. absence
 1. presence
29. **Upper M: postparacristula.**
 0. absence
 1. presence

30. **Upper M: postparacristula long and joins preprotocrista in the center of the tooth.** Modified from Erfurt & Métais (2007)
 0. absence
 1. presence
31. **Upper M: shape (A).** Modified from Erfurt & Métais (2007)
 0. triangular
 1. subtriangular
 2. quadrangular
32. **Upper M: elongated bucco-lingually.**
 0. absence
 1. presence
33. **Lower M: metaconulid.**
 0. absence
 1. presence
34. **Lower M: metaconulid, size (A).**
 0. small
 1. medium
 2. large (like other cuspids)
35. **Lower M: metaconulid and metaconid, linked.**
 0. absence
 1. presence
36. **Lower M: metastylid.** Gentry & Hooker (1988)
 0. absence
 1. presence
37. **M/3: hypoconulid in basin-shape.** Hooker & Weidmann (2000)
 0. absence
 1. presence
38. **M/1-M/2: hypoconulid.**
 0. absence
 1. presence
39. **Lower M: entoconid in 'loop-like'.**
In 'loop': postentocristid convex and preentocristid concave distally
 0. absence
 1. presence
40. **Lower M: entoconid and hypoconid, relative position (mesio-distal axis) (A).** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. opposed, to entoconid more mesial
 1. entoconid slightly more distal
 2. entoconid very distal
41. **Lower M: valley between entoconid and metaconid or metaconulid.**
 0. absence
 1. presence
42. **Lower M: paraconid.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. absent to small
 1. large
43. **Lower M: prehypocristid, fused (cusp or crest).**
 0. absence
 1. presence
44. **Lower M: prehypocristid (oblique cristid), junction with (NA).** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. postprotocristid
 1. metaconulid or metastylid
 2. preentocristid

3. postprotocrisid then preentocrisid
45. **Lower M: prehypocrisid.**
 0. straight to convex buccally
 1. concave buccally
46. **Lower M: postprotocrisid and postmetacrisid, fused.**
 0. absence
 1. presence
47. **Lower M: neotrigonid (Centroconulid + Postendocentrocristulid).** Sudre (1977)
 0. absence
 1. presence
48. **M/3: prehypocrisulid, fused (cusp or crest).**
 0. absence
 1. presence
49. **M/3: prehypocrisulid, junction with.**
 0. posthypocrisid
 1. posthypocrisid and postentocrisid
50. **M/3: posthypocrisulid.**
 0. absence
 1. presence
51. **M/3: posthypocrisulid, inclined.**
 0. mesio-buccally
 1. mesio-distally
52. **Lower M: hypolophid.** Gentry & Hooker (1988)
 0. absence
 1. presence
53. **Lower M: straight buccal wall.**
Straight buccal wall: buccal crests are aligned mesio-distally
 0. absence
 1. presence
54. **P4: metacone.** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. absence
 1. presence
55. **P4: paracone et metacone, individualized.** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. absence
 1. presence
56. **P4: paracone and protocone, level.**
 0. at the same level
 1. protocone more mesial
 2. paracone more mesial
57. **P4: postprotocrisid.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. absent to reduced
 1. long
58. **P3/-P4: styles, crests.** Hooker & Weidmann (2000)
 0. absence
 1. presence
59. **P3: metacone.**
 0. absence
 1. presence
60. **P3: metacone and paracone, relative size.** Hooker & Weidmann (2000)
 0. metacone smaller than paracone
 1. metacone and paracone sub-equal

61. **P3/: triangular.**
 0. absence
 1. presence
62. **P3/: mesial lobe, very elongated.**
 0. absence
 1. presence
63. **P3/: protocone, mesio-distal width.** Modified from Hooker & Weidmann (2000)
 0. small
 1. large
64. **P2/: protocone.**
 0. absence
 1. presence
65. **P/3: metaconid (visible groove):** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. absence
 1. presence
66. **P/3: entoconid.**
 0. absence
 1. presence
67. **P/2-P/3: hypoconid.**
 0. absent to small
 1. large
68. **Lower P : postprotoconulid.**
 0. absence
 1. presence
69. **Lower P : postprotoconulid, size.**
 0. very small
 1. small to large
70. **P/1: roots.**
 0. uniradicate
 1. biradicate
71. **P/1: shape.** Modified from Gentry & Hooker (1988)
 0. caniniform
 1. premolariform
72. **P: cingulum/id pronounced.**
 0. absence
 1. presence
73. **Lower P: large premolars with strong main cusp.**
 0. absence
 1. presence

(A) Ordered characters; (NA) Unordered characters

Dataset S2. Taxa/characters matrix from dental material (provided as .nex format)

#NEXUS

[File saved by NDE version 0.5.0, Sun Jan 13 10:07:54 2019]

```

BEGIN TAXA;
  DIMENSIONS NTAX=23;
  TAXLABELS
    'Paroxacron valdense'
    'Paroxacron bergeri'
    'Oxacron courtoisii'
    'Plesiomeryx huerzeleri'
    'Plesiomeryx cadurcensis'
    'Caenomeryx procommunis'
    'Caenomeryx filholi'
    'Cainotherium laticurvatum'
    'Robiacina minuta'
    'Robiacina quercyi'
    'Robiacina lavergnensis'
    'Dacrytherium ovinum'
    'Anoplotherium latipes'
    'Mixtotherium cuspidatum'
    'Parvitrágulus priscus'
    'Lophiomeryx chalaniati'
    'Archaeomeryx optatus'
    'Amphimeryx murinus'
    'Xiphodon castrense'
    'Paratoceras coatesi '
    'Eotylopus reedi'
    'Dichobune leporina'
    'Eurodexis russelli'
    ;
ENDBLOCK;

```

```

BEGIN CHARACTERS;
  DIMENSIONS NCHAR=73;
  FORMAT DATATYPE=STANDARD MISSING=? GAP=- SYMBOLS="0123";
  CHARLABELS
    [1] 'Lower incisors'
    [2] 'Lower canine'
    [3] 'Diastema between C-P1/'
    [4] 'Diastema between P1/-P2/'
    [5] 'Diastema between P/1-P/2'
    [6] 'Diastema between P/2-P/3'
    [7] 'Upper M: styles, crests'
    [8] 'Upper M: parastyle, size'
    [9] 'Upper M: mesostyle'
    [10] 'Upper M: mesostyle, shape'
    [11] 'Upper M: position of the protocone (A)'
    [12] 'M1/-M2/: hypocone'
    [13] 'Upper M: paraconule'
    [14] 'Upper M: paraconule, size'
    [15] 'Upper M: preprotocrista and paraconule, junction'
    [16] 'Upper M: metaconule, size'
    [17] 'M3/: position of protocone relative to mesial or distal lingual cusp (bucco-lingual axis)'
    [18] 'Upper M: cingulum surrounding the protocone (A)'
    [19] 'Upper M: dilambdodonty'
    [20] 'Upper M: dilambdodonty, type'
    [21] 'Upper M: premetacristula'
    [22] 'Upper M: premetacristula, length'
    [23] 'Upper M: premetacristula, shape'
    [24] 'Upper M: postmetacristula and metastyle, junction'
    [25] 'Upper M: preparacrista, length'
    [26] 'Upper M: postprotocrista'
    [27] 'Upper M: postprotocrista, direction'
    [28] 'Upper M: postprotocrista, bifurcation'
    [29] 'Upper M: postparacristula'
    [30] 'Upper M: postparacristula long and joins preprotocrista in the center of the tooth'
    [31] 'Upper M: shape (A)'
    [32] 'Upper M: elongated bucco-lingually'
    [33] 'Lower M: metaconulid'
    [34] 'Lower M: metaconulid, size (A)'

```

- [35] 'Lower M: metaconulid and metaconid, linked'
- [36] 'Lower M: metastylid'
- [37] 'M/3: hypoconulid in basin-shape'
- [38] 'M/1-M/2: hypoconulid'
- [39] 'Lower M: entoconid in "loop-like"'
- [40] 'Lower M: entoconid and hypoconid, relative position (mesio-distal axis) (A)'
- [41] 'Lower M: valley between entoconid and metaconid or metaconulid'
- [42] 'Lower M: paraconid'
- [43] 'Lower M: prehypocristid, fused (cusp or crest)'
- [44] 'Lower M: prehypocristid (oblique cristid), junction with (NA)'
- [45] 'Lower M: prehypocristid'
- [46] 'Lower M: postprotocristid and postmetacristid, fused'
- [47] 'Lower M: neotrigonid (Centroconulid + Postendocentrocristulid)'
- [48] 'M/3: prehypocristulid, fused (cusp or crest)'
- [49] 'M/3: prehypocristulid, junction with'
- [50] 'M/3: posthypocristulid'
- [51] 'M/3: posthypocristulid, inclined'
- [52] 'Lower M: hypolophid'
- [53] 'Lower M: straight buccal wall'
- [54] 'P4/: metacone'
- [55] 'P4/: paracone et metacone, individualized'
- [56] 'P4/: paracone and protocone, level'
- [57] 'P4/: postprotocrista'
- [58] 'P3/-P4/: styles, crests'
- [59] 'P3/: metacone'
- [60] 'P3/: metacone and paracone, relative size'
- [61] 'P3/: triangular'
- [62] 'P3/: mesial lobe, very elongated'
- [63] 'P3/: protocone, mesio-distal width'
- [64] 'P2/: protocone'
- [65] 'P3/: metaconid (visible groove)'
- [66] 'P3/: entoconid'
- [67] 'P/2-P/3: hypoconid'
- [68] 'Lower P : postprotoconulid'
- [69] 'Lower P : postprotoconulid, size'
- [70] 'P/1: roots'
- [71] 'P/1: shape'
- [72] 'P: cingulum/id pronounced'
- [73] 'Lower P: large premolars with strong main cusp'

;

STATELABELS

- 1
 - 'one endocristulid'
 - 'two endocristulids',
- 2
 - caniniform
 - incisiform,
- 3
 - absence
 - presence,
- 4
 - absence
 - presence,
- 5
 - 'absent to reduced'
 - 'short to long',
- 6
 - 'absent to reduced'
 - 'short to long',
- 7
 - absence
 - presence,
- 8
 - 'very large, superior to other styles'
 - 'large, like other styles',
- 9
 - absence

10	presence, looped pinched,
11	mesial subcentral distal,
12	absence presence,
13	absence presence,
14	small large,
15	absence presence,
16	small large,
17	'at the same level' 'protocone more lingual',
18	'absent to very weak' 'weak' wide 'very wide',
19	absence presence,
20	'strong, with crests weakly oblique and pronounced' 'very strong, with crests very oblique and pronounced',
21	absence presence,
22	short 'long, extend into the central valley',
23	continuous discontinuous,
24	absence presence,
25	'as long as the postparacrista' 'shorter than postparacrista',
26	'absent to reduced' long,
27	'disto-buccally directed' 'distally directed',
28	absence presence,
29	absence presence,
30	absence presence,

- 31 triangular
subtriangular
quadrangular,
- 32 absence
presence,
- 33 absence
presence,
- 34 small
medium
'large (like other cuspids)',
- 35 absence
presence,
- 36 absence
presence,
- 37 absence
presence,
- 38 absence
presence,
- 39 absence
presence,
- 40 'opposed, to entoconid more mesial'
'entoconid slightly more distal'
'entoconid very distal',
- 41 absence
presence,
- 42 'absent to small'
large,
- 43 absence
presence,
- 44 postprotocristid
'metaconulid or metastylid'
preentocristid
'postprotocristid then preentocristid',
- 45 'straight to convex buccally'
'concave buccally',
- 46 absence
presence,
- 47 absence
presence,
- 48 absence
presence,
- 49 'posthypocristid '
'posthypocristid and postentocristid',
- 50 absence
presence,
- 51 'mesio-buccally'

52 'mesio-distally',
 absence
 presence,
 53 absence
 presence,
 54 absence
 presence,
 55 absence
 presence,
 56 'at the same level'
 'protocone more mesial'
 'paracone more mesial',
 57 'absent to reduced'
 long,
 58 absence
 presence,
 59 absence
 presence,
 60 'metacone smaller than paracone'
 'metacone and paracone sub-equal',
 61 absence
 presence,
 62 absence
 presence,
 63 small
 large,
 64 absence
 presence,
 65 absence
 presence,
 66 absence
 presence,
 67 'absent to small'
 'large',
 68 absence
 presence,
 69 'very small'
 'small to large',
 70 uniradicated
 biradicated,
 71 caniniform
 premolariform,
 72 absence
 presence,
 73 absence

presence,

```

;
MATRIX
'Paroxacron valdense'      1101010110 2011011111 1001011010 1012000012 1011011110 -001011111
1100000101 100
'Paroxacron bergeri'      ?100000111 2011011111 1001011010 201200???? ?0???????? ?01011111
1100??0??1 100
'Oxacron courtoisii'     1101010110 2010011111 1001011010 1012000012 1011011110 -001011111
1000000101 000
'Plesiomeryx huerzeleri'  1110100111 2010011111 1001011011 2012000012 1011011110 -001001111
1011000110 101
'Plesiomeryx cadurcensis' ?110100111 2010011111 1001011011 2012000012 1011011110 -001001111
1011000110 101
'Caenomeryx procommunis' 1110101111 2011011111 1001011011 2112000012 1011011110 -001001111
1011000110 101
'Caenomeryx filholi'     ??10101111 2011011111 1001011011 2112000012 1011011110 -001001111
1011000110 101
'Cainotherium laticurvatum' 1100001111 2011010111 1001011011 2012000012 0011011110 -001001111
0000000110 111
'Robiacina minuta'       ?1??010011 1010111010 111111000- 1010101111 1011010111 0001000011
100?100100 100
'Robiacina quercyi'      ?100??1011 1010111010 111110-00- 1010101111 1011010111 0001000011
1000??0??? ?00
'Robiacina lavergnensis' ?0????1011 1010111210 100110-00- 1011101111 1010010111 0001011111
101?100??0 ?00
'Dacrytherium ovinum'    0100001011 0011110210 100100-00- 2011101111 1011010111 0001001110
00111010-? 111
'Anoplotherium latipes'  ??00001011 001111?210 100100-00- 201110??11 11110101?? ?001001110
00111010-? ?11
'Mixtotherium cuspidatum' ?000001011 0010110210 110100-00- 200--10110 000-110111 0001100110
10110010-? 101
'Parvitrugulus priscus'  ???10110- 000--1000- 11010100-- 200--00000 0013010101 1011101110 101110?0-0
000
'Lophiomeryx chalaniati' ???101111 000--10310 11010100-- 200--00100 0012010100 -000-01010 01111010-
0 010
'Archaeomeryx optatus'   ?1--101111 000--10310 11010100-- 200--00?00 0012010101 0000-11110 1110?010-
0 000
'Amphimeryx murinus'     ??????0111 0011011211 1001010010 200--00100 000-110110 -00100101?
110????0-? ???
'Xiphodon castrense'     ??????01011 0011010210 1001010010 200--00000 00120100-1 001100101? 000?0100-
? ?10
'Paratoceras coatesi '   ?????101111 000--1120- 10000100-- 200--00000 000-0000-1 0000-01010 00000100-0
011
'Eotylopus reedi'        0111100111 000--1110- 10000101-- 200--00000 000-0000-1 0000-01010 00100100-0
111
'Dichobune leporina'     ?????11010- 011101130- 0--100-00- 200--0?100 1?0-010100 -101121??? ?????000-0
??0
'Eurodaxis russelli'    ??????010- 101010130- 0--101000- 000--00100 010-010101 0000-0000- 100?????-?
???
```

ENDBLOCK;

```

BEGIN ASSUMPTIONS;
  OPTIONS DEFTYPE=UNORD POLYTCOUNT=MINSTEPS;
  TYPESET * default = ORD: 11 18 31 34 40;
ENDBLOCK;
```

Dataset S3. Apomorphy lists

Branch	Character	Steps	CI	Change
--------	-----------	-------	----	--------

node_36 --> node_37	7 (Upper M: styles, crests)	1 0.167 0 - -> 1
	9 (Upper M: mesostyle)	1 0.500 0 ==> 1
	18 (Upper M: cingulum surrounding the protoco)	1 0.375 3 ==> 2
	19 (Upper M: dilambdodonty)	1 0.333 0 ==> 1
	21 (Upper M: premetacristula)	1 1.000 0 ==> 1
	49 (M/3: prehypocristulid, junction with)	1 0.500 0 - -> 1
	59 (P3/: metacone)	1 1.000 0 - -> 1
node_37 --> node_38	15 (Upper M: preprotocrista and paraconule, j)	1 0.333 0 - -> 1
	17 (M3/: position of protocone relative to me)	1 0.250 1 ==> 0
	22 (Upper M: premetacristula, length)	1 0.333 0 - -> 1
	43 (Lower M: prehypocristid, fused (cusp or c)	1 0.333 0 - -> 1
	58 (P3/-P4/: styles, crests)	1 0.333 0 ==> 1
	63 (P3/: protocone, mesio-distal width)	1 0.200 0 ==> 1
	64 (P2/: protocone)	1 0.250 0 - -> 1
	65 (P3/: metaconid (visible groove))	1 0.333 0 - -> 1
	67 (P/2-P/3: hypoconid)	1 0.500 0 ==> 1
node_38 --> node_39	5 (Diastema between P/1-P/2)	1 0.500 1 ==> 0
	8 (Upper M: parastyle, size)	1 0.333 1 ==> 0
	26 (Upper M: postprotocrista)	1 0.250 1 ==> 0
	39 (Lower M: entoconid in ?loop-like?)	1 1.000 0 ==> 1
	44 (Lower M: prehypocristid (oblique cristid))	1 1.000 2 - -> 1
	71 (P/1: shape)	1 0.333 0 - -> 1
	73 (Lower P: large premolars with strong mai)	1 0.250 0 - -> 1
node_39 --> node_40	22 (Upper M: premetacristula, length)	1 0.333 1 - -> 0
	33 (Lower M: metaconulid)	1 1.000 0 ==>
1		
	37 (M/3: hypoconulid in basin-shape)	1 0.500 0 - -> 1
	40 (Lower M: entoconid and hypoconid, relativ)	1 1.000 0 ==> 1
	41 (Lower M: valley between entoconid and met)	1 0.333 0 ==> 1
	55 (P4/: paracone et metacone, individualized)	1 0.500 1 ==> 0
node_40 --> node_41	1 (Lower incisors)	1 1.000 0 - -> 1
	11 (Upper M: position of the protocone (A))	1 0.667 0 ==> 1
	17 (M3/: position of protocone relative to me)	1 0.250 0 ==> 1
	18 (Upper M: cingulum surrounding the protoco)	1 0.375 2 - -> 1
	60 (P3/: metacone and paracone, relative size)	1 1.000 0 ==> 1
	63 (P3/: protocone, mesio-distal width)	1 0.200 1 - -> 0
	64 (P2/: protocone)	1 0.250 1 ==> 0

	67 (P/2-P/3: hypoconid)	1 0.500 1 ==> 0
	68 (Lower P : postprotoconulid)	1 1.000 0 ==> 1
	73 (Lower P: large premolars with strong mai)	1 0.250 1 - -> 0
node_41 --> node_42	8 (Upper M: parastyle, size)	1 0.333 0 ==> 1
	11 (Upper M: position of the protocone (A))	1 0.667 1 ==> 2
	15 (Upper M: preprotocrista and paraconule, j)	1 0.333 1 ==> 0
	20 (Upper M: dilambdodonty, type)	1 0.500 0 ==> 1
	26 (Upper M: postprotocrista)	1 0.250 0 ==> 1
	27 (Upper M: postprotocrista, direction)	1 1.000 0 ==> 1
	29 (Upper M: postparacristula)	1 0.500 0 ==> 1
	34 (Lower M: metaconulid, size (A))	1 1.000 1 ==> 2
	35 (Lower M: metaconulid and metaconid, linked)	1 1.000 1 ==> 0
	37 (M/3: hypoconulid in basin-shape)	1 0.500 1 - -> 0
	38 (M/1-M/2: hypoconulid)	1 0.333 1 ==> 0
	40 (Lower M: entoconid and hypoconid, relativ)	1 1.000 1 ==> 2
	47 (Lower M: neotrigonid (Centroconulid + Pos)	1 1.000 0 ==> 1
	50 (M/3: posthypocristulid)	1 0.250 1 ==> 0
	65 (P/3: metaconid (visible groove))	1 0.333 1 - -> 0
node_42 --> node_43	7 (Upper M: styles, crests)	1 0.167 1 ==> 0
	56 (P4/: paracone and protocone, level)	1 0.500 0 ==> 1
	62 (P3/: mesial lobe, very elongated)	1 0.250 0 - -> 1
	70 (P/1: roots)	1 1.000 0 ==> 1
node_43 --> node_44	4 (Diastema between P1/-P2/)	1 0.500 0 ==> 1
	6 (Diastema between P/2-P/3)	1 0.333 0 ==> 1
	10 (Upper M: mesostyle, shape)	1 1.000 1 ==> 0
	31 (Upper M: shape (A))	1 0.500 2 ==> 1
node_44 --> O. courtoisii	14 (Upper M: paraconule, size)	1 0.200 1 ==> 0
	62 (P3/: mesial lobe, very elongated)	1 0.250 1 - -> 0
	71 (P/1: shape)	1 0.333 1 ==> 0
node_42 --> node_27	30 (Upper M: postparacristula long and joins)	1 1.000 0 ==> 1
	69 (Lower P : postprotoconulid, size)	1 1.000 0 ==> 1
	73 (Lower P: large premolars with strong mai)	1 0.250 0 - -> 1
node_27 --> node_26	3 (Diastema between C-P1/)	1 0.500 0 ==> 1
	5 (Diastema between P/1-P/2)	1 0.500 0 ==> 1
	63 (P3/: protocone, mesio-distal width)	1 0.200 0 - -> 1
	64 (P2/: protocone)	1 0.250 0 ==> 1

node_26 --> node_24	7 (Upper M: styles, crests)	1 0.167 1 ==> 0
	14 (Upper M: paraconule, size)	1 0.200 1 ==> 0
node_26 --> node_25	32 (Upper M: elongated bucco-lingually)	1 1.000 0 ==> 1
node_27 --> Cai. laticurvatum	17 (M3/: position of protocone relative to me)	1 0.250 1 ==> 0
	41 (Lower M: valley between entoconid and met)	1 0.333 1 ==> 0
	61 (P3/: triangular)	1 0.250 1 ==> 0
	72 (P: cingulum/id pronounced)	1 0.250 0 ==> 1
node_41 --> node_29	6 (Diastema between P/2-P/3)	1 0.333 0 --> 1
	14 (Upper M: paraconule, size)	1 0.200 1 ==> 0
	25 (Upper M: preparacrista, length)	1 1.000 0 ==> 1
	31 (Upper M: shape (A))	1 0.500 2 ==> 1
node_29 --> node_28	18 (Upper M: cingulum surrounding the protoco)	1 0.375 1 ==> 0
	22 (Upper M: premetacristula, length)	1 0.333 0 ==> 1
	23 (Upper M: premetacristula, shape)	1 1.000 0 ==> 1
	34 (Lower M: metaconulid, size (A))	1 1.000 1 ==> 0
	57 (P4/: postprotocrista)	1 0.333 1 ==> 0
	58 (P3/-P4/: styles, crests)	1 0.333 1 ==> 0
node_28 --> R. minuta	7 (Upper M: styles, crests)	1 0.167 1 ==> 0
	26 (Upper M: postprotocrista)	1 0.250 0 ==> 1
node_29 --> R. lavergnensis	2 (Lower canine)	1 0.500 1 ==> 0
	18 (Upper M: cingulum surrounding the protoco)	1 0.375 1 --> 2
	44 (Lower M: prehypocristid (oblique cristid))	1 1.000 1 ==> 0
	56 (P4/: paracone and protocone, level)	1 0.500 0 ==> 1
	63 (P3/: protocone, mesio-distal width)	1 0.200 0 --> 1
node_40 --> node_30	61 (P3/: triangular)	1 0.250 1 ==> 0
	72 (P: cingulum/id pronounced)	1 0.250 0 ==> 1
node_30 --> A. latipes	42 (Lower M: paraconid)	1 0.500 0 ==> 1
node_39 --> M. cuspidatum	2 (Lower canine)	1 0.500 1 ==> 0
	14 (Upper M: paraconule, size)	1 0.200 1 ==> 0
	36 (Lower M: metastylid)	1 1.000 0 ==> 1
	43 (Lower M: prehypocristid, fused (cusp or c)	1 0.333 1 --> 0
	45 (Lower M: prehypocristid)	1 0.500 0 ==> 1
	57 (P4/: postprotocrista)	1 0.333 1 ==> 0
	65 (P3/: metaconid (visible groove))	1 0.333 1 --> 0
node_38 --> node_32	13 (Upper M: paraconule)	1 0.500 1 ==> 0
	49 (M/3: prehypocristulid, junction with)	1 0.500 1 --> 0

node_32 --> P. priscus	9 (Upper M: mesostyle)	1 0.500 1 ==> 0
	18 (Upper M: cingulum surrounding the protocone)	2 0.375 2 ==> 0
	19 (Upper M: dilambdodonty)	1 0.333 1 ==> 0
	38 (M/1-M/2: hypoconulid)	1 0.333 1 ==> 0
	44 (Lower M: prehypocristid (oblique cristid))	1 1.000 2 ==> 3
	51 (M/3: posthypocristulid, inclined)	1 1.000 0 ==> 1
node_32 --> node_31	53 (Lower M: straight buccal wall)	1 0.500 0 ==> 1
	18 (Upper M: cingulum surrounding the protocone)	1 0.375 2 ==> 3
	54 (P4/: metacone)	1 0.333 1 ==> 0
node_31 --> L. chalaniati	62 (P3/: mesial lobe, very elongated)	1 0.250 0 ==> 1
	50 (M/3: posthypocristulid)	1 0.250 1 ==> 0
	58 (P3/-P4/: styles, crests)	1 0.333 1 ==> 0
	61 (P3/: triangular)	1 0.250 1 ==> 0
node_31 --> Arc. optatus	72 (P: cingulum/id pronounced)	1 0.250 0 ==> 1
	56 (P4/: paracone and protocone, level)	1 0.500 0 ==> 1
	64 (P2/: protocone)	1 0.250 1 ==> 0
node_37 --> node_35	3 (Diastema between C-P1/)	1 0.500 0 --> 1
	4 (Diastema between P1/-P2/)	1 0.500 0 --> 1
	29 (Upper M: postparacristula)	1 0.500 0 ==> 1
	55 (P4/: paracone et metacone, individualized)	1 0.500 1 ==> 0
	66 (P3/: entoconid)	1 1.000 0 --> 1
	72 (P: cingulum/id pronounced)	1 0.250 0 --> 1
node_35 --> Amp. murinus	7 (Upper M: styles, crests)	1 0.167 1 --> 0
	20 (Upper M: dilambdodonty, type)	1 0.500 0 ==> 1
	45 (Lower M: prehypocristid)	1 0.500 0 ==> 1
	50 (M/3: posthypocristulid)	1 0.250 1 ==> 0
	62 (P3/: mesial lobe, very elongated)	1 0.250 0 ==> 1
node_35 --> node_34	38 (M/1-M/2: hypoconulid)	1 0.333 1 ==> 0
	48 (M/3: prehypocristulid, fused (cusp or cre))	1 1.000 1 ==> 0
	61 (P3/: triangular)	1 0.250 1 ==> 0
node_34 --> X. castrense	8 (Upper M: parastyle, size)	1 0.333 1 ==> 0
	17 (M3/: position of protocone relative to me)	1 0.250 1 ==> 0
	43 (Lower M: prehypocristid, fused (cusp or c))	1 0.333 0 ==> 1
	53 (Lower M: straight buccal wall)	1 0.500 0 ==> 1
node_34 --> node_33	13 (Upper M: paraconule)	1 0.500 1 ==> 0
	19 (Upper M: dilambdodonty)	1 0.333 1 ==> 0

	24 (Upper M: postmetacristula and metastyle,)	1	1.000	1 ==> 0
	46 (Lower M: postprotocristid and postmetacri)	1	1.000	1 ==> 0
	54 (P4/: metacone)	1	0.333	1 ==> 0
	73 (Lower P: large premolars with strong mai)	1	0.250	0 ==> 1
node_33 --> E. reedi	7 (Upper M: styles, crests)	1	0.167	1 - -> 0
	18 (Upper M: cingulum surrounding the protoco)	1	0.375	2 ==> 1
	28 (Upper M: postprotocrista, bifurcation)	1	1.000	0 ==> 1
	63 (P3/: protocone, mesio-distal width)	1	0.200	0 ==> 1
	71 (P/1: shape)	1	0.333	0 - -> 1
node_36 --> D. leporina	6 (Diastema between P/2-P/3)	1	0.333	0 - -> 1
	12 (M1/-M2/: hypocone)	1	1.000	0 ==> 1
	26 (Upper M: postprotocrista)	1	0.250	1 ==> 0
	41 (Lower M: valley between entoconid and met)	1	0.333	0 ==> 1
	50 (M/3: posthypocristulid)	1	0.250	1 ==> 0
	52 (Lower M: hypolophid)	1	1.000	0 ==> 1
	56 (P4/: paracone and protocone, level)	1	0.500	0 ==> 2
node_36 --> E. russelli	11 (Upper M: position of the protocone (A))	1	0.667	0 ==> 1
	14 (Upper M: paraconule, size)	1	0.200	1 ==> 0
	15 (Upper M: preprotocrista and paraconule, j)	1	0.333	0 - -> 1
	16 (Upper M: metaconule, size)	1	1.000	1 ==> 0
	31 (Upper M: shape (A))	2	0.500	2 ==> 0
	42 (Lower M: paraconid)	1	0.500	0 - -> 1
	54 (P4/: metacone)	1	0.333	1 ==> 0
	57 (P4/: postprotocrista)	1	0.333	1 ==> 0

Table S1. Measurements and statistical data of the permanent lower teeth of *Paroxacron valdense* of DAM1. N, number of specimens; L/lp/la/h/L3 and l3, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ, standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/Lp/la/h	LV	M ± SE	Σ	V
I/1	15	L	1.01-1.28	1.17 ± 0.02	0.08	6.93
		lp	0.70-0.95	0.82 ± 0.05	0.19	6.91
		h	1.43-2.07	1.84 ± 0.04	0.17	9.01
I/2-3	15	L	0.97-1.24	1.12 ± 0.02	0.07	6.54
		lp	0.72-0.90	0.81 ± 0.02	0.06	7.40

Lower canine	15	h	1.73-2.00	1.84 ± 0.02	0.08	4.17
		L	1.26-1.98	1.46 ± 0.04	0.16	11.1
		lp	0.79-0.97	0.87 ± 0.01	0.04	5.08
P/1	15	h	1.76-2.13	1.91 ± 0.03	0.11	5.96
		L	2.35-3.17	2.83 ± 0.07	0.26	9.34
		lp	0.86-1.10	0.97 ± 0.02	0.08	7.90
P/2	10	la	0.76-0.96	0.87 ± 0.02	0.06	7.01
		h	1.43-1.83	1.63 ± 0.03	0.12	7.09
		L	3.10-3.58	3.32 ± 0.05	0.17	5.16
P/3	17	lp	1.02-1.18	1.08 ± 0.01	0.04	4.00
		la	0.86-0.95	0.91 ± 0.01	0.04	4.23
		h	1.45-1.97	1.69 ± 0.05	0.16	9.29
P/4	18	L	3.48-4.05	3.76 ± 0.04	0.16	4.24
		lp	1.38-1.71	1.56 ± 0.02	0.10	6.50
		la	1.05-1.29	1.16 ± 0.02	0.07	5.69
M/1	17	h	1.41-2.06	1.82 ± 0.04	0.18	9.80
		L	2.92-3.42	3.14 ± 0.03	0.14	4.51
		lp	1.83-2.50	2.12 ± 0.04	0.18	8.42
M/2	15	la	1.44-1.79	1.62 ± 0.03	0.11	6.64
		h	1.34-2.35	1.79 ± 0.07	0.29	16.20
		L	2.96-3.40	3.15 ± 0.03	0.12	3.92
M/3	15	lp	2.33-2.81	2.58 ± 0.03	0.14	5.53
		la	2.12-2.73	2.37 ± 0.04	0.15	6.50
		h	1.33-2.15	1.73 ± 0.05	0.22	12.49
M/1-M/3	14	L	3.19-3.51	3.34 ± 0.02	0.09	2.82
		lp	2.54-3.01	2.72 ± 0.04	0.14	5.18
		la	2.39-3.01	2.60 ± 0.04	0.17	6.68
P/3-P/4	19	h	1.48-2.38	1.99 ± 0.07	0.26	13.01
		L	4.35-4.77	4.51 ± 0.03	0.12	2.69
		lp	2.25-2.63	2.42 ± 0.03	0.12	5.06
P/2-P/4	10	la	2.17-2.67	2.39 ± 0.04	0.16	6.56
		h	1.73-2.50	2.18 ± 0.06	0.24	11.16
		L3	1.02-1.43	1.22 ± 0.03	0.12	9.45
P/1-P/4	2	I3	1.05-1.52	1.23 ± 0.03	0.12	9.87
		L	10.62-11.39	10.97 ± 0.07	0.26	2.36
		L	6.26-7.29	6.82 ± 0.06	0.26	3.80
Dia P/2-P/3	16	L	10.32-11.61	11.06 ± 0.13	0.40	3.59
		L	13.39-13.44	13.41		
		L	0.45-1.58	1.11 ± 0.08	0.33	30.00
Dia P/1-P/2	8	L	0.05-0.85	0.49 ± 0.06	0.21	42.81

Table S2. Measurements and statistical data of the permanent upper teeth of *Paroxacron valdense* of DAM1. N, number of specimens; L/lp/la/h, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ, standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
--	---	-----------	----	--------	---	---

I1/	10	L	1.73-2.03	1.92 ± 0.03	0.11	5.56
		lp	0.80-0.93	0.87 ± 0.01	0.04	4.97
		h	1.55-1.93	1.72 ± 0.05	0.15	8.53
I2/	15	L	1.53-1.90	1.74 ± 0.03	0.1	5.73
		lp	0.70-0.95	0.81 ± 0.02	0.07	8.71
		h	1.63-2.14	1.88 ± 0.03	0.13	6.86
I3/	15	L	1.45-1.75	1.56 ± 0.02	0.09	5.83
		lp	0.65-0.94	0.78 ± 0.02	0.07	8.65
		h	1.49-1.94	1.77 ± 0.04	0.14	8.21
Upper canine	15	L	1.56-2.00	1.75 ± 0.03	0.13	7.31
		lp	0.90-1.12	1.02 ± 0.02	0.06	6.23
		h	1.99-2.23	2.08 ± 0.02	0.07	3.56
P1/	16	L	2.67-3.54	3.08 ± 0.06	0.23	7.59
		lp	0.82-1.05	0.94 ± 0.01	0.07	5.98
		la	0.87-1.05	0.96 ± 0.01	0.05	5.26
		h	1.49-1.96	1.76 ± 0.03	0.13	7.56
P2/	11	L	3.46-4.15	3.75 ± 0.06	0.21	5.67
		lp	1.15-1.73	1.34 ± 0.05	0.18	13.2
		la	1.04-1.20	1.11 ± 0.02	0.06	5.49
		h	1.49-1.87	1.72 ± 0.04	0.14	8.03
P3/	12	L	3.21-3.86	3.53 ± 0.06	0.22	6.31
		lp	2.55-3.18	2.83 ± 0.05	0.17	6.17
		la	1.39-1.86	1.68 ± 0.04	0.14	8.09
		h	1.39-2.18	1.85 ± 0.07	0.23	12.2
P4/	17	L	2.39-2.78	2.55 ± 0.03	0.12	4.64
		lp	3.07-3.66	3.42 ± 0.04	0.15	4.46
		h	1.65-2.58	2.03 ± 0.06	0.24	11.92
M1/	15	L	2.94-3.46	3.24 ± 0.04	0.15	4.54
		lp	3.71-4.33	3.99 ± 0.05	0.20	4.92
		la	3.26-3.75	3.52 ± 0.04	0.14	4.11
		h	1.40-1.90	1.58 ± 0.03	0.13	8.53
M2/	15	L	3.34-3.74	3.55 ± 0.03	0.12	3.35
		lp	4.13-4.71	4.37 ± 0.04	0.16	3.60
		la	3.81-4.36	4.07 ± 0.05	0.18	4.40
		h	1.62-2.09	1.81 ± 0.04	0.16	8.78
M3/	13	L	3.13-3.65	3.37 ± 0.04	0.15	4.55
		lp	3.92-4.53	4.13 ± 0.04	0.16	3.76
		la	3.79-4.16	3.97 ± 0.03	0.12	3.05
		h	1.59-1.97	1.79 ± 0.04	0.13	7.14
M1/-M3/	13	L	9.08-10.57	9.89 ± 0.1	0.36	3.64
P3/-P4/	13	L	5.38-6.51	5.95 ± 0.09	0.33	5.48
P2/-P4/	10	L	8.95-10.44	9.62 ± 0.16	0.51	5.33
P1/-P4/	1	L		13.229		
Dia P1/-P2/	10	L	0-1.46	0.94 ± 0.13	0.41	43.17

Table S3. Measurements and statistical data of the deciduous upper and lower teeth of *Paroxacron valdense* of DAM1. N, number of specimens; L/lp/la/h and lam, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
DP1-2/	5	L	3.56-3.80	3.66 ± 0.04	0.09	2.38
		lp	1.13-1.55	1.26 ± 0.08	0.17	13.61
		la	0.80-1.00	0.90 ± 0.04	0.08	8.90
		h	1.20-1.44	1.29 ± 0.04	0.09	6.90
DP3/	15	L	3.24-3.71	3.54 ± 0.04	0.15	4.16
		lp	2.14-2.73	2.49 ± 0.04	0.17	6.70
		la	1.23-1.54	1.40 ± 0.03	0.10	6.90
		h	1.10-1.43	1.28 ± 0.03	0.10	7.74
DP4/	15	L	2.87-3.14	3.02 ± 0.02	0.08	2.74
		lp	3.10-3.85	3.40 ± 0.05	0.20	5.84
		la	2.91-3.29	3.03 ± 0.03	0.13	4.22
		h	1.10-1.79	1.51 ± 0.05	0.18	11.77
DP/1	7	L	2.92-3.28	3.10 ± 0.05	0.13	4.33
		lp	0.78-0.94	0.87 ± 0.02	0.06	6.77
		la	0.71-0.94	0.84 ± 0.03	0.08	9.45
		h	1.07-1.35	1.24 ± 0.04	0.10	7.81
DP/2-3	9	L	3.11-3.87	3.66 ± 0.08	0.24	6.52
		lp	1.22-1.70	1.47 ± 0.05	0.14	9.17
		la	0.92-1.21	1.06 ± 0.03	0.10	9.61
		h	1.40-1.95	1.68 ± 0.07	0.20	11.88
DP/4	15	L	3.61-4.05	3.80 ± 0.03	0.12	3.19
		lp	1.90-2.22	2.08 ± 0.03	0.11	5.35
		la	1.57-1.76	1.62 ± 0.01	0.05	2.90
		h	1.42-2.15	1.73 ± 0.05	0.21	12.08
		lam	1.55-1.76	1.66 ± 0.02	0.07	4.50

Table S4. Measurements and statistical data of the upper teeth of *Paroxacron* sp. of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ, standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P1/	1	L		2.73		
		lp		1.17		
		la		1.01		
		h		1.56		
P4/	1	L		2.25		
		lp		2.85		
		h		1.93		
M1/	3	L	2.59-2.71	2.64 ± 0.04	0.06	2.42
		lp	3.47-3.70	3.61 ± 0.07	0.13	3.50
		la	3.05-3.58	3.39 ± 0.17	0.29	8.69
		h	1.08-1.36	1.23 ± 0.08	0.14	11.50
M2/	2	L	2.94-3.04	2.99 ± 0.05	0.07	2.48
		lp	3.94-3.95	3.94 ± 0.01	0.01	0.20
		la	3.26-3.67	3.46 ± 0.20	0.29	8.35

M3/	3	h	1.62-1.68	1.65 ± 0.03	0.04	2.53
		L	2.88-3.09	3.00 ± 0.06	0.10	3.44
		lp	3.58-3.92	3.76 ± 0.10	0.17	4.59
		la	3.49-3.61	3.53 ± 0.04	0.07	1.96
		h	1.30-1.75	1.52 ± 0.13	0.23	15.08

Table S5. Measurements and statistical data of the lower teeth of *Paroxacron* sp. of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h/L3/l3 and lam, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/Lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P/1	1	L		2.53		
		lp		1.00		
		la		0.79		
		h		1.54		
P/2	1	L		3.02		
		lp		1.15		
		la		1.00		
		h		1.39		
DP/4	2	L	3.16-3.25	3.21 ± 0.05	0.07	2.14
		lp	1.81-1.92	1.87 ± 0.05	0.08	4.13
		la	1.40-1.67	1.53 ± 0.13	0.19	12.26
		h	1.13-1.32	1.23 ± 0.09	0.13	10.74
		lam	1.41-1.65	1.53 ± 0.12	0.17	11.09
M/1	2	L	2.55-2.94	2.75 ± 0.20	0.28	10.06
		lp	1.86-2.09	1.98 ± 0.11	0.16	8.09
		la	1.71-1.95	1.83 ± 0.12	0.17	9.23
		h	1.03-1.37	1.20 ± 0.17	0.24	19.85
M/2	4	L	2.87-3.18	2.97 ± 0.07	0.14	4.83
		lp	2.01-2.25	2.17 ± 0.05	0.11	4.91
		la	1.88-2.11	1.99 ± 0.05	0.09	4.61
		h	1.36-1.92	1.68 ± 0.01	0.23	13.93
M/3	1	L		3.89		
		lp		2.04		
		la		1.96		
		h		2.22		
		L3		1.04		
		l3		1.34		

Table S6. Measurements and statistical data of the upper teeth of *Paroxacron bergeri* of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P1/	1	L		3.04		
		lp		1.25		
		la		1.33		
		h		1.06		
P2/	1	L		4.22		
		lp		1.63		
		la		1.52		
		h		2.48		
P3/	1	L		3.79		
		lp		2.84		
		la		2.01		
		h		2.08		
P4/	1	L		3.09		
		lp		3.98		
		h		2.36		
M1/	2	L	4.08-4.48	4.28 ± 0.20	0.28	6.64
		lp	4.85-5.11	4.98 ± 0.13	0.18	3.66
		la	4.55-4.81	4.68 ± 0.13	0.19	4.05
		h	1.68-2.45	2.07 ± 0.38	0.54	26.27
M2/	3	L	4.70-5.05	4.83 ± 0.11	0.19	4.00
		lp	5.14-5.69	5.50 ± 0.18	0.31	5.70
		la	4.67-5.44	5.13 ± 0.24	0.41	7.96
		h	2.25-2.78	2.59 ± 0.17	0.30	11.47
M3/	13	L	4.52-4.61	4.56 ± 0.03	0.05	1.06
		lp	5.06-5.63	5.40 ± 0.17	0.30	5.54
		la	4.98-5.32	5.17 ± 0.10	0.17	3.34
		h	1.95-2.75	2.38 ± 0.24	0.41	17.23

Table S7. Measurements and statistical data of the upper teeth of *Plesiomeryx cadurcensis* of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ, standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P1/	1	L		3.05		
		lp		1.28		
		la		1.07		
		h		1.25		
P2/	2	L	3.42-3.48	3.45 ± 0.03	0.04	1.15
		lp	1.48-1.69	1.59 ± 0.11	0.15	9.55
		la	1.26-1.33	1.29 ± 0.04	0.05	3.84
		h	1.52-1.69	1.60 ± 0.08	0.11	7.10
P3/	1	L		3.44		
		lp		2.94		
		la		1.81		
		h		1.54		
P4/	1	L		2.50		
		lp		3.25		

		h		1.44		
DP4/	2	L	3.01-3.07	3.04 ± 0.03	0.04	1.37
		lp	3.62-3.91	3.77 ± 0.15	0.21	5.51
		la	3.08-3.58	3.33 ± 0.25	0.35	10.64
		h	1.20-1.24	1.22 ± 0.02	0.03	2.66
M1/	3	L	3.08-3.34	3.22 ± 0.08	0.13	4.07
		lp	4.15-4.28	4.22 ± 0.04	0.06	1.50
		la	3.57-3.90	3.76 ± 0.10	0.17	4.62
		h	1.40-1.90	1.72 ± 0.10	0.17	9.89
M2/	5	L	3.51-3.78	3.61 ± 0.05	0.10	2.84
		lp	4.50-4.85	4.65 ± 0.06	0.14	3.04
		la	3.83-4.32	4.07 ± 0.10	0.22	5.52
		h	1.75-2.01	1.86 ± 0.05	0.10	5.49
M3/	3	L	3.14-3.69	3.45 ± 0.17	0.31	8.78
		lp	4.17-4.60	4.45 ± 0.14	0.25	5.57
		la	3.86-4.12	4.01 ± 0.08	0.14	3.50
		h	1.74-2.00	1.84 ± 0.08	0.14	7.62

Table S8. Measurements and statistical data of the lower teeth of *Plesiomeryx cadurcensis* of DAM3.

N, number of specimens; L/lp/la/h/L3 and l3, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/Lp/la/h	LV	M ± SE	Σ	V
P/2	3	L	2.52-2.81	2.70 ± 0.09	0.16	5.80
		lp	1.07-1.29	1.16 ± 0.07	0.11	9.75
		la	0.93-1.03	0.97 ± 0.03	0.05	5.57
		h	1.46-1.77	1.61 ± 0.09	0.16	9.66
P/3	7	L	2.89-3.27	3.03 ± 0.05	0.14	4.50
		lp	1.35-1.61	1.49 ± 0.04	0.11	7.22
		la	1.00-1.35	1.21 ± 0.04	0.11	9.50
		h	1.60-2.13	1.79 ± 0.08	0.20	11.35
P/4	5	L	2.99-3.51	3.16 ± 0.09	0.20	6.46
		lp	1.85-2.03	1.96 ± 0.04	0.08	4.09
		la	1.51-1.76	1.60 ± 0.04	0.10	6.04
		h	1.50-2.58	1.88 ± 0.19	0.42	22.38
M/1	6	L	3.05-3.20	3.09 ± 0.02	0.06	1.85
		lp	2.24-2.57	2.37 ± 0.05	0.13	5.67
		la	1.89-2.41	2.13 ± 0.08	0.19	9.01
		h	1.40-2.08	1.79 ± 0.12	0.30	17.01
M/2	5	L	3.25-3.67	3.42 ± 0.08	0.17	5.08
		lp	2.47-2.89	2.64 ± 0.08	0.18	6.69
		la	2.14-2.59	2.42 ± 0.08	0.17	7.17
		h	1.79-2.29	1.98 ± 0.09	0.19	9.73
M/3	3	L	4.18-4.39	4.30 ± 0.06	0.11	2.52
		lp	2.14-2.28	2.21 ± 0.04	0.07	3.31
		la	2.13-2.25	2.19 ± 0.04	0.06	2.84
		h	1.89-2.29	2.14 ± 0.13	0.22	10.32

		L3	1.12-1.16	1.14 ± 0.01	0.02	2.05
		l3	1.26-1.65	1.44 ± 0.11	0.20	13.70
P/3-P/4	1	L		5.97		

Table S9. Measurements and statistical data of the upper teeth of *Plesiomeryx huerzeleri* of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P1/	1	L		3.23		
		lp		1.23		
		la		1.36		
		h		1.81		
P2/	2	L	4.24-4.46	4.35 ± 0.11	0.16	3.64
		lp	2.00-2.08	2.04 ± 0.04	0.06	2.85
		la	1.62-1.86	1.74 ± 0.12	0.17	9.60
		h	2.08-2.87	2.47 ± 0.39	0.55	22.42
P3/	1	L		4.08		
		lp		3.52		
		la		2.04		
		h		1.39		
P4/	1	L		3.25		
		lp		4.37		
		h		1.46		
M1/	9	L	3.75-4.06	3.92 ± 0.03	0.08	2.16
		lp	4.68-5.29	5.00 ± 0.07	0.20	4.00
		la	4.11-4.80	4.48 ± 0.07	0.22	4.99
		h	1.36-2.26	1.85 ± 0.09	0.27	14.75
M2/	6	L	3.95-4.49	4.23 ± 0.10	0.25	5.88
		lp	5.17-5.79	5.46 ± 0.10	0.24	4.39
		la	4.49-5.33	4.92 ± 0.12	0.30	6.01
		h	1.58-2.97	2.08 ± 0.21	0.52	24.87
M3/	13	L	4.15-4.25	4.20 ± 0.03	0.05	1.24
		lp	5.00-5.25	5.12 ± 0.07	0.13	2.48
		la	4.14-4.95	4.56 ± 0.24	0.41	8.95
		h	1.55-2.25	2.00 ± 0.22	0.39	19.46
P3/-P4/	1	L		7.14		

Table S10. Measurements and statistical data of the lower teeth of *Plesiomeryx huerzeleri* of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h/L3/l3 and lam, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/Lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P/1	1	L		2.77		
		lp		1.37		
		la		1.25		
		h		1.65		
P/2	1	L		3.41		
		lp		1.50		
		la		1.39		
		h		1.85		
P/3	9	L	3.51-4.17	3.84 ± 0.07	0.20	5.18
		lp	1.61-2.01	1.81 ± 0.05	0.14	7.61
		la	1.40-1.64	1.52 ± 0.03	0.09	6.18
		h	2.05-2.59	2.37 ± 0.06	0.17	7.06
DP/3	3	L	3.83-4.08	3.92 ± 0.08	0.14	3.53
		lp	1.77-1.91	1.85 ± 0.04	0.07	3.78
		la	1.45-1.66	1.53 ± 0.07	0.11	7.47
		h	1.29-2.01	1.66 ± 0.21	0.36	21.72
P/4	1	L		4.00		
		lp		2.34		
		la		2.12		
		h		2.31		
DP/4	1	L		4.92		
		lp		2.76		
		la		2.33		
		h		1.75		
M/1	4	lam		2.35		
		L	3.70-4.02	3.85 ± 0.07	0.13	3.48
		lp	2.73-3.09	2.89 ± 0.09	0.18	6.19
		la	2.49-2.93	2.66 ± 0.10	0.19	7.17
M/2	4	h	1.60-2.19	1.96 ± 0.14	0.28	14.34
		L	4.17-4.57	4.36 ± 0.08	0.17	3.87
		lp	3.12-3.20	3.16 ± 0.02	0.03	1.06
		la	2.90-3.00	2.95 ± 0.03	0.05	1.81
M/3	4	h	2.16-2.84	2.35 ± 0.16	0.33	13.91
		L	4.94-4.51	5.25 ± 0.12	0.23	4.46
		lp	2.60-2.80	2.70 ± 0.04	0.08	3.14
		la	2.57-2.76	2.67 ± 0.04	0.08	3.01
P/3-P/4	1	h	1.38-2.44	2.02 ± 0.23	0.46	22.78
		L3	1.18-1.44	1.32 ± 0.06	0.12	8.81
		l3	1.62-1.92	1.77 ± 0.07	0.14	7.78
P/3-P/4	1	L		7.64		

Table S11. Measurements and statistical data of the upper teeth of *Caenomeryx* cf. *procommunis* of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ, standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P3/	1	L		3.46		
		lp				
		la		2.36		
		h		2.66		
M1/	2	L	4.80-5.13	4.96 ± 0.16	0.23	4.66
		lp	5.76-6.09	5.92 ± 0.17	0.23	3.94
		la	5.40-5.49	5.44 ± 0.04	0.06	1.16
		h	1.67-2.11	1.89 ± 0.22	0.31	16.59
M2/	3	L	5.07-5.35	5.18 ± 0.09	0.16	3.01
		lp	6.07-6.16	6.11 ± 0.03	0.05	0.73
		la	5.60-5.79	5.67 ± 0.06	0.11	1.87
		h	2.66-3.06	2.85 ± 0.11	0.20	6.96
M3/	1	L		4.83		
		lp		6.07		
		la		5.50		
		h		2.43		

Table S12. Measurements and statistical data of the lower teeth of *Caenomeryx* cf. *procommunis* of DAM3. N, number of specimens; L/lp/la/h/L3 and l3, see Methods; LV, limit values; M ± SE, Mean ± Standard Error; σ, standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	L/Lp/la/h	LV	M ± SE	σ	V
P/1	1	L		3.19		
		lp		1.39		
		la		1.22		
		h		1.69		
P/2	1	L		4.21		
		lp		1.89		
		la		1.72		
		h		2.72		
P/3	1	L		4.02		
		lp		2.03		
		la		1.81		
		h		2.64		
DP/3	2	L	4.57-4.66	4.62 ± 0.04	0.06	1.32
		lp	1.82-1.90	1.86 ± 0.04	0.06	3.01
		la	1.64-1.69	1.66 ± 0.02	0.03	1.53
		h	1.82-2.23	2.03 ± 0.21	0.29	14.38
P/4	4	L	4.01-4.40	4.23 ± 0.08	0.17	3.93
		lp	2.79-3.13	2.92 ± 0.07	0.15	5.09
		la	1.95-2.49	2.20 ± 0.11	0.23	10.25
		h	1.66-3.47	2.37 ± 0.39	0.78	33.02
M/1	4	L	4.13-4.39	4.32 ± 0.06	0.13	2.91
		lp	3.23-3.84	3.57 ± 0.14	0.28	7.87
		la	3.15-3.66	3.40 ± 0.12	0.24	6.96

M/2	5	h	1.36-2.80	2.05 ± 0.34	0.67	32.75
		L	4.32-4.47	4.39 ± 0.03	0.06	1.30
		lp	3.23-3.68	3.44 ± 0.07	0.16	4.65
		la	3.08-3.66	3.30 ± 0.10	0.22	6.82
M/3	4	h	2.17-2.80	2.50 ± 0.10	0.23	9.19
		L	6.02-6.77	6.33 ± 0.18	0.35	5.54
		lp	2.79-3.41	3.13 ± 0.11	0.25	8.09
		la	2.90-3.35	3.15 ± 0.11	0.22	6.84
M/1-M/3	1	h	2.34-3.44	3.03 ± 0.25	0.49	16.24
		L3	1.64-2.14	1.99 ± 0.09	0.21	10.42
		l3	2.04-2.27	2.16 ± 0.05	0.11	4.95
		L		14.73		

1.4 - Article 2 : A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae

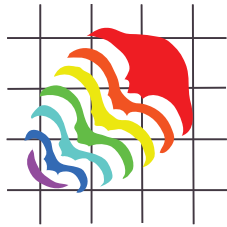
Auteurs : Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Orliac, M. J.

Journal : *Palaeontologia Electronica*

Résumé de l'article :

Dès leur apparition dans le registre fossile, les Cainotheriidae présentent une morphologie de leurs molaires très dérivées appelée "plan *Cainotherium*", dont les modalités d'émergence sont encore mal comprises. Ce travail décrit du nouveau matériel dentaire de Cainotherioidea provenant de la localité de Palembert (Quercy, France ; MP18-MP19) et est référé à *Oxacron courtoisii* et à une nouvelle espèce et un nouveau genre, *Palembertina deplasi*. Cette dernière présente une morphologie intermédiaire entre les types "robiacinidé" et "cainotheriidé", et permet de mieux comprendre l'évolution du schéma dentaire des Cainotheriidae en identifiant l'élargissement et la migration linguale du paraconule des molaires supérieures comme un élément clé. Une analyse phylogénétique, basée sur les caractères dentaires, place le nouveau taxon en groupe frère du clade comprenant Cainotheriinae et Oxacroninae, le considérant ainsi comme la ramification la plus ancienne des Cainotheriidae. L'espèce de Cainotheriidae (Artiodactyla) *Palembertina deplasi* Weppe et al., 2020 a été cependant érigée dans cet article avec une faute d'orthographe dans l'épithète de l'espèce. Un nom de remplacement corrigé a été ainsi proposé dans un errata : *Palembertina desplasi*.

Mots-clés : Eocène supérieur ; « plan *Cainotherium* » ; remplissages karstiques ; occlusion.



A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae

**Romain Weppe, Cécile Blondel, Monique Vianey-Liaud,
Thierry Pélissié, and Maëva Judith Orliac**

ABSTRACT

Cainotheriidae are small artiodactyls restricted to Western Europe deposits from the late Eocene to the middle Miocene. From their first occurrence in the fossil record, cainotheriids show a highly derived molar morphology compared to other endemic European artiodactyls, called the “*Cainotherium* plan”, and the modalities of the emergence of this family are still poorly understood. Cainotherioid dental material from the Quercy area (Palembert, France; MP18-MP19) is described in this work and referred to *Oxacron courtoisii* and to a new “cainotherioid” species. The latter shows an intermediate morphology between the “robiacinid” and the “derived cainotheriid” types. This allows for a better understanding of the evolution of the dental pattern of cainotheriids, and identifies the enlargement and lingual migration of the paraconule of the upper molars as a key driver. A phylogenetic analysis, based on dental characters, retrieves the new taxon as the sister group to the clade including Cainotheriinae and Oxacroninae. The new taxon represents the earliest offshoot of Cainotheriidae.

Romain Weppe. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France. romain.weppe@umontpellier.fr

Cécile Blondel. Laboratoire Paléontologie Évolution Paléocosystèmes Paléoprimatologie: UMR 7262, Bât. B35 TSA 51106, 6 rue M. Brunet, 86073 Poitiers Cedex 9, France. cecile.blondel@univ-poitiers.fr

Monique Vianey-Liaud. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France. monique.vianey-liaud@umontpellier.fr

Thierry Pélissié. Réserve naturelle nationale géologique du Lot, Parc régional et Géoparc mondial UNESCO Causses du Quercy, 46240 Labastide-Murat, France. tpelissie@parc-causses-du-quercy.org

Maëva Judith Orliac. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France. maeva.orliac@umontpellier.fr

<http://zoobank.org/04B4D9ED-3FCB-49DA-B7B9-2ED04F8C30F3>

Weppe, Romain, Blondel, Cécile, Vianey-Liaud, Monique, Pélissié, Thierry, and Orliac, Maëva Judith. 2020. A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae. *Palaeontologia Electronica*, 23(3):a54. <https://doi.org/10.26879/1081>
palaeo-electronica.org/content/2020/3216-new-species-of-cainotherioidea

Copyright: November 2020 Paleontological Society.

This is an open access article distributed under the terms of Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International (CC BY-NC-SA 4.0), which permits users to copy and redistribute the material in any medium or format, provided it is not used for commercial purposes and the original author and source are credited, with indications if any changes are made.
creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/

Keywords: new genus; new species; “*Cainotherium* plan”; Eocene; karstic infillings; occlusion

Submission: 13 March 2020. Acceptance: 11 November 2020.

INTRODUCTION

Cainotheriidae are small artiodactyls documented from Western European deposits. They appeared abruptly in the fossil record at the end of the Eocene (MP18-MP19) and, unlike many endemic European ungulates that disappeared around the Eocene-Oligocene transition, they successfully crossed the Grande Coupure (Stehlin, 1910) and diversified during the Early Oligocene and at the beginning of the Miocene. They became extinct during the Middle Miocene. The morphology of their brachyodont selenodont molars is, moreover, unique among mammals: named by Stehlin (1906) the “*Cainotherium* plan”, the cainotheriids pattern is characterized by the presence of a distolingual protocone on the upper molars, as well as by a large mediolingual cuspid on the lower molars (Weppe et al., 2020).

The family Cainotheriidae is composed of five genera: *Oxacron* Filhol, 1884, *Paroxacron* Hürzeler, 1936, *Plesiomeryx* Gervais, 1873, *Caenomeryx* Hürzeler, 1936, and *Cainotherium* Bravard, 1828 (Blondel, 2005). Hürzeler (1936) proposed to gather *Oxacron* and *Paroxacron*, mainly known from Late Eocene deposits, in the subfamily Oxacroninae Hürzeler, 1936, while including the other three genera, mainly Oligocene, in the Cainotheriinae Camp and VanDerHoof, 1940; these two subfamilies were each recovered as monophyletic by Weppe et al. (2020). Despite the great abundance of cainotheriid remains in collections, works on cainotheriid remain scarce, particularly for Eocene localities (Legendre, 1980; Hooker and Weidmann, 2000; Weppe et al., 2020). The last 50 years of excavations in Quercy area yielded abundant remains of cainotheriids in a rather precise chronological framework and allowed to clarify certain episodes in the evolutionary history of the group (Legendre, 1980; Blondel, 2005; Weppe et al., 2020). However, the modalities of the emergence of this family are still poorly understood. The first occurrence of cainotheriids in the fossil record is the species *Oxacron courtoisii*, documented and described by Gervais (1859) in the locality of La Débruge (Vaucluse, France) referred to the MP18 level. The dental morphology of this earliest species is derived compared to

other endemic European artiodactyls and already shows the “*Cainotherium* plan”.

Because of their unique dental morphology, the phylogenetic position of Cainotheriidae within both endemic European artiodactyls and artiodactyls is still debated, and this family has been related to various endemic European families (Romer, 1966; Webb and Taylor, 1980; Gentry and Hooker, 1988) without reaching a consensus. Similarly, others have linked them to modern groups of artiodactyls such as ruminants (Geisler and Uhen, 2005; O’Leary and Gatesy, 2008; Lihoreau et al., 2015) or tylopods (Geisler and Uhen, 2003; Geisler et al., 2007; Thewissen et al., 2007). However, the recent phylogenetic study of Weppe et al. (2020) retrieved Cainotheriidae closely related to the endemic European families Mixtotheriidae, Anoplotheriidae, and Robiacinidae. According to their results, Robiacinidae is sister taxon to Cainotheriidae and forms with the latter the super-family Cainotherioidea. This relationship, already proposed by Sudre (1969, 1977, 1978), is supported in part by a distal migration of the protocone on the upper molars. The family Robiacinidae is monogeneric (*Robiacina* Sudre, 1969) and includes three species: *Robiacina minuta* Sudre, 1969, *Robiacina quercyi* Sudre, 1977, and *Robiacina lavergnensis* Sudre, 1977. The family is documented in the fossil record in MP16-MP17 levels. It presents a close dental morphology to Cainotheriidae, notably at the level of premolars and on the presence of a protocone subcentral and lingual (M3/) on the upper molars (Weppe et al., 2020). However, Cainotheriidae are dentally way more derived than Robiacinidae, and 15 synapomorphies define the cainotheriid node (Weppe et al., 2020). The earliest stages of the dental history of cainotheriids is therefore not yet documented by existing species.

In this work we describe unpublished cainotheriid dental material collected in the 1980’s in the locality of Palembert (Quercy area, Tarn-et-Garonne, France; Crochet et al., 1981) close to the village of Caylus. The fossils were found in piles of excavated rocks extracted from a former phosphate infillings exploitation. The mammalian assemblage dated this locality from MP18-MP19 levels. The new material is here referred to *Oxacron courtoisii* (Gervais, 1852) and to a new cainotheriid taxon *Palembertina deplasi* gen. nov. sp.

nov. showing an intermediate morphology between the “robiacinid” and the “derived cainotheriid” type. A phylogenetic analysis based on the taxon/characters matrix of Weppe et al. (2020), allows for discussing the phylogenetic affinities of this species and supports the proposed systematic framework. *Palembertina deplasi* gen. nov. sp. nov. provides a better understanding of the early evolutionary history of Cainotherioidea.

MATERIAL AND METHODS

Institutional and Anatomical Abbreviations

BMNH: British Museum of Natural History; PAL: specimen prefix for the Palembert locality in Montpellier University; MX/: upper molars; M/X: lower molars; PX/: upper premolars; P/X: lower molars.

Material

The material studied here comes from the locality of Palembert in the Quercy phosphorites area (South West of France) close to the village of Caylus (Tarn-et-Garonne, France), near to Malpérié and Rouchelou localities (Figure 1). The locality of Palembert is an area comprising various karstic excavations exploited at the end of the eighteenth century. The material was collected from excavated sediment piles mostly composed of clay, pisoliths, and calcareous fragments, disposed on

one of the pits' edge. Fossils were sorted out after washing and sieving the sediment with a 0,7 mm sieve. The Palembert material consists of six cainotheriid specimens: a right dentary fragment with P/3-M/3 (PAL 59) and a right dentary fragment with M/2-M/3 (PAL 61), referred to *Oxacron courtoisii*; a left M2/ (PAL 21), a right dentary fragment with M/3 (PAL 60), a right dentary fragment with P/4 and M/2 (PAL 62), and a right isolated M/3 (PAL 64), referred to *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. All these specimens are housed in the collection of Montpellier University. The age of the material described here was determined using biostratigraphic association of rodent species. The rodent assemblage documented in Palembert consists of the co-occurrence of *Patriotheridomys altus?* Vianey-Liaud, 1974, *Pseudoltinomys cuvieri* (Pomel, 1853), *Suevosciurus* indet. and *Blainvillimys civracensis* Vianey-Liaud and Ringade, 1993, or *Blainvillimys rotundidens* Schlosser, 1884, pointing to a late Priabonian age. The scarcity and the partial preservation of the rodent material hindered the ability to precisely refer this locality to a Mammalian Paleogene (MP) reference level and the latter is here correlated with the MP18-MP19 levels.

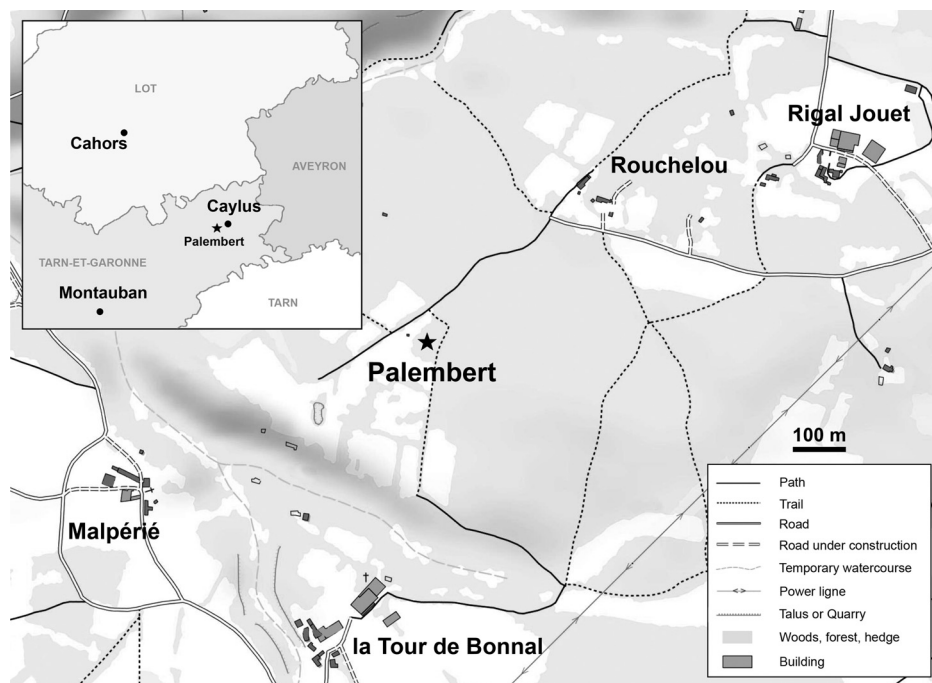


FIGURE 1. Topographic map (géoportail; Da Silva Pires, 2008) and geographical localization of the Palembert locality, Quercy, France.

Measurements

Measurements (in millimetres) were taken using a mesuroscope Nikon 10 (binocular with measuring device). The general occlusal surface of the tooth is described by: L, the maximal mesiodistal length; and I, the maximal buccolingual width. The buccolingual aspect of the tooth is also expressed through two measurements: la, maximal width of mesial lobe; lp, maximal width of distal lobe. The height (h) corresponds to the maximal height of the crown (labial border for lower teeth and lingual border for upper teeth). L3 and I3, respectively, correspond to a maximal length and width of the third lobe (distal) of M/3. The variability of dental measures is estimated using the variation coefficient (V).

Phylogenetic Analysis

In order to test the phylogenetic position of *Palembertina* gen. nov. within Cainotherioidea, we performed a phylogenetic analysis based on the data matrix of Weppe et al. (2020). We modified five characters and included seven new ones. The character list and character processing (Appendix I), data matrix (Appendix II), and list of apomorphies (Appendix III) are provided online. Character coding is based on direct observations of specimens and on illustrations and descriptions from the following references: Gervais (1852); Gervais (1859); Stehlin (1906); Stehlin (1908); Matthew and Reed (1910); Hürzeler (1936); Berger (1959); Emry (1978); Sudre (1978); Gentry and Hooker (1988); Berthet (2003); Hooker and Weidmann (2000); Erfurt and Métails (2007); Hooker (2007); and Rincon et al. (2015). The matrix of characters was established with the software NDE 1.0 (Page, 2001). The phylogenetic analysis was performed with PAUP* version 4.0a166 (Swofford, 2020), using a heuristic search (>12 taxa) with TBR algorithm, and 1000 repetitions (10 trees retained by repetition; by stepwise addition).

Dental Nomenclature

The nomenclature of Boissérie et al. (2010; figure 2) and Weppe et al. (2020; figure 2) was used in this work to name crests/cristids and cusps, respectively. It is detailed and figured in Appendix IV.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Class MAMMALIA Linnaeus, 1758
Order ARTIODACTYLA Owen, 1848
Super-family CAINOTHERIOIDEA Camp and

VanDerHoof, 1940

Family CAINOTHERIIDAE Camp and VanDerHoof, 1940

Emended diagnosis. Cainotherioidea with a size ranging from small rabbit-sized species as *Romerolagus diazi* (e.g., *Palembertina*, *Oxacron*, *Paroxacron*) to slightly smaller than the extant tragulid ruminant *Tragulus javanicus* (e.g., *Cainotherium*). Complete postorbital bar; enlarged bullae and orbits. Morphology of the mandible variable within the family but tends to become massive and deepen distally in several genera. Presence of diastemata within the premolar row in the Eocene species but tend to be reduced or lost (*Cainotherium*) in the Oligocene and Miocene forms. Lower incisors with two endocristulids; lower canine incisi-form. Mesial premolars narrow to large; P/4 tends to be molarized; P1/ and P2/ without mesial lobe; P3/ triangular and labially concave, with a lingual cusp; P4/ triangular to sub-rectangular. Crowns of cheek teeth moderately high. Lower molars with a large and individualized centrolingual metaconulid; short to long mediocristid; centroconulid and postendocroconulid (neotrigonid of Sudre, 1977) present; absence of hypoconulid on M/1 and M/2. Upper molars sub-triangular to quadrangular with a “W”-shaped ectoloph and crescent-shaped lingual cusps; parastyle large like other styles; mediostyle and distostyle small to large; protocone subcentral to distal and paraconule mesiolingual; postparacristula present; lack of preprotocrista and paraconule junction. Limbs tetradactyl with a reduction of lateral digits (II and V); forelimb shorter than hind limb; tail long.

Remarks. The justification for the erection of the new genus and species *Palembertina deplasi*, and its integration in the Cainotheriidae family, is provided in the following section and follows the results of phylogenetic analysis.

Palembertina, new genus

zoobank.org/3C5849FC-3895-4100-8494-0ADFC2F617F7

Palembertina deplasi, new species

zoobank.org/AA39B90C-5786-457F-97B8-10D64E21CA10

Figures 2E–K, 3C–D; Appendix V

Oxacron? courtoisii; Hooker and Weidmann 2000: 89 p., fig. 55j, (Left M1/ BMNH.30674, Bravard cat. no. 344, from La Débruge).

Etymology. *Palembertina* refers to the Palembert locality. The species is named for Claude Deplas, who helped to discover many localities and fossils in the Quercy phosphorites.

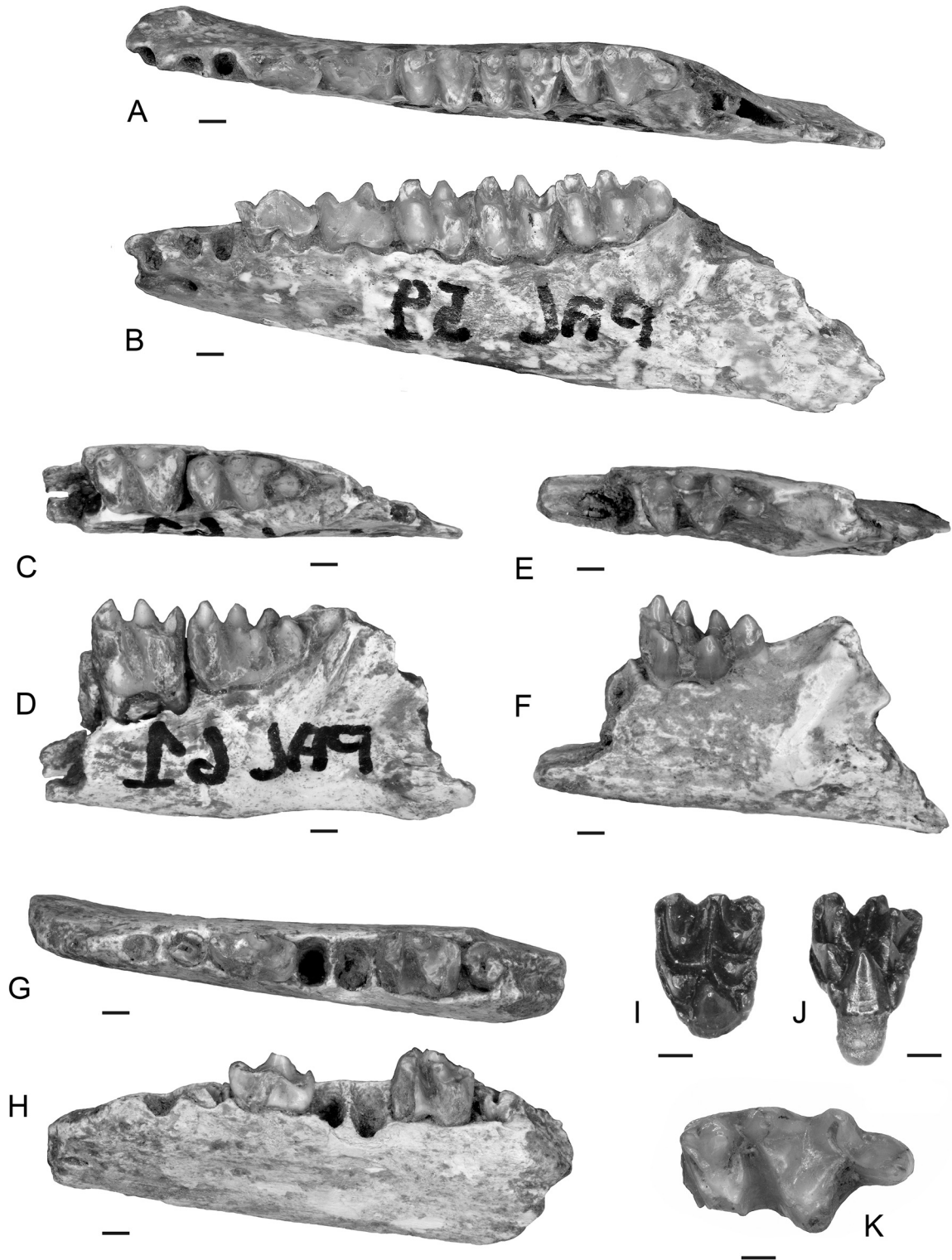


FIGURE 2. Material of the dentition of *Oxacron courtoisii* (A-D) and *Palembertina deplasi* gen. nov. sp. nov. (E-K). **A, B**, right dentary fragment with P/3-M/3 (PAL 59; mirror view); **C, D**, right dentary fragment with M/2-M/3 (PAL 61; mirror view); **E, F**, left dentary fragment with M/3 (PAL 60); **G, H**, left dentary fragment with P/4 and M/2 (PAL 62); **I, J**, left M2/ (PAL 21); **K**, right isolated M/3 (PAL 64; mirror view). In lingual view: J. In occlusal view: A, C, E, G, I, K. In buccal view: B, D, F, H. Scale bar equals 1 mm.

Holotype. Left M2/ (PAL 21), from Palembert (Tarn-et-Garonne, France).

Paratype. Left dentary fragment with M/3 (PAL 60); left dentary fragment with P/4 and M/2 (PAL 62); right isolated M/3 (PAL 64), from Palembert (Tarn-et-Garonne, France).

Diagnosis. Genus of Cainotherioidea, similar in size to *Oxacron* (400-600g). Upper molar with a centrolingual protocone without crest; parastyle similar to other styles; looped and distally inclined mesostyle; distostyle and mediostyle isolated and large; short and continuous premetacristula; long postparacristula; mesial cingulum pronounced. P/4 with a talonid basin buccolingually compressed and a paraconid weakly lingually inclined. Lower molars with a small paraconid; strong lingual position of the protoconid; short mediocristid; talonid basin large with entoconid slightly more distal than hypoconid; large individualized metaconulid close to the metaconid; neotrigonid present; hypoconid absent on M/1 and M/2; large basin-shaped hypoconulid with a long and weakly marked posthypocristulid, and distal to the entoconid on M/3. Mandible with short diastema between P/2 and P/3; horizontal ramus gracile, relatively shallow and height is rather constant between the premolar area and the last molar; strong incisura vasorum.

Differential diagnosis. The upper molars of *Palembertina* gen. nov. differs from other Cainotheriidae by the presence of a centrolingual protocone without crests, by isolated and larger distostyle and mediostyle, by a larger mesial and distal cingulum, and by the absence of a distally inclined mesostyle. It differs also by the presence of a smaller talonid basin on the P/4. The lower molars of *Palembertina* gen. nov. are distinguished from those of other Cainotheriidae by a more lingual protoconid, a metaconulid closer to the metaconid with a shorter mediocristid, a larger talonid basin, a smaller centroconulid and shorter postendocentrocristulid, a less distal entoconid (close to the buccolingual position of hypoconid), and a basin-shaped hypoconulid more distal with a long posthypocristulid.

Palembertina gen. nov. differs from Robiacinidae on its upper molars by a stronger dilambdodonty, styles less crested, a looped mesostyle (postparacrista and premetacrista convex buccally), the presence of a postparacristula, the absence of preprotocrista, a shorter and continuous premetacristula, a longer preparacrista, the presence of a mediostyle and distostyle, and a larger mesial and distal cingulum. It differs also on its lower molars by an individual, larger and more distal metaconulid, the presence of a mediocristid

and a neotrigonid, a slightly more distal entoconid (compared to buccolingual hypoconid position), and the absence of a hypoconulid on M/1 and M/2.

Material from Palembert. One left M2/ (PAL 21); one left mandibular fragment with M/3 (PAL 60); one left mandibular fragment with M/2 and P/4 (PAL 62); one right isolated M/3 (PAL 64). Palembert is located in the Quercy phosphorites area (South West of France) close to the village of Caylus (Tarn-et-Garonne, France).

Description. The upper dentition of *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. is only documented by the M2/ (PAL 21; Figures 2I–J, 3C). It bears five main cusps. The paraconule is mesiolingual and bears a preparacristula connecting the preparacristula; the metaconule is large and presents a short and continuous premetacristula, as well as a postmetacristula joining the postmetacristula; the protocone lacks a crest and is centrolingually positioned. The styles are also well-pronounced: the buccal styles are weakly crested with a loop-like and distally inclined mesostyle; the lingual styles, distostyle and mediostyle, are isolated and large. Finally, the M2/ has pronounced mesial and distal cingula.

The lower dentition of *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. is partly documented by a damaged P/4 and M/2, a complete, unworn M/3, and a damaged M/3. The crown of P/4 (PAL 62; Figure 2G–H) is short and narrow and presents three main cuspids: a large protoconid, metaconid, and paraconid. The protoconid and the metaconid are close to each other, the protoconid being more mesial than the metaconid. On the mesial part of the tooth, the paraconid is slightly inclined lingually. On the distal part, the talonid basin is buccolingually compressed and bears a small entoconid and a worn hypoconid. A postprotoconulid is visible between the protoconid and the hypoconid. The morphology of the lower molars is mainly based on M/3 (PAL 60, PAL 64; Figures 2E–F, 2K, 3D), because of the poor preservation of the M/2 (PAL 62; Figure 2G–H). The lower molars present three lingual cuspids: a mesial metaconid, a sub-central metaconulid, and a distal entoconid. On the trigonid, the paraconid is small, and the protoconid is very lingual. The talonid is large with a small centroconulid close to the metaconulid, and a postendocentrocristulid weakly expanded distolingually. The metaconulid is large, close to the metaconid, and the mediocristid is short. A large valley is present between the metaconulid and the entoconid. The entoconid has a loop-like shape and is slightly more distal than the hypoconid. M/3 (PAL 60, PAL

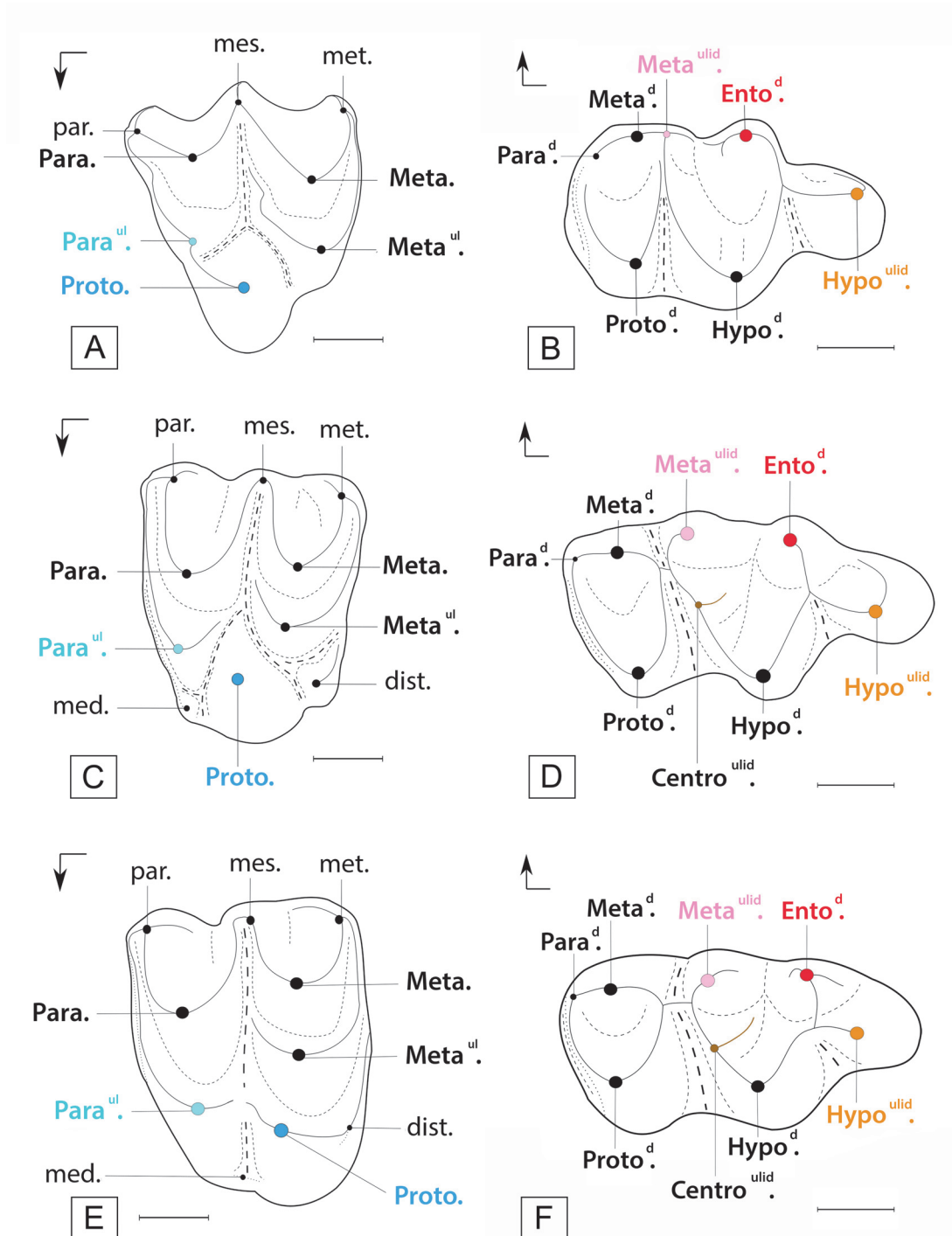


FIGURE 3. Dental diagrams of M2/ and M3 in occlusal view. **A-B**, *Robiacina*; **C-D**, *Palembertina deplasi* gen. nov. sp. nov.; **E-F**, derived Cainotheriidae. In color, the diagnosis characters of interest: blue, protocone; light blue, paraconule; pink, metaconulid; red, entoconid; orange, hypoconulid; brown, neotriginid (Sudre, 1977). Abbreviations: Centroulid., centroconulid; dist., distostyle; Entod., entoconid; Hypod., hypoconid; Hypoulid., hypoconulid; med., mediostyle; mes., mesostyle; Meta., metacone; Metad., metaconid; Metaul., metaconule; Metaulid., metaconulid; met., metastyle; Para., paracone; Parad., paraconid; Paraul., paraconule; par., parastyle; Proto., protocone; Protod., protoconid. Circles: cusps/cuspids/styles/conules/ conulids; full lines: crests; dashed lines: valleys/fossa; dotted lines: cingula/cingulids. Arrows indicate the mesio-lingual side. For more detailed dental labelling, see APPENDIX IV. Scale bar equals 1 mm.

64; Figures 2E–F, 3D, Figure 2K) present a large hypoconulid, basin-shaped and distal to the entoconid. It connects to the rest of the talonid by the prehypocristulid, which joins the posthypocristulid and postentocristulid. Moreover, the posthypocristulid is weakly pronounced and extended lingually. Finally, the mesial cingulid is large.

The mandibular morphology of *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. is documented from the level of the second premolar (PAL 62; Figure 2G–H) mesially, to the base of the mandibular angle (PAL 60; Figure 2E–F) distally. The mandible (PAL 62) presents a short diastema between P/2 and P/3 and two mental foramina on the horizontal ramus, one below the mesial part of P/2 and one below the mesial part of P/4 (Figure 2H). The horizontal ramus is gracile, relatively shallow, and its height is rather constant between the premolar area and the last molar. A wide gap is present between the base of the ascending ramus and the distal margin of M/3 (Figure 2F). The angular apophysis is not preserved but seems to be medially inclined; it is mesially delimited by a shallow incisura vasorum (PAL 60).

Sub-family OXACRONINAE Hürzeler, 1936

Genus *Oxacron* Filhol, 1884

Oxacron courtoisii (Gervais, 1852)

Figure 2A–D; Appendix VI

Cainotherium courtoisii; Gervais, 1852: 80 p., plate XXXIV fig. 6 and plate XXXV fig. 4.

Cainotherium courtoisii; Gervais, 1859: 162 p., plate XXXIV fig. 6, plate XXXV fig. 4.

Plesiomeryx quinquedentatus; Filhol, 1877: 430 p., fig. 314–316.

Oxacron minimus; Filhol, 1884: 64 p.

Oxacron courtoisii (Gervais, 1852); Stehlin, 1906: 677 p., fig. XCIV–XCVI.

Lectotype. Left mandibular fragment with P/3–M/3 (Gervais, 1852), from the lignites of La Débruge (MP18; Vaucluse, France).

Paralectotype. Left maxillary fragment with P4/M3/ (Gervais, 1852), from the lignites of La Débruge (MP18; Vaucluse, France).

Remarks. Gervais (1852) erected the species *Cainotherium courtoisii*, and Stehlin (1906) subsequently placed it in the genus *Oxacron*. Gervais (1852) described and figured the species based on the small sized cainotheriids specimens from La Debruge but did not define a holotype. According to the International Code of Zoological Nomenclature, the name *Oxacron courtoisii* is available but not valid; therefore, we define here a lectotype and a paralectotype for *Oxacron courtoisii*, corresponding to the material from La Debruge originally fig-

ured by Gervais (1852): left mandibular fragment with P/3–M/3 (plate XXXV, fig. 4) for the lectotype; left maxillary fragment with P4/M3/ (plate XXXIV, fig. 6) for the paralectotype.

Emended Diagnosis. Sole species of *Oxacron*, with diastemata short to long between P1/–P2/ and P2/–P3, and very short to absent between P1/–P/2 and C–P/1. Premolars short; P1/, P/1 and P/2 caniniforms; P3/ with short mesial lobe and small protocone; P4/ triangular and narrow buccolingually; upper molars subtriangular, slightly distally inclined, with small paraconule. Mandible with a gracile and relatively shallow horizontal ramus of constant height between the premolar area and the last molar; coronoid process of the mandible high above the occlusal surface; mandibular condyle relatively long mediolaterally; angular apophysis slightly extended ventrally and elongated distally; strong incisura vasorum. Cranium without ethmoidal fissures; rostrum elongated and mediolaterally constricted; contact maxillofrontal large; sagittal crest lowly pronounced; choane large; basisphenoid apically rounded.

Differential diagnosis. *Oxacron* differs from Cainotheriinae by the presence of subtriangular upper molars without crested styles, a shorter postparacristula, narrow premolars, a weaker postprotoconulid, a biradicate P/1, diastemata between P2/–P3 and P1/–P2/, and a protocone more mesial than the paracone on P4/. It differs also from *Plesiomeryx* and *Caenomeryx* species by smaller size, a smaller protocone on P3/, as well as the absence of a protocone on P2/. It differs from *Cainotherium* by smaller size, the absence of cingula/ids on premolars, a triangular P3/, and the presence of a valley between the entoconid and the mesoconid on lower molars. *Oxacron* is distinguished from the other Oxacroninae *Paroxacron* by shorter premolars, a P1/, P/1, and P/2 caniniforms, a shorter mesial lobe on the P3/, a triangular P4/, as well as a smaller paraconule on the upper molars. Finally, *Oxacron* differs from *Palembertina* gen. nov. by many characters (see above).

Material from Palembert. One right dentary fragment with P/3–M/3 (PAL 59); one right dentary fragment with M/2–M/3 (PAL 61). Palembert is located in the Quercy phosphorites area (South West of France) close to the village of Caylus (Tarn-et-Garonne, France).

Description. *Oxacron courtoisii* from Palembert is only documented by its lower dentition with two fragmentary dentaries. According to the alveola pattern of PAL 59 (Figure 2A–B), the P/1 is biradicate. Very short diastemata are present between

P/1-P/2 and P/2-P/3. P/3 and P/4 are short. The P/3 presents a strong protoconid and a short distal cristid lingually curved. The P/4 shows a protoconid more mesial than the metaconid. Its talonid basin is large with a small postprotoconulid and a small hypoconid. The entoconid is very weak.

The lower molars (PAL 59, PAL 61; Figure 2A–D) present the “*Cainotherium* plan” with three large lingual cuspids: a mesial metaconid, a medial metaconulid, and a distal entoconid. The paraconid is small. The metaconulid is large, far from the metaconid and separated by a long mediocristid. The talonid is bucco-lingually constricted with a large centroconulid and a postendocentroconulid expanded distolingually. The entoconid is looped and more distal than the hypoconid. The M/3 presents a large hypoconulid without a posthypocristulid. The mesial cingulid is rather large.

The mandible (PAL 59) shows two mental foramina on the horizontal ramus, one below the mesial part of P/2 and one below the mesial part of P/4 (Figure 2B). The horizontal ramus is gracile and shallow, and its height is rather constant between the premolar area and the last molar. The angular apophysis, not preserved, is mesially delimited by a strong incisura vasorum (PAL 59, PAL 60; Figure 2B, 2D).

RESULTS

Phylogenetic Analysis

The cladistic analysis retained a single parsimonious tree (length = 183, Consistency Index [CI] = 0.48, Retention Index [RI] = 0.73, CI with only parsimony-informative characters = 0.45; Figure 4), reflecting a well-structured signal and relatively weak homoplasy. The topology is congruent with that of Weppe et al. (2020), the new taxon *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. finding its place within the monophyletic Cainotheriidae, as the sister taxon to the clade C (Oxacroninae, Cainotheriinae). The latter gathers two subfamilies: Oxacroninae, with *Oxacron* and *Paroxacron*; and Cainotheriinae, with *Plesiomeryx*, *Caenomeryx*, and *Cainotherium*.

The monophyly of Cainotheriidae, including *Palembertina* gen. nov., is supported by nine non-ambiguous synapomorphies (Bremer index [BI] = 4). They are characterized by the presence on their upper molars, of: a large parastyle similar to other styles (8¹; RI = 0.67), a distostyle (11¹; RI = 0.89), a very strong dilambdodonty (22¹; RI = 0.88), a

postparacristula (31¹; RI = 0.86), and a lack of pre-protocrista and paraconule junction (17⁰; RI = 0.67); on their lower molars, they present: a large (36¹; RI = 1.000) and individualized metaconulid (37¹; RI = 1.00), a neotrigonid (51¹; RI = 1.00), and the absence of hypoconulid on M/1 and M/2 (41⁰; RI = 0.75). Within Cainotheriidae, *Palembertina* gen. nov. is the first offshoot and appears as the sister taxon to the clade C (Oxacroninae, Cainotheriinae). It shows three autapomorphies: a short diastema between P/2-P/3 (6¹; RI = 0.33), as well as a looped mesostyle (10⁰; RI = 0.50) and a large distostyle (12¹) on upper molars. The clade C (BI = 2) is supported by six non-ambiguous synapomorphies, on upper molars: a distal protocone (13²; RI = 0.94), a small cingulum surrounding the protocone (20¹; RI = 0.58), and a long postprotocrista (28¹; RI = 0.50); on lower molars: a very distal entoconid (43²; RI = 1.00), and the absence of a basin-shaped hypoconulid (40⁰; RI = 0.75) and of posthypocristulid (55⁰; RI = 0.67) on M/3. Within clade C, Oxacroninae (BI=1) are supported by a protocone more mesial than the paracone on P4/ (62¹; RI = 0.50) and a biradicate P/1 (77¹; RI = 1.00), and Cainotheriinae (BI = 1) are supported by a postparacristula buccally long joining the preprotocrista on upper molars (32¹; RI = 1.00) and a large postprotoconulid on lower premolars (76¹; RI = 1.00).

Robiacinidae are the sister taxon to Cainotheriidae and forms with them the superfamily Cainotherioidea. This position is supported by six non-ambiguous synapomorphies (BI = 4): a more distal (131⁻²; RI = 0.94) and lingual protocone (19¹; RI = 0.50) on upper molars and M3/, respectively, a sub-equal paracone and metacone on P3/ (66¹; RI = 1.00), the absence of protocone on P2/ (70⁰; RI = 0.57), a small hypoconid on P/2-P/3 (74⁰; RI = 0.75), and the presence of a postprotoconulid on the lower premolars (75¹; RI = 1.00). Robiacinidae (BI = 2) are characterized by the presence of a small paraconule (16⁰; RI = 0.43) and a short preparacrista (27¹; RI = 1.00) on upper molars, as well as the presence of a metaconid on the P/3 (72¹; RI = 0.50).

Relationships outside Cainotherioidea are similar to that retrieved by Weppe et al. (2020). The *Bremer* index of some nodes is, however, higher in this new phylogenetic analysis.

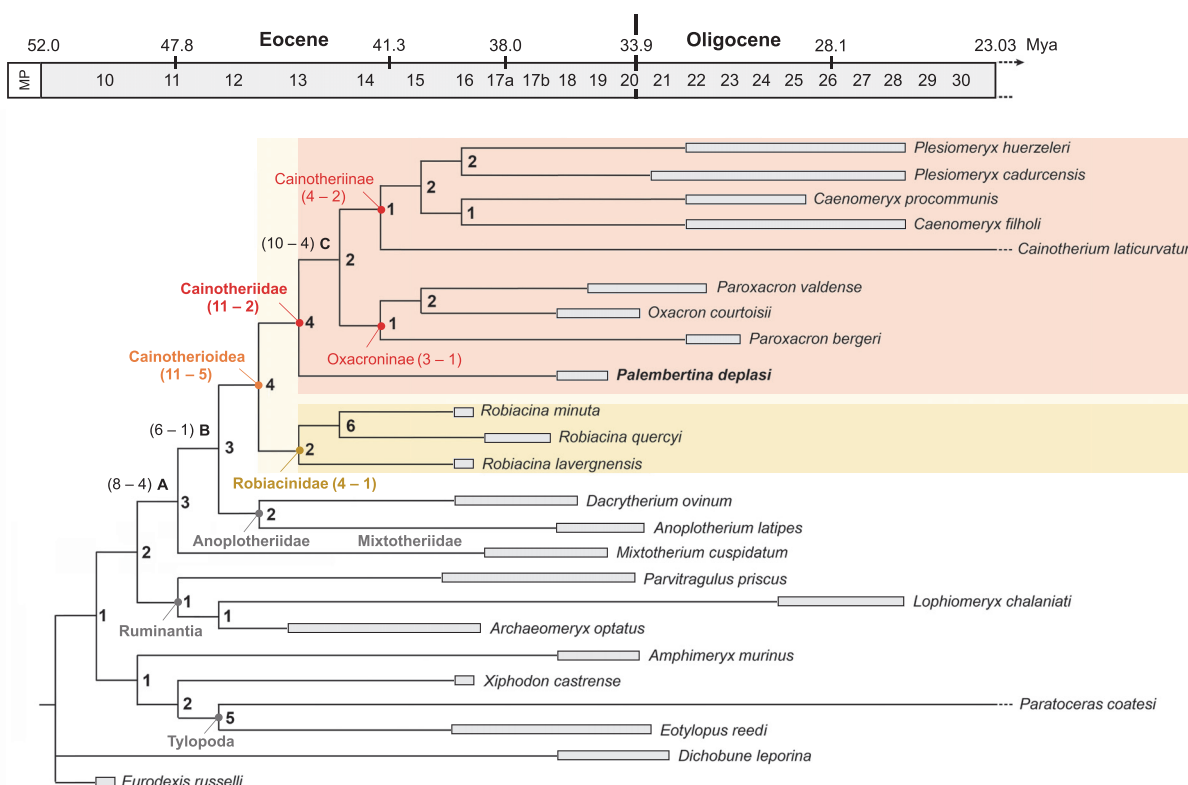


FIGURE 4. Phylogeny relationships of *Palembertina deplasi* gen. nov. sp. nov. and its position within Cainotherioidea. Most parsimonious tree at 183 steps, with CI = 0.48 and RI = 0.73. The Bremer Index (BI) is indicated in bold at each node. X • a - b: X, node number; a, number of synapomorphies; b, number of ambiguous characters (Acctran optimization). The stratigraphic extension of the species is determined from the collection of Montpellier University and literature: Emry (1978); Sudre (1978); Antunes (1986); Remy et al. (1987); Sudre and Erfurt (1996); Blondel (1997); Prothero (1998); Berthet (2003); Erfurt and Métais (2007); Hooker (2007); Ménouret (2014); Rincon et al. (2015); Weppe et al. (2020).

DISCUSSION

Taxonomic Attribution of Palembert Cainotheriid Material

Two species of cainotheriid are described from the locality of Palembert: *Palembertina deplasi* gen. nov. sp. nov. (PAL 21, PAL 60, PAL 62, and PAL 64; Figures 2E–K, 3C–D) and *Oxacron courtoisii* (PAL 59 and PAL 61; Figure 2A–D). These species are very similar in size (Appendix V, VI), but our decision to distinguish two species is based on numerous morphological differences: i) on the premolar proportion: the P/4 (PAL 62; Figure 2G) referred to *P. deplasi* gen. nov. sp. nov. presents a talonid basin strongly compressed buccolingually and a paraconid slightly inclined lingually, while the P/4 of *O. courtoisii* (PAL 59; Figure 2A) shows a large talonid basin and a paraconid strongly inclined lingually; ii) on the pattern structure of the upper molars: the material attributed to *P. deplasi* gen. nov. sp. nov. (PAL 21; Figures 2I–J,

3C) presents a paraconule large and lingual, a protocone without crest in a centrolingual position, as well as large and individualized lingual styles. In contrast, the upper molars of *O. courtoisii* (“*Cainotherium* plan”; Figure 3E), not documented in the material of Palembert but present in other Quercy localities, bear a small paraconule, a crested distal protocone, and small lingual styles; iii) on the pattern of the lower molars structure: *P. deplasi* gen. nov. sp. nov. (PAL 60, PAL 62 and PAL 64; Figures 2E–H, 2K, 3D) present molars with a trigonid and a talonid buccolingually large, a metaconulid in a mediolingual position, a neotrigonid weakly pronounced, and a crested basin-shaped hypoconulid. By opposition, PAL 59 and PAL 61 (Figure 2A–D) referred to *O. courtoisii* show molars with a compressed buccolingually trigonid and talonid, a more distal metaconulid, a neotrigonid with a large centroconulid and a long postendocentroconulid, as well as a hypoconulid without cristid (“*Cainotherium* plan”: Figure 3F); iv) on the mandi-

blar corpus: *P. deplasi* gen. nov. sp. nov. (PAL 60; Figure 2F) shows an angular apophysis with an incisura vasorum slightly marked and a wide gap between the base of the ascending ramus and the distal margin of M/3, while the mandibles of *O. courtoisii* (PAL 59 and PAL 61; Figure 2B, 2D) present a strongly marked incisura vasorum and a faintly visible gap. The number of specimens of *P. deplasi* gen. nov. sp. nov. is, however, small, and it is unfortunately not possible to discuss the intraspecific variability of this species. Intraspecific variation in the different cainotheriid species is generally manifested at the level of the length of the diastemata, the height of the mandibular corpus, and the degree of incisura vasorum marking.

Referral of the mandibles PAL 59 and PAL 61 (Figure 2A–D) to the species *Oxacron courtoisii* relies on the following characters: a biradicate P/1, diastemata between P/2-P/3 and P/1-P/2, short and shallow premolars, a “*Cainotherium* plan” on the lower molars, and a strong incisura vasorum on the mandibular corpus. This association of characters is diagnostic of *Oxacron courtoisii* (Erfurt and Métails, 2007; Weppe et al., 2020). The specimens of Palembert are morphologically and biometrically similar to those described by Gervais (1852; plate XXXV, fig. 4; lectotype), Hürzeler (1936; fig. 67), and Legendre (1980) (Escamps (MP19; Quercy)), and referred to as *Oxacron courtoisii*. They are also similar to those from other Quercy localities: Rosière 1–4 (MP 19), Sindou D (MP 19), Tabarly (MP 20) and Pecarel (MP 20) referred to this species (Remy et al., 1987).

This study describes a new cainotheriid taxon: *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. The association between the isolated upper molar PAL 21 (Figures 2I–J, 3C) and the lower dentition (mandibles PAL 60, PAL 62, and the isolated M/3 PAL 64; Figures 2E–H, 2K, 3D) and the attribution to the same species has been validated by testing their occlusion (see Figure 5B, as paraconule and metaconulid). *Palembertina* gen. nov. presents a unique combination of characters, showing an intermediate morphology between the “robiacinid” (Figure 3A–B) and the “derived cainotheriid” pattern (“*Cainotherium* plan”; Figure 3E–F). It shows both: i) plesiomorphic characters retrieved the Robiacinidae: the protocone is centrolingual on the upper molars; on the lower molars, the talonid is large, the hypoconulid is in basin-shaped with a long posthypocristulid, and the entoconid is lowly distal; and on the P/4, the talonid basin is buccolingually compressed; ii) derived characters of the Cainotheriidae: on the upper molars, the dil-

ambdodonty is strong, the parastyle size is similar to other styles, lingual styles (mediostyle and distostyle), and a postparacristula are present, and a preprotocrista and paraconule junction is absent; on the lower molars, the metaconulid is large, individualized and more distal, a neotrigonid is present, and a hypoconulid on M/1-M/2 is absent (Weppe et al., 2020; this study). We propose here to include *Palembertina* gen. nov. within the family Cainotheriidae. This contrasts with the definition of Stehlin (1906) who defined the Cainotheriidae by the presence of a distal protocone on the upper molars (“*Cainotherium* plan”; Figure 3E), which is not the case in *Palembertina* gen. nov. Indeed, according to our cladistic analysis, the character state “distal protocone” (13²; RI = 0.94) is acquired at the node C, which could have been a good candidate as the Cainotheriidae node. However, we decided to include *Palembertina* gen. nov. within Cainotheriidae based on the sharing of nine non-ambiguous synapomorphies (see above; BI = 4), among which some characteristics are unique to this family: on upper molars, the presence of a mediostyle and distostyle; on lower molars, the presence of a large and individualized metaconulid, of a mediocristid, and of a neotrigonid. *Palembertina* gen. nov. therefore, represents the first offshoot of the Cainotheriidae family and differs from the other members of the family by i) retaining the plesiomorphic state for the six non-ambiguous synapomorphies defining the clade C (see above and phylogenetic analysis), gathering Oxacroninae and Cainotheriinae and ii) showing unique features (three autapomorphies), such as the presence large lingual styles (mediostyle and distostyle) on the upper molars, unique within artiodactyls. These characters altogether (see also Systematic Palaeontology) led us to erect *Palembertina deplasi* as a new genus and a new species.

Early Evolutionary History of Cainotheriidae

Cainotheriidae appeared abruptly in the fossil record in the middle levels of the Priabonian with *Oxacron courtoisii* from La Débruge (MP18; Gervais (1852)) and knew then an “amazing evolutionary success” (translated from Sudre (1977): 220). As soon as their first occurrence in the fossil record, the dental morphology of Cainotheriidae is highly derived and unique within artiodactyls: i) their upper molars present a five-cusps pattern, with two mesial and three distal cusps (Figure 3E), instead of the general artiodactyl pattern with three mesial and two distal cusps; ii) their lower molars present three well-developed and individualized

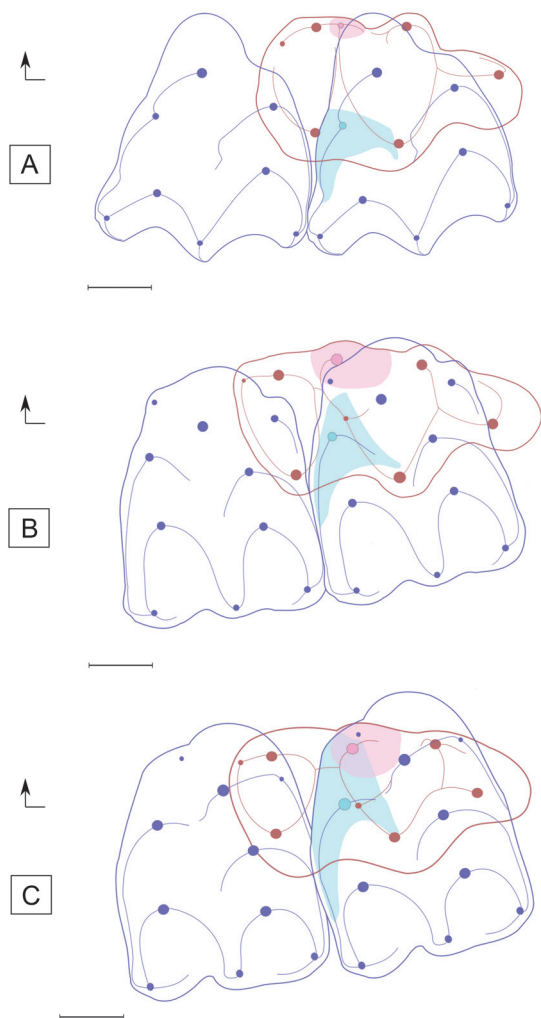


FIGURE 5. Dental occlusion diagrams between M2/M3/ and M3 in occlusal view. **A**, *Robiacina*; **B**, *Palembertina deplasi* gen. nov. sp. nov.; **C**, derived Cainotheriidae. Circles: cusps/cuspids/styles/conules/conulids; lines: crests. In blue: upper molars; in red: lower molars; light blue area: paraconule; pink area: metaconulid. Arrows indicate the mesio-lingual side. Scale bar equals 1 mm.

lingual cuspids instead of the two generally observed in Artiodactyla (metaconid and entocoid). The “*Cainotherium* plan” therefore implies a rearrangement of upper molar cusps and an increase of the number of cuspids on lower molars.

Different hypotheses of cusps/cuspids homology have been proposed to explain the “*Cainotherium* plan” (for a general review see Weppe et al., 2020). According to Stehlin (1910) and Hürzeler (1936), the cainotheriid morphology of the upper molars results from a distal migration of the protocone and a lingual migration of the paraconule. The peculiar pattern of the lower

molars, according to Sudre (1977) and Weppe et al. (2020), results from the development and distal migration of a supernumerary cuspid (metaconulid; Weppe et al., 2020) originating from the metaconid. The dental morphology of the molars of the Robiacinidae (Figure 3A–B), sister group to Cainotheriidae, allows for a polarization of the dental characters of the molars and provides the start of an answer to understand the modalities of the cainotheriid pattern evolution (Figures 5, 6). Compared to other Palaeogene artiodactyls, the protocone is displaced distally on the upper molars (centrolingual), and the lower molars bear a small metaconulid in contact with the metaconid (this character is also present in Anoplotheriidae; Weppe et al., 2020 and this study). However, a great morphological gap (Figure 3) remains between Robiacinidae and derived Cainotheriidae (Cainotheriinae and Oxacroninae; “*Cainotherium* plan”). The new genus *Palembertina* described in this study documents an early stage of the evolutionary history of the cainotheriid dental pattern. Indeed, the upper molars of *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. (Figure 3C–D) present a plesiomorphic pattern with a centrolingual location of the protocone, similar to Robiacinidae, while the lower molars present a more derived morphology similar to derived Cainotheriidae with, notably, a large metaconulid (see taxonomic attribution of palembert cainotheriid material for other characters). The “*Cainotherium* plan” of derived Cainotheriidae (Figure 3E–F) is then formed by a more distal migration of the protocone and metaconulid on the upper and lower molars.

Concurrently to the “*Cainotherium* plan”, the Cainotheriidae also present a peculiar pattern of occlusion, directly linked to cusp/cuspids size and location (Figure 5). *Robiacina* shows rather triangular outlines of the upper molars related to the small size of the paraconule (Figures 3A, 5A) while the *Palembertina* gen. nov. and more derived cainotheriid show more quadrangular upper molars with a bigger, more lingual, paraconule (Figures 3C, 3E, 5B–C). In occlusion (Figure 5), the paraconule is interposed between the two mesio-lingual cuspids of the lower molars (metaconid and metaconulid), and changes in size and position of these structures are related. The lingual development of the paraconule in *Palembertina* gen. nov. corresponds with the enlargement and distal displacement of the metaconulid on lower molars (Figure 5B). This tendency goes on to an extreme degree in more derived cainotheriids, accompanied by the fully distal migration of the protocone

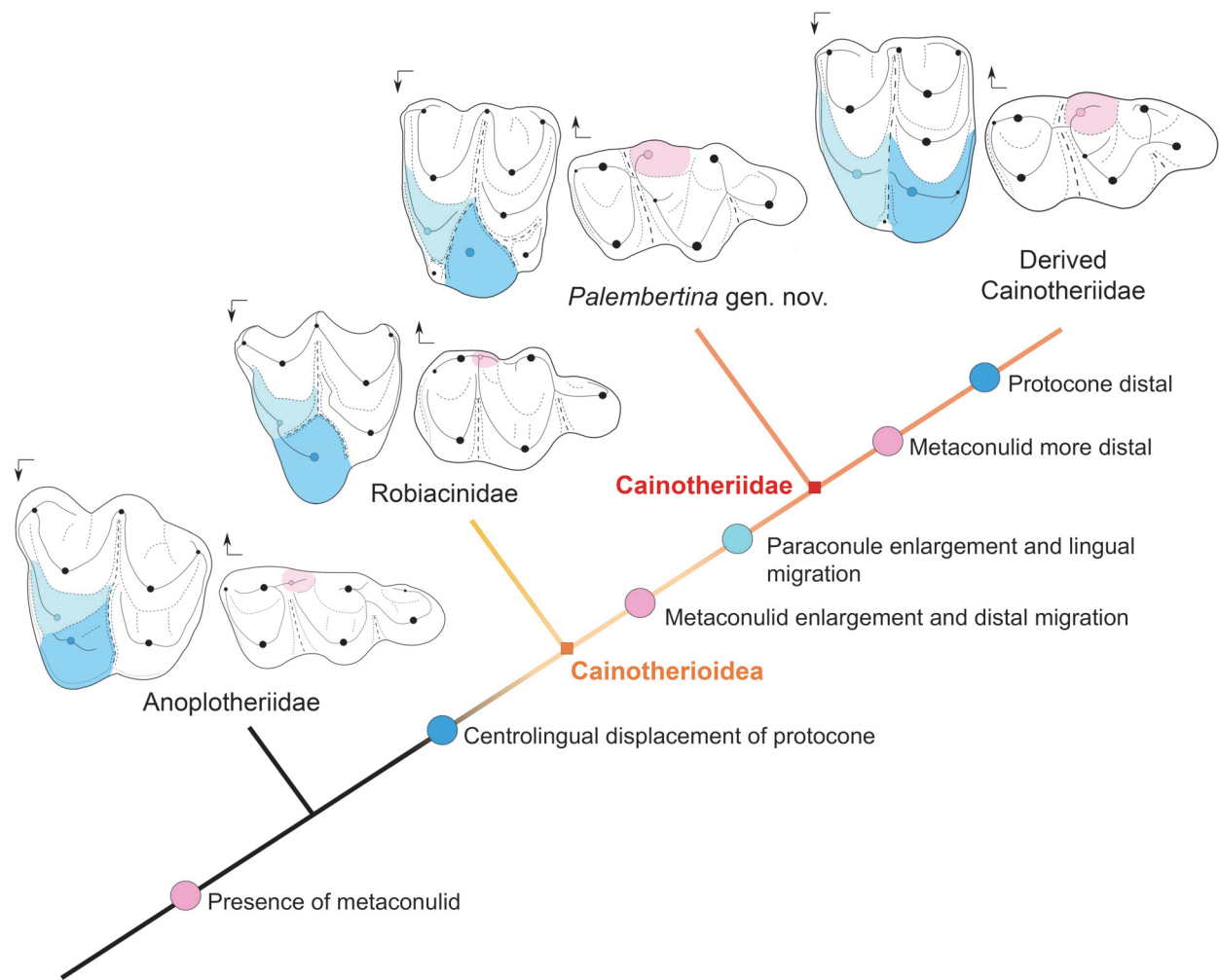


FIGURE 6. Evolutionary history of molar characters (metaconulid, protocone and paraconule) illustrating the steps towards the derived Cainotheriidae pattern ("Cainotherium plan"). Circles: cusps/cuspids/styles/conules/conulids; full lines: crest; dashed lines: valleys/fossa; dotted lines: cingula/cingulids; bold full lines: crown contour. Blue area: protocone; light blue area: paraconule; pink area: metaconulid. Arrows indicate the mesio-lingual side. Dental diagrams not to scale.

and metaconulid on the upper and lower molars (Figure 5C). The famous "Cainotherium plan" therefore results from a succession of dental changes (Figure 6); we agree with Sudre (1977) that the paraconule can be regarded as a key feature in the achievement of this pattern (Figure 5).

CONCLUSIONS

This study presents the first description of a new cainotheriid, *Palembertina deplasi* nov. gen. nov. sp. from the locality of Palembert (Quercy, France). It documents an early stage in the evolutionary history of the dental pattern of cainotheriids and shows an intermediate morphology between the "robiacinid" type and "derived cainotheriid" type

("Cainotherium plan"). The dental morphology of *Palembertina* gen. nov. allows us to understand better the evolution of the dental pattern of cainotheriids, defining the development and the lingual migration of the paraconule of the upper molars as a key feature of its formation.

Our phylogenetic analysis, based mainly on the matrix of Weppe et al. (2020), places *Palembertina* gen. nov. as the sister group to the clade including Cainotheriinae and Oxacroninae. Because of the number and non homoplastic nature of synapomorphies supporting their node, we consider *Palembertina* gen. nov. as an early offshoot of the Cainotheriidae family.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to S. Legendre (LEHNA, Lyon) and J. Sudre (ISEM, Montpellier) for his preliminary work on the Palembert material and to all of the team of the Cloup d'Aural and the Quercy research team (M. Godinot, MNHN, Paris; ISEM, Montpellier; G. Escarguel, LEHNA, Lyon; C. Bousquet, Cloup d'Aural) for their work in the field. We thank S. Jiquel for her help in the Montpellier

University's collections. We are also grateful to S. Agret and L. Marivaux for kindly welcoming us in their office to take measurements and photos of the material. Finally, we acknowledge the anonymous reviewers for their constructive comments. This work was financially supported by the ANR program DEADENDER (ANR- 18-CE02-0003-01) – P.I. M. J. Orliac. This is ISEM publication 2020-168.

REFERENCES

- Antunes, M.T. 1986. *Anoplotherium* (mammalia, artiodactyla) et geochelone (reptilia, testudines) à côja: les vertébrés fossiles et l'éocène supérieur au Portugal. *Ciências da Terra*, 99-110. <http://hdl.handle.net/10362/3287>
- Berger, F.E. 1959. Untersuchungen an Schädel und Gebissresten von Cainotheriidae. *Palaeontographica*, Abteilung A, 112:1-58. <https://www.schweizerbart.de/papers/pala/detail/A112/70560>
- Berthet, D. 2003. Le genre *Cainotherium* (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction. Unpublished PhD Thesis, University of Lyon 1, France. <https://www.theses.fr/2003LYO10067>
- Blondel, C. 1997. Les ruminants de Pech Desse et de Pech du Fraysse (Quercy; MP28); évolution des ruminants de l'Oligocène d'Europe. *Geobios*, 30(4):573-591. [https://doi.org/10.1016/s0016-6995\(97\)80123-4](https://doi.org/10.1016/s0016-6995(97)80123-4)
- Blondel, C. 2005. New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 144(2):145-166. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00166.x>
- Boisserie, J.R., Lihoreau, F., Orliac, M.J., Fisher, R.E., Weston, E.M., and Ducrocq, S. 2010. Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158(2):325–366. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00548.x>
- Bravard, A. 1828. Monographie de la Montagne de Perrier, près d'Issoire (Puy-de-Dôme) et de deux espèces fossiles du genre *Felis*, découvertes dans l'une de ses couches d'alluvion: avec une carte et deux planches. Dufour et Docagne, Paris. https://reader.digitale-sammlungen.de/de/fs1/object/display/bsb10283074_00010.html
- Camp, C.L. and VanDerHoof, V.L. 1940. Bibliography of fossil vertebrates, 1928-1933. *Geological Society America Special Papers*, 27:1-503. <https://doi.org/10.1130/spe27-p1>
- Crochet, J.Y., Hartenberger, J.L., Rage, J.C., Rémy, J.A., Sigé, B., Sudre, J., and Vianey-Liaud, M. 1981. Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4(3):255-266.
- Da Silva Pires, A. 2008. Géoportail. Le portail Internet des territoires et des citoyens, Vanves, Foucher. <https://www.geoportail.gouv.fr>
- Emry, R.J. 1978. A new hypertragulid (Mammalia, Ruminantia) from the early Chadronian of Wyoming and Texas. *Journal of Paleontology*, 52(5):1004-1014. <https://www.jstor.org/stable/1303846>
- Erfurt, J. and Métais, G. 2007. Endemic European Paleogene artiodactyls: Cebochoeridae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Cainotheriidae, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, and Amphimerycidae, p. 59-84. In Prothero, D.R. and Foss, S.E. (eds.), *The Evolution of Artiodactyls*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. <https://jhupbooks.press.jhu.edu/title/evolution-artiodactyls>
- Filhol, H. 1877. Recherches sur les phosphorites du Quercy: étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Annales de la société géologique de France*, 8:1-340.

- Filhol, H. 1884. Observations relatives à des mammifères fossiles nouveaux provenant des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bulletin des Sciences physiques et naturelles de Toulouse*, 5(2):159-203.
- Geisler, J.H., Theodor, J.M., Uhen, M.D., and Foss, S.E. 2007. Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls, p. 19-31. In Prothero, D.R. and Foss, S.E. (eds.), *The Evolution of Artiodactyls*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. <https://doi.org/10.1007/s10914-005-4963-8>
- Geisler, J.H. and Uhen, M.D. 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4):991-996. <https://doi.org/10.1671/32>
- Geisler, J.H. and Uhen, M.D. 2005. Phylogenetic relationships of extinct cetartiodactyls: results of simultaneous analyses of molecular, morphological, and stratigraphic data. *Journal of Mammalian Evolution*, 12:145-160. <https://doi.org/10.1007/s10914-005-4963-8>
- Gentry, A.W. and Hooker, J.J. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla, p. 235-272. In Benton M.J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods: Mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- Gervais, P. 1852. *Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés): ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France*. Arthus Bertrand, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.39473>
- Gervais, P. 1859. *Zoologie et paléontologie françaises: nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. Arthus Bertrand, Paris. https://numelyo.bm-lyon.fr/f_view/BML:BML_00GOO0100137001100032726#
- Gervais, P. 1873. Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements du Tarn-et-Garonne et du Lot. *Journal de Zoologie (Paris)*, 2:356-380. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=GEODEBRGMFR2030192>
- Hooker, J.J. 2007. Bipedal browsing adaptations of the unusual Late Eocene–earliest Oligocene tylopod *Anoplotherium* (Artiodactyla, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 151(3):609-659. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00352.x>
- Hooker, J.J. and Weidmann, M. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland: systematic revision and resolutions of dating problems. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, 120:1-143.
- Hürzeler, J. 1936. Osteologie und odontologie der Caenotheriden. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen, Gesellschaft*, 58-59:1-111.
- Legendre, S. 1980. *Etude du gisement de Port-la-Nouvelle; étude des Cainotheriidae d'Escamps*. Unpublished DEA of Paleontology, University of Montpellier, France.
- Lihoreau, F., Boisserie, J.R., Manthi, F.K., and Ducrocq, S. 2015. Hippos stem from the longest sequence of terrestrial cetartiodactyl evolution in Africa. *Nature Communications*, 6(6264):1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms7264>
- Linnæus, C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima tertia. Laurentius Salvius, Holmia. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/10277#page/3/mode/1up>
- Matthew, W.D. and Reed, W.H. 1910. On the skull of *Apternodus* and the skeleton of a new artiodactyl. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 28(5):33-42. <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/89572#/summary>
- Ménouret, B. 2014. Gisements paléontologiques à mammifères ou empreintes de pas de mammifères du Parc naturel régional du Luberon. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure*, 12:56-74. <http://documents.irevues.inist.fr/handle/2042/58152>
- O'Leary, M.A. and Gates, J. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics*, 24(4):397-442. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00187.x>
- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaw of two extinct anthracotherioid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the classification of pachyderms by the number of their toes. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 4:103-141. <https://doi.org/10.1144/gsl.jgs.1848.004.01-02.21>

- Page, R.D. 2001. Nexus Data Editor. Version 0.5.0. Glasgow.
- Pomel, A. 1853. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal de l'Allier. Baillière, Paris. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k97953010.texteImage>
- Prothero, D.R. 1998. Oromerycidae, p. 426. In Janis, C.M., Scott, K.M., Jacobs, L.L., Gunnell, G.F., and Uhen, M.D. (eds.), Evolution of Tertiary Mammals of North America: Volume 1, Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate Like Mammals. Cambridge University Press, Cambridge.
- Remy, J.A, Crochet, J.Y., Sigé, B., Sudre, J., De Bonis, L., Vianey-Liaud, M., Godinot, M., Hartenberger, J.L., Lange-Badré, B., and Comte, B. 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy: mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 10(A):169-188.
- Rincon, A.F., Bloch, J.I., MacFadden, B.J., and Jaramillo, C.A. 2015. New early Miocene protoceratids (Mammalia, Artiodactyla) from Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(5):1-22. <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.970688>
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. Third Edition. University of Chicago Press, Chicago.
- Schlosser, M. 1884. Die Nager des Europäischen Tertiärs: nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche. *Palaeontographica*, 21:1-143. https://www.schweizerbart.de/papers/palae/detail/31/60902/Die_Nager_des_europaischen_Tertiars_nebst_Betrachtungen_uber_die_Organisation_und_die_geschichtliche_Entwicklung_der_Nager_uberhaupt
- Stehlin, H.G. 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, 33: 596-690.
- Stehlin, H.G. 1908. Die Säugetiere des Schweizerischen Eocaens, *Cristischer Catalog der Materialien*, Tome 5. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, 34:691-837.
- Stehlin, H.G. 1910. Remarques sur les faunules de mammifère des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, 19:488-520.
- Sudre, J. 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, 2:95-156. <https://doi.org/10.18563/pv.2.3.95-156>
- Sudre, J. 1977. L'évolution du genre *Robiacina* Sudre 1969, et l'origine des Cainotheriidae; implications systématiques. *Geobios*, 10:213-231. [https://doi.org/10.1016/s0016-6995\(77\)80020-x](https://doi.org/10.1016/s0016-6995(77)80020-x)
- Sudre, J. 1978. Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale: (systématique et évolution). *Mémoires et Travaux de l'E.P.H.E.*, Montpellier, France. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=9133649>
- Sudre, J. and Erfurt, J. 1996. Les artiodactyles du gisement yprésien terminal de Prémontré (Aisne, France). *Palaeovertebrata*, 25(2-4):391-414. <https://palaeovertebrata.com/Articles/view/215>
- Swofford, D.L. 2020. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4.0a161. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. <http://paup.csit.fsu.edu>
- Thewissen, J.G., Cooper, L.N., Clementz, M.T., Bajpai, S., and Tiwari, B.N. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*, 450:1190-1195. <https://doi.org/10.1038/nature06343>
- Vianey-Liaud, M. 1974. Les rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. *Palaeovertebrata*, 6:197-241. <https://palaeovertebrata.com/articles/view/172>
- Vianey-Liaud, M. and Ringeade, M. 1993. La radiation des Theridomyidae (Rodentia) hypsodontes à l'Eocène supérieur. *Geobios*, 26:455-495. [https://doi.org/10.1016/s0016-6995\(06\)80230-5](https://doi.org/10.1016/s0016-6995(06)80230-5)
- Webb, S.D. and Taylor B.E. 1980. The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 167:120-157. <http://hdl.handle.net/2246/1042>
- Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Escarguel, G., Pélissié, T., Antoine, P.O., and Orliac, M.J. 2020. Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(7):541-572. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1645754>

APPENDICES

Appendix I-III are available online in a zipped file at <https://palaeo-electronica.org/content/2020/3216-new-species-from-palembert>.

APPENDIX I.

List of Dental Characters. (A) for Ordered characters; (NA) for Unordered characters.

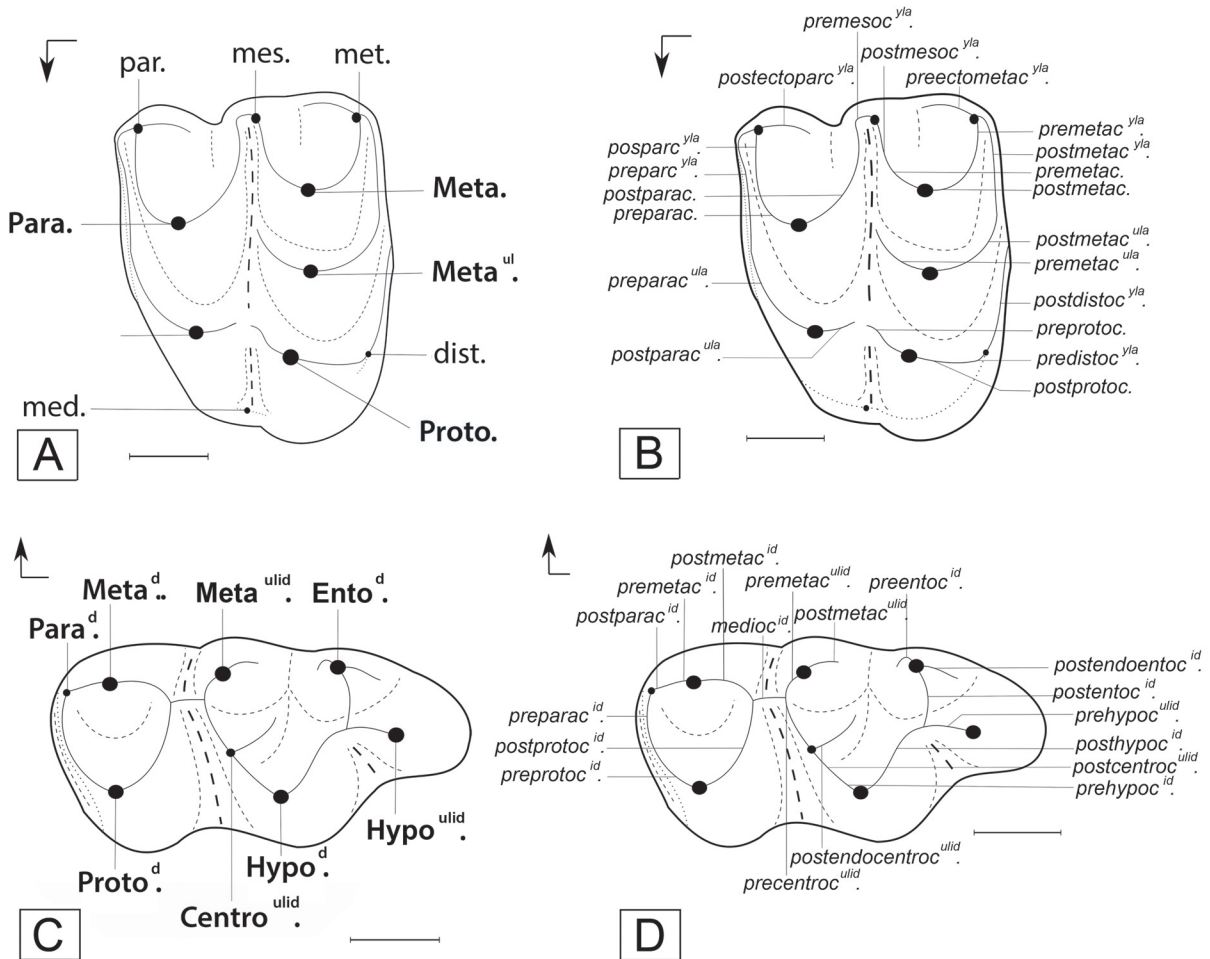
APPENDIX II.

Taxa/Characters Matrix from Dental Material (Nexus Format).

APPENDIX III.

List of Apomorphy. --> for Ambiguous synapomorphy; ==> for Non-ambiguous synapomorphy

APPENDIX IV.



Dental diagrams of derived Cainotheriidae dentition according to dental nomenclature of Boisserie et al. (2010) and Weppe et al. (2020). For upper dentition, the term crista refers to crests originating from main cusps, the term cristula refers to crests originating from conules, the term cristyla refers to crests originating from styles. For lower dentition, the term cristid refers to crests originating from main cusps, the term cristulid refers to crests originating from conulids. **A, B**, M2/; **C, D**, M3. Abbreviations: Centro^{ulid}., centroconulid; dist., distostyle; *endometac.*, endometacrista; *endoparc.*, endoparacrista; Ento^d., entoconid; Hypo^d., hypoconid; Hypo^{ulid}., hypoconulid; *medioc^{id}*., mediocristid; med., mediostyle; mes., mesostyle; Meta., metacone; Meta^d., metaconid; Meta^{ul}., metaconule; Meta^{ulid}., metaconulid; met., metastyle; Para., paracone; Para^d., paraconid; Para^{ul}., paraconule; par., parastyle; *postcentroc^{ulid}*., postcentrocristulid; *postdistoc^{yia}*., postdistocristyla; *postectoparc^{yia}*., postectoparacristyla; *postendocentroc^{ulid}*., postendocentrocristulid; *postendoentoc^{id}*., postendoentocristid; *postentoc^{id}*., postentocristid; *posthypoc^{id}*., posthypocristid; *postmetac.*, postmetacrista; *postmetac^{id}*., postmetacristid; *postmetac^{ula}*., postmetacristula; *postmetac^{ulid}*., postmetacristulid; *postmetac^{yia}*., postmetacristyla; *postparac.*, postparacrista; *postparac^{id}*., postparacristid; *postparac^{ula}*., postparacristula; *postparac^{yia}*., postparacristyla; *postprotoc.*, postprotocrista; *postprotoc^{id}*., postprotocristid; *precentroc^{ulid}*., precentrocristulid; *predistoc^{yia}*., predistocristyla; *preectometac^{yia}*., preectometacristyla; *preentoc^{id}*., preentocristid; *prehypoc^{id}*., prehypocristid; *prehypoc^{ulid}*., prehypocristulid; *premesoc^{yia}*., premesocristyla; *premetac.*, premetacrista; *premetac^{id}*., premetacristid; *premetac^{ula}*., premetacristula; *premetac^{ulid}*., premetacristulid; *premetac^{yia}*., premetacristyla; *preparac.*, preparacrista; *preparac^{id}*., preparacristid; *preparac^{ula}*., preparacristula; *preparac^{yia}*., preparacristyla; *preprotoc.*, preprotocrista; *preprotoc^{id}*., preprotocristid; Proto., protocone; Proto^d., protoconid. Circles: cusps/styles/conules/conulids; full lines: crest; dashed lines: valleys/fossa; dotted lines: cingula/cingulids; bold full lines: crown contour. Arrows indicate the mesio-lingual side. Scale bar equals 1 mm.

APPENDIX V.

Table with measurements (mm) and statistical data of the permanent teeth of *Palembertina depasi* gen. nov. sp. nov. from Palembang. N, number of specimens; L/lp/la/h/L3 and I3, see Methods; LV, limit values; $M \pm SE$, Mean \pm Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	Measurement	LV	M \pm SE	Σ	V
M2/	1	L		3.23		
		lp		4.00		
		la		3.75		
		h		1.58		
P/4	1	L		3.11		
		lp		1.88		
		la		1.52		
		h		1.82		
M/2	1	L		3.10		
		lp		2.43		
		la		2.39		
		h		1.71		
M/3	2	L	4.47-4.76	4.61 \pm 0.15	0.21	4.48
		lp	2.55-2.73	2.64 \pm 0.09	0.12	4.69
		la	2.22-2.28	2.45 \pm 0.03	0.04	1.93
		h	2.31-2.37	2.34 \pm 0.03	0.04	1.66
		L3	1.35-1.46	1.40 \pm 0.05	0.07	5.29
		I3	1.19-1.27	1.23 \pm 0.04	0.06	4.60
Dia P/2-P/3	1	L		1.31		

APPENDIX VI.

Table with measurements (mm) and statistical data of the permanent teeth of *Oxacron courtoisii* from Palembang. N, number of specimens; L/lp/la/h/L3 and I3, see Methods; LV, limit values; M \pm SE, Mean \pm Standard Error; σ , standard deviation; V, coefficient of variation.

	N	Measurement	LV	M \pm SE	Σ	V
P/3	1	L		3.13		
		lp		1.46		
		la		1.08		
		h		1.80		
P/4	1	L		2.91		
		lp		2.00		
		la		1.50		
		h		1.90		
M/1	1	L		2.95		
		lp		2.35		
		la		2.08		
		h		1.92		
M/2	2	L	3.11-3.51	3.31 \pm 0.20	0.28	8.53
		lp	2.46-2.48	2.47 \pm 0.01	0.01	0.57
		la	2.39-2.39	2.39	0.00	0.03
		h	2.19-2.42	2.30 \pm 0.12	0.16	7.16
M/3	2	L	4.23-4.41	4.32 \pm 0.09	0.13	2.94
		lp	2.05-2.18	2.11 \pm 0.06	0.09	4.22
		la	2.02-2.30	2.16 \pm 0.14	0.20	9.10
		h	2.27-2.29	2.28 \pm 0.01	0.01	0.62
		L3	1.17-1.18	1.17 \pm 0.01	0.01	0.60
		I3	1.02-1.14	1.08 \pm 0.06	0.08	7.54
M/1-M/3	1	L		10.32		
P/3-P/4	1	L		5.80		
Dia P/2-P/3	1	L		0.71		
Dia P/1-P/2	1	L		0.87		

ERRATA FOR WEPPE ET AL., 2020

Weppe, Romain, Blondel, Cécile, Vianey-Liaud, Monique, Pélissié, Thierry, and Orliac, Maëva Judith. 2020. A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae. *Palaeontologia Electronica*, 23(3):a54. <https://doi.org/10.26879/1081-palaeo-electronica.org/content/2020/3216-new-species-of-cainotherioidea>

Palembertina desplasi, an emended name for
Palembertina desplasi Weppe, Blondel, Vianey-Liaud, Pélissié, and Orliac, 2020
(Artiodactyla, Cainotheriidae) from Palembert (Quercy, SW France)

Romain Weppe, Cécile Blondel, Monique Vianey-Liaud, Thierry Pélissié, and Maëva Judith Orliac

ABSTRACT

The cainotheriid (Artiodactyla) species *Palembertina desplasi* Weppe et al., 2020 from the Quercy area (Palembert, France; MP18-MP19) was erected with a misspelling in the species epithet. We propose a corrected replacement name: *Palembertina desplasi*.

Romain Weppe. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France. romain.weppe@umontpellier.fr

Cécile Blondel. Laboratoire Paléontologie Évolution Paléoécosystèmes Paléoprimatologie: UMR 7262, Bât. B35 TSA 51106, 6 rue M. Brunet, 86073 Poitiers Cedex 9, France. cecile.blondel@univ-poitiers.fr

Monique Vianey-Liaud. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France. monique.vianey-liaud@umontpellier.fr

Thierry Pélissié. Réserve naturelle nationale géologique du Lot, Parc régional et Géoparc mondial UNESCO Causses du Quercy, 46240 Labastide-Murat, France. tpelissie@parc-causses-du-quercy.org

Maëva Judith Orliac. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France. maeva.orliac@umontpellier.fr

Keywords: new genus; new species; “Cainotherium plan”; Eocene; karstic infillings; occlusion

Submission: 26 July 2021. Acceptance: 30 August 2021.

The cainotheriid species *Palembertina deplasi* Weppe et al., 2020 was erected and described by dental and mandibular material from the Palembert locality (Quercy, SW France) dated of the late Eocene (MP18-MP19; Weppe et al., 2020). *Palembertina deplasi* is characterized by intermediate morphology between the “robiacinid” and the “derived cainotheriid” types, and allows for a better understanding of the evolution of the dental pattern of cainotheriids. This species was named for Claude Desplas, who helped to discover many fossil-yielding localities in the Quercy phosphorites. Unfortunately, the authors misspelled the name “Desplas” in the original publication and consequently the epithet of the new cainotheriid species dedicated to him in the article of Weppe et al. (2020). The name *Palembertinadesplasi* is given here as a replacement name for *P. deplasi* Weppe et al., 2020. The holotype (left M2/, PAL 21) and paratypes (left dentary fragment with M/3, PAL 60; a left dentary fragment with P/4 and M/2, PAL 62; and a right isolated M/3, PAL 64) are maintained for the definition of the species.

REFERENCES

- Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Pélissié, T., and Orliac, M. J. 2020. A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae. *Palaeontologia Electronica*, 23(3):a54. <https://doi.org/10.26879/1081>

1.5 - Article 3 : Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: cainotherioids at the Eocene–Oligocene transition.

Auteurs : Weppe, R., Orliac, M., Guinot, G., Condamine, F.L.

Journal : *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*

Résumé de l'article :

La transition Eocène-Oligocène (TEO) représente une période de changements environnementaux globaux particulièrement marquée en Europe et coïncide avec un renouvellement biotique spectaculaire. Dans ce travail, nous documentons et analysons la dynamique de diversité des Cainotherioidea (Artiodactyla) qui ont survécu à la TEO et qui se sont rapidement diversifiés après celle-ci. Cette étude est menée au niveau spécifique, à partir de 915 occurrences fossiles provenant de 37 localités du Konzentrat-Lagerstätte quercynois (sud-ouest de la France), en utilisant un modèle bayésien suivant un modèle de « birth-death » afin de notamment compenser le biais du registre fossile. Nous montrons que la diversité des Cainotherioidea a fluctué au cours du temps, avec des événements d'extinction à la TEO et à la fin de l'Oligocène, et un événement majeur de spéciation au début de l'Oligocène. Nous montrons également que les espèces à l'Oligocène étaient plus grandes et plus diversifiées que les espèces à l'Eocène, avec des surfaces masticatrices plus larges et des mandibules plus robustes. Ces caractéristiques soulignent la grande adaptabilité morphologique et la capacité de réponse rapide des espèces de Cainotherioidea aux changements de la végétation et des conditions environnementales durant l'Oligocène, ce qui a probablement joué un rôle clé dans leur survie et leur succès évolutif post-crise. Les résultats montrent enfin que la spéciation des Cainotherioidea est positivement associée à la température et à la fragmentation continentale de manière continue dans le temps, tandis que l'extinction semble se synchroniser avec les changements environnementaux de manière ponctuelle. Les interactions (diversité-dépendance) au sein du clade ont affecté quant à eux négativement la diversification des Cainotherioidea, tandis que la compétition inter-clade pourrait expliquer leur déclin final à la fin de l'Oligocène. Ces résultats fournissent ainsi une image dynamique et détaillée de l'histoire évolutive d'un clade de mammifères dans un contexte de changement global.

Mots-clés : déclin ; extinction ; préservation fossile ; macroévolution ; paléoenvironnement.



Research

Cite this article: Weppe R, Orliac MJ, Guinot G, Condamine FL. 2021 Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: cainotherioids at the Eocene–Oligocene transition. *Proc. R. Soc. B* **288**: 20210173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0173>

Received: 21 January 2021

Accepted: 10 May 2021

Subject Category:

Evolution

Subject Areas:

evolution, palaeontology

Keywords:

decline, extinction, fossil preservation, macroevolution, palaeoenvironment

Author for correspondence:

R. Weppe

e-mail: romain.weppe@umontpellier.fr

Electronic supplementary material is available online at <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5426500>.

Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: cainotherioids at the Eocene–Oligocene transition

R. Weppe, M. J. Orliac, G. Guinot and F. L. Condamine

Institut des Sciences de l'évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

id RW, 0000-0003-0105-5911; MJ, 0000-0002-8922-8356; GG, 0000-0003-3363-6972; FLC, 0000-0003-1673-9910

The Eocene–Oligocene transition (EOT) represents a period of global environmental changes particularly marked in Europe and coincides with a dramatic biotic turnover. Here, using an exceptional fossil preservation, we document and analyse the diversity dynamics of a mammal clade, Cainotherioidea (Artiodactyla), that survived the EOT and radiated rapidly immediately after. We infer their diversification history from Quercy Konzentrat–Lagerstätte (south-west France) at the species level using Bayesian birth–death models. We show that cainotherioid diversity fluctuated through time, with extinction events at the EOT and in the late Oligocene, and a major speciation burst in the early Oligocene. The latter is in line with our finding that cainotherioids had a high morphological adaptability following environmental changes throughout the EOT, which probably played a key role in the survival and evolutionary success of this clade in the aftermath. Speciation is positively associated with temperature and continental fragmentation in a time-continuous way, while extinction seems to synchronize with environmental change in a punctuated way. Within-clade interactions negatively affected the cainotherioid diversification, while inter-clade competition might explain their final decline during the late Oligocene. Our results provide a detailed dynamic picture of the evolutionary history of a mammal clade in a context of global change.

1. Introduction

The evolution of biological diversity is determined by the interaction between speciation and extinction rates, which lead clades to thrive or decline [1–4]. Speciation and extinction are in turn influenced by biotic and abiotic factors that vary over time and space, and understanding the role of these factors represents one of the main goals of evolutionary biology [3,5–8]. The evolutionary history of clades has been demonstrated to be influenced by environmental changes such as temperature variations or sea-level fluctuations [9–13], and/or biotic interactions such as predation and competition for resources [14–17].

In the Cenozoic, the Eocene–Oligocene transition (EOT) marks a period of major environmental changes worldwide. The EOT is associated with a global cooling [18,19], the onset of Antarctic glaciation [20,21], a major eustatic sea-level fall [22,23], and concurrent disruption of marine and continental ecosystems [24]. Among the latter, a major faunal turnover, known as the 'Grande Coupure' [25], has been documented in Europe. This event corresponds to a dramatic extinction phase of European endemic placental mammals [26,27], which evolved in an insular context during the middle and late Eocene [26,28], coupled with the arrival of immigrant taxa from Asia [26,28–31].

Knowledge of the European mammalian turnover during the EOT is widely based on the abundant material collected from the karstic infillings of the

Quercy phosphorites (south-west France) [27–29,32]. This fossiliferous area covers over 200 localities documenting regional faunal assemblages with a 1 Myr resolution [33,34], and a continuous record covering the late Eocene to late Oligocene interval (38–25 Ma). The abundance of fossil material retrieved in Quercy makes it a multi-site Konzentrations-Lagerstätte, and the last 50 years of excavations have built an unprecedented collection providing a unique opportunity to study the processes and mechanisms of diversification of mammalian clades.

Artiodactyls are a major component of the European endemic placental mammals [28,29]. They constitute one of the most diverse mammalian groups during the Eocene, but are drastically impacted by the Grande Coupure with numerous artiodactyl families disappearing around the EOT [28]. However, few artiodactyl groups persisted after the Grande Coupure, the Cainotherioidea being one of them. This small rabbit-sized taxon, documented from the late Eocene to the middle Miocene in the fossil record of Western Europe [35–37], was particularly flourishing during the Oligocene [32,37], and represents the most abundant artiodactyl clade retrieved in the Quercy fossil record. Consequently, Cainotherioidea represents a relevant case study to investigate the diversity dynamics of a survivor clade in a pre- and post-crisis context based on an unprecedented preservation rate.

In this work, we have revised, compiled and analysed the fossil record of Cainotherioidea (more than 900 occurrences) from 37 late Eocene to late Oligocene Quercy localities. We further tested whether and to which extent climatic and geographical changes, biotic interactions, as well as the evolution of lifehistory (body mass) and diet (dental and mandibular morphology) traits, affected the speciation and extinction rates of this clade. The focus on this exceptional fossil record concentrated to a restricted geographical area substantially reduces the number of confounding effects (e.g. preservation bias and differences in climate conditions and biologic interactions [5,38–40]), and provides access to a detailed, dynamic picture of the evolutionary history of a clade of terrestrial mammals in a general context of global change.

2. Material and methods

(a) Dataset of Cainotherioidea species

We compiled all species-level fossil occurrences of Cainotherioidea from 37 localities of the Quercy area. The material is housed in the collections of the University of Montpellier (France). Species occurrences at each locality result from direct revision and determination of the material (dental, mandibular and cranial). Each Quercy locality was associated with both a mammalian Palaeogene (MP) reference level [33,41] and a numeric age (electronic supplementary material, tables S1 and S2). The resulting dataset comprises 915 occurrences for 15 species (electronic supplementary material, dataset S1), ranging from the late Eocene to the late Oligocene (38–25 Ma).

We investigated six cranio-dental measurements (electronic supplementary material, figure S1 and dataset S2) to test for trait correlation between diversification and environment: (i) width of the P/3 (LP3); (ii) diastemata length (DIAS); (iii) mandibular corpus height (HCM3); (iv) mandibular symphysis height (HSM); (v) ramus angulus (ANGLE); and (vi) lower molar row length (LMRL). The first five traits relate to

diet [32,42–45], whereas LMRL is a proxy for body mass [46]. LP3 and DIAS are indicators of the chewing surface [32], HCM3 and HSM of the gracility/robustness of the mandibular corpus [42,44] and ANGLE of the chewing movement degree [47]. These variables are standardized by the body mass proxy (LMRL).

(b) Selection of abiotic variables

We focused on the role of three abiotic variables (temperature, sea level, continental fragmentation; see electronic supplementary material, dataset S3) which have been shown to impact past mammal diversifications [10,13,15,48–51] and spanning the full-time range of Cainotherioidea. Major trends in global climate change through time are estimated from relative proportions of different oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) in samples of benthic foraminiferal shells [52]. Trends in global temperature changes over time were obtained from $\delta^{18}\text{O}$ data transformed into deep-sea temperature estimates [53]. Trends in global sea-level changes over time were obtained from $\delta^{18}\text{O}$ data indirectly recorded in the foraminifera shell chemistry [54]. The continental fragmentation is approximated with an index obtained using palaeogeographic reconstructions at 1 Myr time intervals [55].

(c) Diversity and correlation analyses

We analysed the fossil dataset with PyRate [56] under the birth–death model with constrained shifts (BDCS) [57] to simultaneously estimate the preservation process (q), the times of speciation (T_s) and extinction (T_e) of each species, the speciation (λ) and extinction (μ) rates, and their variations through time. We ran PyRate for 10 million Markov chain Monte Carlo (MCMC) generations with time bins of 1 and 2 Myr, and sampling every 1000 generations to approximate the posterior distribution of all parameters. Given the excellent quality of the considered fossil record, all analyses were performed with a homogeneous Poisson process of preservation and accounted for varying preservation rates across taxa using the gamma model [58]. We replicated the analyses 10 times by randomizing fossil ages under a uniform law, and we combined the posterior estimates across all replicates to generate rates-through-time plots (speciation, extinction and net diversification) and past diversity dynamics.

We used the covar birth–death model [58] to test for the influence of six continuous cranio-dental characters (see above) on the diversification dynamics of cainotherioids over time. We also performed statistical treatment of trait measurements using R 3.6.2 [59], by combining the fossil occurrences of the first dataset, their dating (fossil ages from PyRate replicate; MP level locality dating) and the intraspecific trait variation (see electronic supplementary material, appendix S1 and dataset S4). We compared trait values through time by plotting the median and variance of the focal traits by MP level. We used a non-parametric Wilcoxon's test to test for difference (at a 5% risk) in the trait values during, before and after the EOT. Difference (at a 5% risk) in the trait dispersion during, before and after the EOT, was tested using a non-parametric Siegel–Tukey's test (PMCMRplus package [60]). Correlation (at a 5% risk) between traits and abiotic variables was tested using non-parametric Kendall's τ and Spearman's ρ tests. We assigned to each fossil occurrence a value from each of the three abiotic variables according to their corresponding age as estimated with PyRate (see electronic supplementary material, appendix S2).

We used the multivariate birth–death (MBD) model of PyRate [61] to assess whether environmental variables explain temporal variations in speciation and extinction rates of cainotherioids. Under the MBD model, λ and μ can change through correlations with time-continuous variables and the strength and sign of the correlations are jointly estimated for

each variable. PyRate jointly estimates the baseline speciation (λ_0) and extinction (μ_0) rates and all correlation parameters ($G\lambda$ and $G\mu$) using a horseshoe prior to control for over-parameterization and for the potential effects of multiple testing [61]. We ran the MBD model using 10 million MCMC iterations and sampling every 1000 generations to approximate the posterior distribution of all parameters (λ_0 , μ_0 , 4 $G\lambda$, 4 $G\mu$), and the shrinkage weights (ω) of each correlation parameter.

Finally, we estimated the probability for a lineage to become extinct as a function of its age (the elapsed time since its origination) by fitting the age-dependent extinction (ADE) model [62]. We ran PyRate for 10 million MCMC generations with a time-variable Poisson process of preservation, while accounting for varying preservation rates across taxa using the gamma model. We replicated the analyses on 10 randomized datasets and combined the posterior estimates across all replicates. Scripts are provided in electronic supplementary material, appendices S2 and S3.

3. Results and discussion

(a) Diversity dynamics of a surviving clade

The EOT was a time of massive turnover and is now considered a major extinction event [24,26]. A number of groups disappeared at the end of the Eocene with no relatives in the Oligocene, especially among mammals [10,26,27,29]. Here, we document the diversity dynamics of a mammal clade that survived the EOT and radiated dramatically immediately after. We inferred the diversification history of cainotherioids based on 915 occurrences at the species level, representing 15 species. Using the BDCS model, we estimated a preservation rate for cainotherioids at approximately 14 occurrences per taxon per Myr, underlining the exceptional quality of the karstic Quercy fossil record for that clade (electronic supplementary material, table S3). This rate is comparable to those recovered for invertebrate marine organisms [63–65] and, to our knowledge, is the highest rate reached for a terrestrial vertebrate clade to date (North America Cenozoic: approx. 6.95 occurrences per taxon per Myr for Caninae, approx. 8.04 for Ursidae [15]; Cenozoic: approx. 1–3 for Rhinocerotidae [58], approx. 0.25–1 for ruminants [66]; Mesozoic and Cenozoic: approx. 1.21 for amphibians [67]; approx. 1.21 for crocodiles, approx. 0.79 for turtles and approx. 1.31 for lepidosaurs [68]). The high preservation rate for cainotherioids is consistent with the highly sampled and high-quality fossiliferous record of the Quercy Konzentrat-Lagerstätte [29,32,33].

Our results indicate, for time bins of 1 (figure 1) and 2 Myr (electronic supplementary material, figure S2), that the diversification dynamics of cainotherioids conforms to a time-variable birth–death process with early high rates of speciation that decreased toward the EOT, increased drastically just after the EOT, and decreased again in the last 5 Myr (figure 1a). Extinction was fairly constant but peaked at the EOT and in the last 5 Myr (figure 1b). This resulted in a positive net diversification early in the clade's history, followed by a 2 Myr period of negative net diversification throughout the EOT, and followed by a high net diversification in the early Oligocene, and a decline phase in the last 5 Myr (figure 1c). As a consequence, the diversity trajectory of cainotherioids shows a complex evolution over time (figure 1d), with an alternation of three successive peaks of species diversity. The first one, recorded in the late Eocene,

corresponds to the differentiation of the Robiacinidae; the second one, observed at the very end of the Eocene, corresponds to the occurrence of the first Cainotheriidae species; and the third and major one, occurring in the early Oligocene, reflects the diversification of the subfamily Cainotheriinae. This early Oligocene diversification event (figures 1a,d), already mentioned in the literature [32,37], shows the successful adaptive response of this clade to the new post-EOT environmental conditions. However, cainotherioids clearly experience an extinction event at the EOT (figures 1b,d), implying that despite their relative evolutionary success after the transition, this survivor clade was nevertheless strongly impacted by the environmental changes. In addition, speciation rates decrease drastically at the end of the early Oligocene and remain particularly low until the late Oligocene (figure 1a), failing to compensate for the successive extinction peaks. Our results thus highlight the importance of the speciation decrease in the decline of clades' diversity that, under a general regime of high background extinction rates, drive clades to extinction [2,4]. These observations also stand for time bins of 2 Myr (electronic supplementary material, figure S2).

(b) Evolutionary drivers of the cainotherioid diversity

By fitting the ADE model to species occurrences, we found no evidence for ADE in cainotherioids, meaning that young and old species are equally likely to become extinct (electronic supplementary material, table S4). These results are in line with the law of constant extinction as envisioned in the Red Queen hypothesis [69] and differ from previous studies on ADE, which mostly found an inverse relationship between taxon age and extinction risk [17,62,70]. Interestingly, the mean longevity of cainotherioid species is relatively low (approx. 3.7 Myr; electronic supplementary material, table S4) as compared to some estimates of mean duration of artiodactyl species: approximately 5.6 Myr in the Neogene of Old World [71] or approximately 4.4 Myr in the Cenozoic of North America [72]. This could be explained by the limited geographical range of cainotherioid species that were restricted to the Quercy area (approx. 1800 km²), which may have impacted their probability of extinction [73]. Indeed, cosmopolitan taxa seem to have a lower risk of extinction than endemic or regionally restricted species [17,63]. In addition, differences in species longevity can also relate to the time interval of our study that coincides with a period of important climatic change [19,20,53]. A particularly low mean duration is indeed estimated for North American artiodactyl species during the late Eocene–Oligocene period (approx. 2.9 Myr [74]), and small longevity values of cainotherioids species might also reflect a general context of environmental crisis. These results, however, alone cannot explain the decline in cainotherioid diversity in Quercy during the late Oligocene.

The impact of environmental variations in speciation and extinction rates of cainotherioids over the considered time span was investigated using the MBD model. We recovered no effects of sea-level variations on speciation and extinction rates ($\omega < 0.5$; electronic supplementary material, table S5), suggesting that eustatic fluctuations did not influence the diversification of cainotherioids. However, we found evidence for an effect of both continental fragmentation and temperature variations over speciation rates ($\omega > 0.5$;

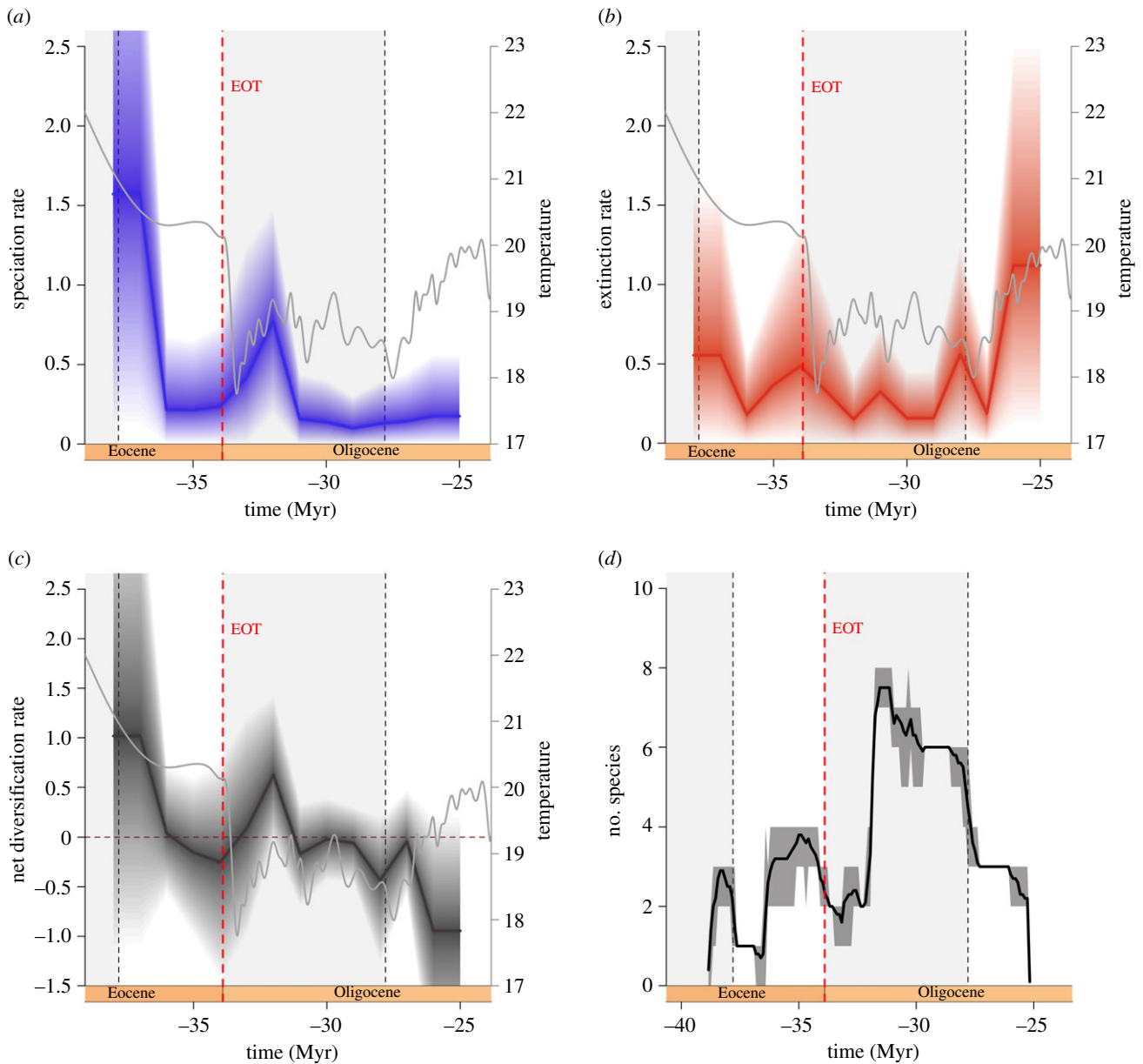


Figure 1. Illustration of the evolutionary dynamics of cainotherioid diversity as controlled by time-variable speciation and extinction. With analyses at the species level under the birth–death model with constrained shifts (1 Myr bins), speciation (a) and extinction (b) rates are inferred. (c) The net diversification rate is the difference between speciation and extinction rates (net diversification rate below zero indicating a decline in diversity). (d) The cainotherioid diversity trajectories incorporating uncertainties around the age of the fossil occurrences. Solid lines indicate mean posterior rates and the shaded areas show 95% CI. The temperature curve is derived from [53]. (Online version in colour.)

electronic supplementary material, table S5). These correlations are both positive ($G_{\lambda_{\text{temperature}}} = 0.01$, $G_{\lambda_{\text{fragmentation}}} = 4.61$; electronic supplementary material, table S5), suggesting higher speciation rates during warmer periods with more fragmented landmasses. The influence of tectonics and global climate change on deep-time biodiversity dynamics has been reported in numerous studies at the mammalian scale, over long-time ranges and broadly distributed groups [10,48–51,75] or over smaller time ranges and/or restricted groups [15,76,77]. Europe experienced important climatic and tectonic fluctuations between the Eocene and Oligocene, with (i) a significant global drop in temperature at the EOT followed by successive phases of warming at the beginning and the end of the Oligocene [53,78]; and (ii) an important phase of Alpine orogeny [31,79], which led to a decrease in continental fragmentation during the EOT [55]. By positively affecting the cainotherioid capacity to diversify, our study highlights that continental fragmentation and temperature

are likely drivers of speciation rates. The effect of these two factors on speciation is well known and has been tested in other studies in vertebrates (amphibians [67]; mammals [10]; rodents [76]; sharks [17]; tetrapods [51]).

While global environmental change affected the speciation of cainotherioids, we found no significant long-term effects of abiotic factors over the observed trends in extinction rates throughout the Eocene–Oligocene period (electronic supplementary material, table S5). However, we observed that peaks of extinction occur almost concomitantly with major environmental changes, notably at the EOT (global cooling and sea-level fall [19,21,23]) and at the end of the Oligocene (global warming [52,80]) (figure 1b). This highlights the influence of environmental variables on cainotherioid extinction over short time bins, which may be reminiscent of the court jester model [5,81]. These punctual extinction events occur in a context of abiotic variations, regardless of their increase or decrease, which might explain the lack of

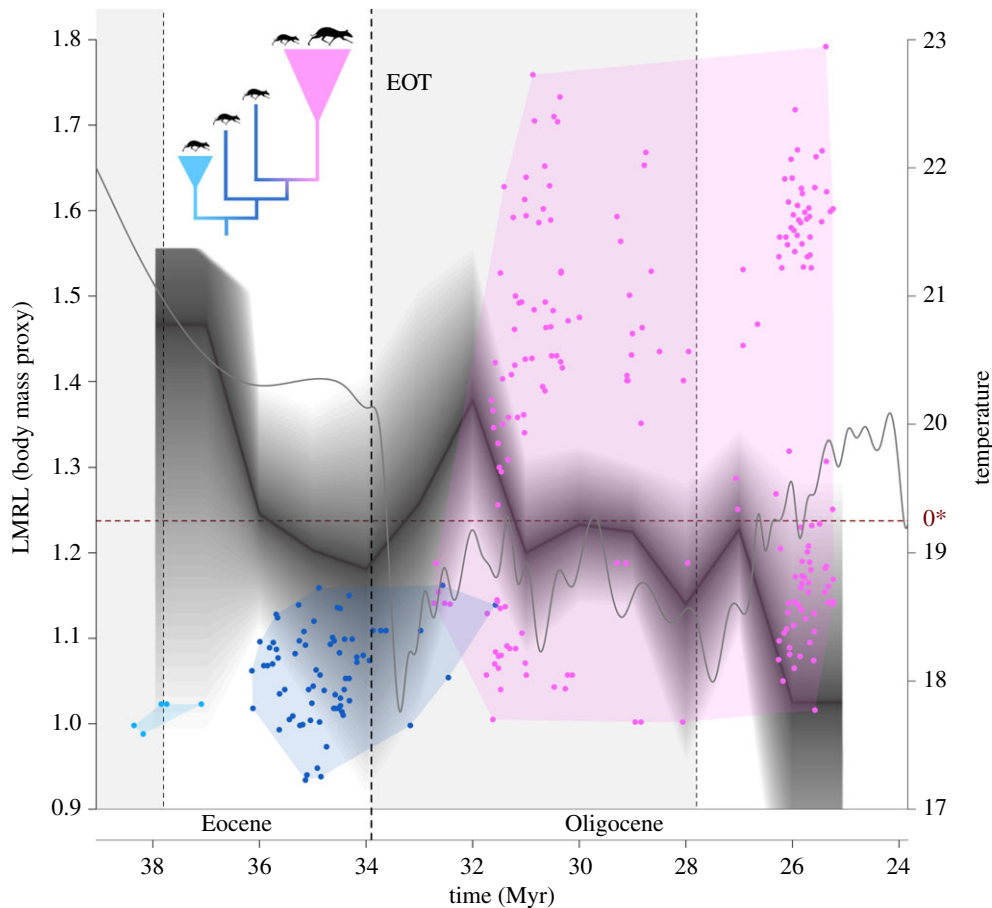


Figure 2. Diversity dynamics and size evolution (LMRL, body mass proxy) of cainotherioids around the Eocene–Oligocene transition. In light blue, the Robiacinidae family; in blue, the first Cainotheriidae species; and in light pink, the Cainotheriinae subfamily. The red dotted line indicates the net diversification rate equal to 0. The temperature curve is derived from [53]. (Online version in colour.)

long-term correlation between extinction rates and abiotic factors. This point highlights the limitation of our study with the MBD model in its current version, where it is only possible to infer time-continuous correlations and not punctual correlations.

The decline of cainotherioids after their rapid diversification in the early Oligocene (figure 1*d*) partly resulting from their failure to speciate, illustrates one of the most pervasive principles in macroevolution (i.e. diversification is slowing down [51,82,83]) and is not explained by the abiotic factors considered here. However, the MBD analyses indicate that within-clade diversity-dependent processes played a role on cainotherioid diversification. The results indicate a negative correlation ($G\lambda_{\text{Diversity}} = -2.65$) between speciation and clade diversity ($\omega > 0.5$; electronic supplementary material, table S5), implying that cainotherioid speciation rates decreased as they diversified over time. This negative within-clade diversity-dependence can be linked with ecological constraints caused by competition for resources or niche availability (see below) [82–84] that probably constrained the diversity of cainotherioid species. Moreover, inter-clade competition may also have contributed to the Oligocene decline of cainotherioids. The arrival of new competitors from Asia during the Grande Coupure [25], like ruminants, glires (Castoridae, Cricetidae and Leporidae) and carnivores [28,29,85], may have exerted significant selective pressure on cainotherioids. The fossil record indicates that these newcomer clades diversified after their arrival in Europe [28,29,66,86,87] and may have competed with cainotherioids already present by sharing similar diets [28,29] or by creating new predator–

prey interactions. This part of the competition between clades could not be treated in this study, requiring a compilation and revision of fossil occurrences data similar to the cainotherioids but for three large groups of mammals present in Europe.

(c) Morphological evolution of cainotherioid species after the EOT

In spite of their general conservative cranio-dental and post-cranial morphology throughout their fossil record, Oligocene cainotherioid species seem to differ from Eocene relatives by a generally larger size (body mass) and augmented chewing surface [32]. Consequently, we tested for a correlation between cranio-dental morphology and the diversity dynamics of cainotherioids, and investigated six variables associated with body mass and diet (see above) as drivers of the diversification of the clade. Our results indicate that none of the traits tested have a significant effect on speciation and extinction rates over the time interval considered (electronic supplementary material, table S6). However, macroscopic observations indicate that traits do differ between species before and after the EOT: Wilcoxon (difference in the trait) and Siegel–Tukey (dispersion in the trait) tests show significant evidence that traits are distinct between species throughout the transition (electronic supplementary material, table S7). Oligocene cainotherioids, mostly the subfamily Cainotheriinae, are more speciose and show an increase in their size range (figure 2; electronic supplementary material, figure S3A), which occurred shortly after the

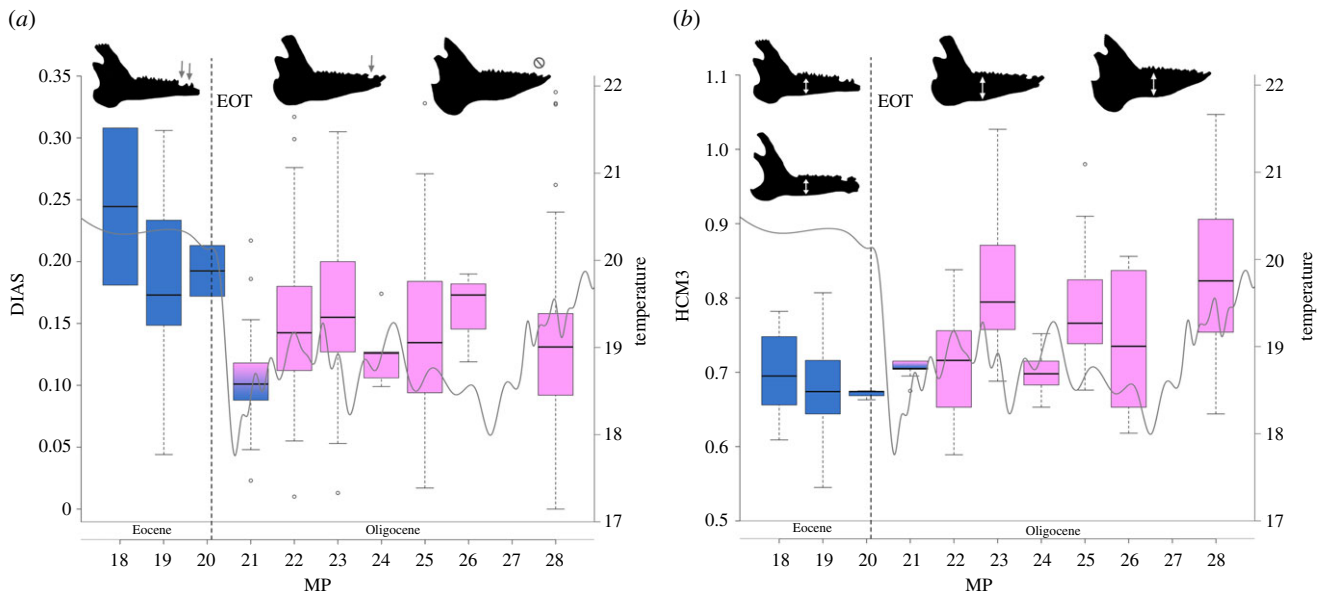


Figure 3. Morphological evolution of cainotherioids during, before and after the EOT (by MP level) illustrated by (a) diastemata length (DIAS); (b) mandibular corpus height (HCM3). In blue, the first Cainotheriidae species; and in light pink, the Cainotheriinae subfamily. The temperature curve is derived from [53]; representations of additional traits are provided in electronic supplementary material, figure S3. (Online version in colour.)

EOT and could be related to the clade's evolutionary success because it coincides with the early Oligocene diversification phase. At their diversity peak (MP 23, ca 31 Myr), eight species cohabited (figure 1d), covering a wide range of body sizes; large and small species then persisted until the end of the Oligocene. After the early Oligocene diversification of Cainotheriinae, members of the group all display a very similar, highly derived, dental morphology [32,37] and most probably did not drastically differ in their diet. These morphological and dietary similarities might thus have triggered within-clade competition and niche saturation among Oligocene taxa as suggested by the MBD model.

According to our results, compared with Eocene ones, Oligocene species display a larger chewing surface (expressed through LP3 and DIAS; figure 3a; electronic supplementary material, figure S3b and table S7), and more robust mandibles (HCM3 and HSM; figure 3b; electronic supplementary material, figure S3c and table S7) with smaller degree of chewing movement (ANGLE; electronic supplementary material, figure S3d and table S7). This change in cranio-dental morphology between Eocene and Oligocene taxa, which reflects an underlying diet modification, has to be put in perspective with the drastic vegetation change during the Oligocene in Europe. Tropical rainforests of the Eocene were replaced by an open and drier environment during the Oligocene with more abrasive vegetation [88–90] requesting stronger masticatory force/surface for herbivores [42–44]. In addition, our results indicate a significant effect of abiotic factors over the six traits measured, which are associated with body mass and diet (electronic supplementary material, table S8), suggesting that environmental changes impacted the cainotheroid trait evolution over the considered time period. The relationship between environment change and species morphology—corresponding to diet—has previously been hypothesized at the artiodactyl scale around the EOT in [28] and is formally tested here. Our results thus highlight the great morphological adaptability of cainotheroid species to major environmental changes of the EOT. This ability to adapt and also, to rapidly

diversify, may have played a key role in the survival of the EOT and subsequent evolutionary success of this clade during the early Oligocene.

4. Conclusion

The multi-site Konzentrat-Lagerstätte from Quercy (south-west France) documents with unprecedented accuracy the fossil record of the cainotheroid superfamily and allows the analysis of the diversity dynamics of this mammal clade. The estimated preservation rate of approximately 14 occurrences per taxon per Ma is comparable to those recovered for invertebrate marine organisms. The diversity dynamics history of cainotherioids is characterized by extinction events at the EOT and at the late Oligocene, and by a major speciation burst in the early Oligocene. Contrary to most other endemic artiodactyl groups, cainotherioids diversify after the EOT thanks to high morphological adaptability, facing environmental changes. Oligocene species display a larger chewing surface and more robust mandibles, fitting the more abrasive vegetation of the drier environmental conditions. The rapid response of cainotherioids to environmental changes likely played a key role in the survival and post-crisis evolutionary success of the clade. We further highlight that speciation is positively associated with temperature fluctuations and continental fragmentation in a time-continuous way, while extinction seems to synchronize with environmental change in a punctuated way. The success and decline of cainotherioids was also partly driven by biotic factors. We find that cainotherioid speciation rates decreased as they diversified over time, and we suggest that within-clade interactions negatively affect the cainotherioid diversification. Finally, we hypothesize that inter-clade competition with Asian newcomers might explain their final decline during the late Oligocene.

Data accessibility. Datasets, scripts, extended material and methods, and supplemental tables and figures are provided in the electronic supplementary material. The datasets are available from the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.3tx95x6fn> [91].

Authors' Contributions. R.W.: Conceptualization, data curation, formal analysis, investigation, methodology, project administration, supervision, validation, visualization, writing—original draft, writing—review and editing; M.J.O.: conceptualization, funding acquisition, investigation, resources, supervision, validation, visualization, writing—original draft, writing—review and editing; G.G.: conceptualization, formal analysis, investigation, software, supervision, validation, writing—original draft, writing—review and editing; F.L.C.: conceptualization, formal analysis, investigation, methodology, resources, software, supervision, validation, writing—original draft, writing—review and editing.

All authors gave final approval for publication and agreed to be held accountable for the work performed therein.

Competing interests. We declare we have no competing interests.

Funding. This work was financially supported by the ANR program DEADENDER (grant no. ANR-18-CE02-0003-01)—P.I. M.J.O.

Acknowledgements. We are grateful to T. Pélissié (PNR des Causses du Quercy), the Cloup d'Aural and the Quercy research team (M. Godinot, MNHN, Paris; ISEM, Montpellier; G. Escarguel, LEHNA, Lyon; C. Bousquet, Cloup d'Aural) for their work in the field. We thank S. Jiquel and A.-L. Charruault for her help in the collections of the University of Montpellier. We thank J. Maugoust for his help in statistical treatments with R. We are also grateful to S. Agret for kindly welcoming us in her office to take measurements of the material. Finally, we thank T. Halliday and T. Simões for their constructive comments on an earlier version of the manuscript. This is ISEM publication 2021-061.

References

- Gilinsky NL, Bambach RK. 1987 Asymmetrical patterns of origination and extinction in higher taxa. *Paleobiology* **13**, 427–445. (doi:10.1017/S009483730009027)
- Quental TB, Marshall CR. 2013 How the red queen drives terrestrial mammals to extinction. *Science* **341**, 290–292. (doi:10.1126/science.1239431)
- Lim JY, Marshall CR. 2017 The true tempo of evolutionary radiation and decline revealed on the Hawaiian archipelago. *Nature* **543**, 710–713. (doi:10.1038/nature21675)
- Žliobaitė I, Fortelius M, Stenseth NC. 2017 Reconciling taxon senescence with the Red Queen's hypothesis. *Nature* **552**, 92–95. (doi:10.1038/nature24656)
- Benton MJ. 2009 The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* **323**, 728–732. (doi:10.1126/science.1157719)
- Ezard THG, Aze T, Pearson PN, Purvis A. 2011 Interplay between changing climate and species' ecology drives macroevolutionary dynamics. *Science* **332**, 349–351. (doi:10.1126/science.1203060)
- Ezard THG, Purvis A. 2016 Environmental changes define ecological limits to species richness and reveal the mode of macroevolutionary competition. *Ecol. Lett.* **19**, 899–906. (doi:10.1111/ele.12626)
- Aguilée R, Gascuel F, Lambert A, Ferriere R. 2018 Clade diversification dynamics and the biotic and abiotic controls of speciation and extinction rates. *Nat. Commun.* **9**, 1–13. (doi:10.1038/s41467-018-05419-7)
- Janis CM. 1993 Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**, 467–500. (doi:10.1146/annurev.es.24.110193.002343)
- Figueirido B, Janis CM, Pérez-Claros JA, De Renzi M, Palmqvist P. 2012 Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **109**, 722–727. (doi:10.1073/pnas.1110246108)
- Mayhew PJ, Bell MA, Benton TG, McGowan AJ. 2012 Biodiversity tracks temperature over time. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **109**, 15 141–15 145. (doi:10.1073/pnas.1200844109)
- Fortelius M, Eronen JT, Kaya F, Tang H, Raia P, Puolamäki K. 2014 Evolution of neogene mammals in Eurasia: environmental forcing and biotic interactions. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **42**, 579–604. (doi:10.1146/annurev-earth-050212-124030)
- Tennant JP, Mannion PD, Upchurch P. 2016 Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nat. Commun.* **7**, 1–11. (doi:10.1038/ncomms12737)
- Van Valkenburgh B. 2007 Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integr. Comp. Biol.* **47**, 147–163. (doi:10.1093/icb/pcm016)
- Silvestro D, Antonelli A, Salamin N, Quental TB. 2015 The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **112**, 8684–8689. (doi:10.1073/pnas.1502803112)
- Liow LH, Reitan T, Harnik PG. 2015 Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night. *Ecol. Lett.* **18**, 1030–1039. (doi:10.1111/ele.12485)
- Condamine FL, Romieu J, Guinot G. 2019 Climate cooling and clade competition likely drove the decline of lamniform sharks. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **116**, 20 584–20 590. (doi:10.1073/pnas.1902693116)
- Zachos J, Pagani H, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001 Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**, 686–693. (doi:10.1126/science.1059412)
- O'Brien CL, Huber M, Thomas E, Pagani M, Super JR, Elder LE, Hull PM. 2020 The enigma of Oligocene climate and global surface temperature evolution. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **117**, 25 302–25 309. (doi:10.1073/pnas.2003914117)
- Liu Z, Pagani M, Zinniker D, Deconto RM, Huber M, Brinkhuis H, Shah SR, Leckie RM, Pearson A. 2009 Eocene-Oligocene climate transition. *Science* **323**, 1187–1190. (doi:10.1126/science.1166368)
- Liebrand D *et al.* 2017 Evolution of the early Antarctic ice ages. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 3867–3872. (doi:10.1073/pnas.1615440114)
- Coxall HK, Pearson PN. 2007 The Eocene-Oligocene transition. In *Deep-time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies* (eds M Williams, AM Haywood, FJ Gregory, DN Schmidt), pp. 351–387. London, UK: The Geological Society.
- Miller KG, Browning JV, John Schmelz W, Kopp RE, Mountain GS, Wright JD. 2020 Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Sci. Adv.* **6**, eaaz1346. (doi:10.1126/sciadv.aaz1346)
- Hoyal Cuthill JF, Guttenberg N, Budd GE. 2020 Impacts of speciation and extinction measured by an evolutionary decay clock. *Nature* **588**, 636–641. (doi:10.1038/s41586-020-3003-4)
- Stehlin HG. 1909 Remarques sur les faunules de mammifère des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. Fr.* **19**, 488–520.
- Prothero DR. 1994 The late Eocene-Oligocene extinctions. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **22**, 145–165. (doi:10.1146/annurev.ea.22.050194.001045)
- Escarguel G, Legendre S. 2006 New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Strata* **13**, 245–273. (doi:10.1016/j.crte.2007.11.005)
- Blondel C. 2001 The eocene-oligocene ungulates from western europe and their environment. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **168**, 125–139. (doi:10.1016/S0031-0182(00)00252-2)
- Legendre S, Crochet JY, Godinot M, Hartenberger JL, Marandat B, Remy JA, Sige B, Sudre J, Vianey-Liaud M. 1991 Evolution de la diversité des faunes de Mammifères d'Europe occidentale au Paleogene (MP 11 a MP 30). *Bull. Soc. Géol. Fr.* **162**, 867–874. (doi:10.2113/gssgfbull.162.5.867)
- Baciu C, Hartenberger J-L. 2001 Un exemple de corrélation marin-continental dans le Priabonien de Roumanie. Remarques sur la Grande Coupure. *C. R. Acad. Sci. Sér. IIA—Earth Planet. Sci.* **333**, 441–446. (doi:10.1016/s1251-8050(01)01659-7)
- Mennecart B, Geraads D, Spassov N, Zagorchev I. 2018 Discovery of the oldest European ruminant in the late Eocene of Bulgaria: did tectonics influence the diachronic development of the Grande Coupure?

- Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **498**, 1–8. (doi:10.1016/j.palaeo.2018.01.011)
32. Weppe R, Blondel C, Vianey-Liaud M, Escarguel G, Pélissié T, Antoine PO, Judith Orliac M. 2020 Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *J. Syst. Palaeontol.* **18**, 541–572. (doi:10.1080/14772019.2019.1645754)
33. Aguilar J-P, Legendre S, Michaux J. 1997 Biochronologie mammalienne du cénozoïque en Europe et domaines reliés. In *Actes du congrès BiochroM'97* (eds J-P Aguilar, S Legendre, J Michaux), pp. 1–818. Montpellier, France: Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'École Pratique des Hautes Etudes.
34. Escarguel G, Legendre S, Sigé B. 2008 Unearthing deep-time biodiversity changes: the Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Compt. Rend. - Geosci.* **340**, 602–614. (doi:10.1016/j.crte.2007.11.005)
35. Legendre S. 1980 Etude du gisement de Port-la-Nouvelle; étude des Cainotheriidae d'Escamps. Master's thesis, Université de Montpellier.
36. Berthet D. 2003 Le genre *Cainotherium* (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction. *Travaux et Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* **159**, 3–205.
37. Blondel C. 2005 New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zool. J. Linn. Soc.* **144**, 145–166. (doi:10.1111/j.1096-3642.2005.00166.x)
38. Alroy J *et al.* 2001 Effects of sampling standardization on estimates of phanerozoic marine diversification. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **98**, 6261–6266. (doi:10.1073/pnas.111144698)
39. Smith AB. 2001 Large-scale heterogeneity of the fossil record: implications for phanerozoic biodiversity studies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **356**, 351–367. (doi:10.1098/rstb.2000.0768)
40. Smith AB. 2007 Marine diversity through the phanerozoic: problems and prospects. *J. Geol. Soc. London.* **164**, 731–745. (doi:10.1144/0016/76492006-184)
41. Schmidt-Kittler N, Brunet M, Godinot M, Franzen JL, Hooker JJ, Legendre S. 1987 European reference levels and correlation tables. *Münch. Geowiss. Abh. A* **10**, 13–31.
42. Spencer LM. 1995 Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *J. Mammal.* **76**, 448–471. (doi:10.2307/1382355)
43. Mendoza M, Janis CM, Palmqvist P. 2002 Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *J. Zool.* **258**, 223–246. (doi:10.1017/S0952836902001346)
44. Lazagabaster IA, Rowan J, Kamilar JM, Reed KE. 2016 Evolution of craniodental correlates of diet in African Bovidae. *J. Mamm. Evol.* **23**, 385–396. (doi:10.1007/s10914-016-9329-x)
45. Codron D, Hofmann RR, Clauss M. 2019 Morphological and physiological adaptations for browsing and grazing. In *The ecology of browsing and grazing II* (eds IJ Gordon, HT Prins), pp. 81–125. Cham, Switzerland: Springer. (doi:10.1007/978-3-030-25865-8_4)
46. Janis C. 1990 Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications* (eds J Damuth, BJ MacFadden), pp. 255–300. Cambridge, UK: Cambridge University Press. (doi:10.1046/j.1420-9101.1992.5030530.x)
47. Herring SW. 1972 The role of canine morphology in the evolutionary divergence of pigs and peccaries. *J. Mammal.* **53**, 500–512. (doi:10.2307/1379040)
48. Costeur L, Legendre S. 2008 Spatial and temporal variation in European Neogene large mammals diversity. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **261**, 127–144. (doi:10.1016/j.palaeo.2008.01.011)
49. Kohn MJ, Fremd TJ. 2008 Miocene tectonics and climate forcing of biodiversity, western United States. *Geology* **36**, 783–786. (doi:10.1130/G24928A.1)
50. Badgley C. 2010 Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography* **33**, 220–231. (doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06282.x)
51. Condamine FL, Rolland J, Morlon H. 2019 Assessing the causes of diversification slowdowns: temperature-dependent and diversity-dependent models receive equivalent support. *Ecol. Lett.* **22**, 1900–1912. (doi:10.1111/ele.13382)
52. Zachos JC, Dickens GR, Zeebe RE. 2008 An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* **451**, 279–283. (doi:10.1038/nature06588)
53. Hansen J, Sato M, Russell G, Kharecha P. 2013 Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Phil. Trans. R. Soc. A* **371**, 20120294. (doi:10.1098/rsta.2012.0294)
54. Miller KG *et al.* 2005 The phanerozoic record of global sea-level change. *Science* **310**, 1293–1298. (doi:10.1126/science.1116412)
55. Zaffos A, Finnegan S, Peters SE. 2017 Plate tectonic regulation of global marine animal diversity. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 5653–5658. (doi:10.1073/pnas.1702297114)
56. Silvestro D, Salamin N, Antonelli A, Meyer X. 2019 Improved estimation of macroevolutionary rates from fossil data using a Bayesian framework. *Paleobiology* **45**, 546–570. (doi:10.1017/pab.2019.23)
57. Silvestro D, Cascales-Miñana B, Bacon CD, Antonelli A. 2015 Revisiting the origin and diversification of vascular plants through a comprehensive Bayesian analysis of the fossil record. *New Phytol.* **207**, 425–436. (doi:10.1111/nph.13247)
58. Silvestro D, Schnitzler J, Liow LH, Antonelli A, Salamin N. 2014 Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data. *Syst. Biol.* **63**, 349–367. (doi:10.1093/sysbio/syu006)
59. R Core Team. 2019 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
60. Pohlert T. 2020 PMCMRplus: calculate pairwise multiple comparisons of mean rank sums extended. See <https://cran.r-project.org/package=PMCMRplus>.
61. Lehtonen S, Silvestro D, Karger DN, Scotese C, Tuomisto H, Kessler M, Peña C, Wahlberg N, Antonelli A. 2017 Environmentally driven extinction and opportunistic origination explain fern diversification patterns. *Sci. Rep.* **7**, 1–12. (doi:10.1038/s41598-017-05263-7)
62. Hagen O, Andermann T, Quental TB, Antonelli A, Silvestro D. 2018 Estimating age-dependent extinction: contrasting evidence from fossils and phylogenies. *Syst. Biol.* **67**, 458–474. (doi:10.1093/sysbio/syx082)
63. Payne JL, Finnegan S. 2007 The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **104**, 10 506–10 511. (doi:10.1073/pnas.0701257104)
64. Fenton IS, Pearson PN, Jones TD, Farnsworth A, Lunt DJ, Markwick P, Purvis A. 2016 The impact of Cenozoic cooling on assemblage diversity in planktonic foraminifera. *Phil. Trans. R. Soc. B* **371**, 20150224. (doi:10.1098/rstb.2015.0224)
65. Pimiento C, Bacon CD, Silvestro D, Hendy A, Jaramillo C, Zizka A, Meyer X, Antonelli A. 2020 Selective extinction against redundant species buffers functional diversity: redundancy buffers functional diversity. *Proc. R. Soc. B* **287**, 20201162. (doi:10.1098/rspb.2020.1162)
66. Cantalapiedra JL, Hernández Fernández M, Azanza B, Morales J. 2015 Congruent phylogenetic and fossil signatures of mammalian diversification dynamics driven by Tertiary abiotic change. *Evolution* **69**, 2941–2953. (doi:10.1111/evo.12787)
67. Rolland J, Condamine FL. 2019 The contribution of temperature and continental fragmentation to amphibian diversification. *J. Biogeogr.* **46**, 1857–1873. (doi:10.1111/jbi.13592)
68. Meseguer AS, Condamine F. 2020 Ancient tropical extinctions at high latitudes contributed to the latitudinal diversity gradient. *Evolution* **74**, 1966–1987. (doi:10.1111/evo.13967)
69. Van Valen L. 1973 A new evolutionary law. *Evol. Theor.* **1**, 1–30.
70. Finnegan S, Payne JL, Wang SC. 2008 The Red Queen revisited: reevaluating the age selectivity of Phanerozoic marine genus extinctions. *Paleobiology* **34**, 318–341. (doi:10.1666/07008.1)
71. Raia P, Passaro F, Fulgione D, Carotenuto F. 2012 Habitat tracking, stasis and survival in Neogene large mammals. *Biol. Lett.* **8**, 64–66. (doi:10.1098/rsbl.2011.0613)
72. Prothero DR. 2014 Species longevity in North American fossil mammals. *Integr. Zool.* **9**, 383–393. (doi:10.1111/1749-4877.12054)
73. Jablonski D. 2008 *In the light of evolution*. Washington, DC: National Academies Press. (doi:10.17226/12501)

74. Prothero DR, Heaton TH. 1996 Faunal stability during the early oligocene climatic crash. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **127**, 257–283. (doi:10.1016/S0031-0182(96)00099-5)
75. Cantalapiedra JL, FitzJohn RG, Kuhn TS, Fernández MH, DeMiguel D, Azanza B, Morales J, Mooers AØ. 2014 Dietary innovations spurred the diversification of ruminants during the Caenozoic. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20132746. (doi:10.1098/rspb.2013.2746)
76. Finarelli JA, Badgley C. 2010 Diversity dynamics of Miocene mammals in relation to the history of tectonism and climate. *Proc. R. Soc. B* **277**, 2721–2726. (doi:10.1098/rspb.2010.0348)
77. Cantalapiedra JL, Domingo MS, Domingo L. 2018 Multi-scale interplays of biotic and abiotic drivers shape mammalian sub-continental diversity over millions of years. *Sci. Rep.* **8**, 1–8. (doi:10.1038/s41598-018-31699-6)
78. Héran MA, Lécuyer C, Legendre S. 2010 Cenozoic long-term terrestrial climatic evolution in Germany tracked by $\delta^{18}\text{O}$ of rodent tooth phosphate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **285**, 331–342. (doi:10.1016/j.palaeo.2009.11.030)
79. Kocsis L, Ozsvárt P, Becker D, Ziegler R, Scherler L, Codrea V. 2014 Orogeny forced terrestrial climate variation during the late Eocene-early Oligocene in Europe. *Geology* **42**, 727–730. (doi:10.1130/G35673.1)
80. Gastaldo RA, Riegel W, Puttmann W, Linnemann UG, Zetter R. 1998 A multidisciplinary approach to reconstruct the Late Oligocene vegetation in central Europe. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **101**, 71–94. (doi:10.1016/S0034-6667(97)00070-5)
81. Barnosky AD. 2001 Distinguishing the effects of the red queen and court jester on miocene mammal evolution in the northern rocky mountains. *J. Vertebr. Paleontol.* **21**, 172–185. (doi:10.1671/0272-4634(2001)021[0172:dteotr]2.0.co;2)
82. Phillimore AB, Price TD. 2008 Density-dependent cladogenesis in birds. *PLoS Biol.* **6**, e71. (doi:10.1371/journal.pbio.0060071)
83. Moen D, Morlon H. 2014 Why does diversification slow down? *Trends Ecol. Evol.* **29**, 190–197. (doi:10.1016/j.tree.2014.01.010)
84. Solé F, Falconnet J, Yves L. 2014 New proviverrines (Hyaenodontida) from the early Eocene of Europe; phylogeny and ecological evolution of the Proviverrinae. *Zool. J. Linn. Soc.* **171**, 878–917. (doi:10.1111/zoj.12155)
85. Glor RE. 2010 Phylogenetic insights on adaptive radiation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **41**, 251–270. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173447)
86. Blondel C. 1997 Les ruminants de Pech Desse et de Pech du Fraysse (Quercy; MP28); évolution des ruminants de l'oligocène d'Europe. *Geobios* **30**, 573–591. (doi:10.1016/S0016-6995(97)80123-4)
87. Pires MM, Silvestro D, Quental TB. 2017 Interactions within and between clades shaped the diversification of terrestrial carnivores. *Evolution* **71**, 1855–1864. (doi:10.1111/evo.13269)
88. Knobloch E, Kvaček Z, Bůžek Č, Mai DH, Batten DJ. 1993 Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **78**, 41–54. (doi:10.1016/0034-6667(93)90016-N)
89. Cavagnetto C, Anadón P. 1996 Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **92**, 281–305. (doi:10.1016/0034-6667(95)00096-8)
90. Akhmetiev MA, Beniamovski VN. 2009 Paleogene floral assemblages around epicontinental seas and straits in Northern Central Eurasia: proxies for climatic and paleogeographic evolution. *Geol. Acta* **7**, 297–309. (doi:10.1344/105.000000278)
91. Weppe R, Orliac MJ, Guinot G, Condamine FL. 2021 Supporting data for: Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: cainotherioids at the Eocene–Oligocene transition. Dryad Digital Repository. (doi:10.5061/dryad.3tx95(6fn))

Supplementary material for

Title Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: cainotherioids at the Eocene-Oligocene transition

Authors

Weppe, R¹, Orliac, MJ¹, Guinot, G¹, Condamine, FL¹

Affiliations

¹Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

Corresponding author

romain.weppe@umontpellier.fr

Contents

<i>Appendix S1. Extended Material and Methods</i>	3
<i>Appendix S2. R script used in this study.....</i>	10
<i>Appendix S3. PyRate script used in this study.....</i>	21
<i>Table S1. Quercy localities dating of this study..</i>	24
<i>Table S2. Estimate age of localities</i>	26
<i>Table S3. Posterior estimates BDCS model</i>	28
<i>Table S4. Estimated parameters ADE</i>	29
<i>Table S5. Posterior parameter estimate MBD model.....</i>	30
<i>Table S6. Posterior estimates Covar model.....</i>	32
<i>Table S7. Statistical treatment during, before and after the EOT.....</i>	34
<i>Table S8. Statistical treatment, correlation.....</i>	35
<i>Figure S1. Cranio-dental measurements.....</i>	37
<i>Figure S2. Evolutionary dynamics of cainotherioid diversity.....</i>	38
<i>Figure S3. Morphological evolution of cainotherioids.....</i>	39
<i>References</i>	40

Appendix S1. Extended Material and Methods

(a) Fossil Record and Systematics of Cainotherioidea Species

Cainotherioidea are documented from the late Eocene to the middle Miocene in the fossil record of Western Europe [1–3]. They are small, rabbit-sized (from about 500 g to 2 kg) artiodactyls characterized by a unique dental pattern on upper molars called the ‘*Cainotherium* plan’, corresponding to a distal migration of the protocone (anteroligual cusp; [4,5]). This superfamily is divided into two families [3]: the Robiacinidae, restricted to the late Eocene (three species), and the Cainotheriidae (12 species) comprising two subfamilies (the Oxacroninae and the Cainotheriinae), known from the late Eocene and spanning astride the EOT.

(b) Dataset of Cainotherioidea Species

We compiled all species-level fossil occurrences of Cainotherioidea from 37 localities of the Quercy area. The material is housed in the collections of the University of Montpellier (France). Species occurrences at each locality results from direct revision and determination of the material (dental, mandibular, and cranial). Each Quercy locality was associated with both a Mammalian Paleogene (MP) reference level (i.e., biostratigraphic assemblage zones in the stratigraphic record of the Paleogene period of Europe; [6,7]) and a numeric age (**tables S1-S2**). The resulting dataset comprises 915 occurrences for 15 species (**dataset S1**), ranging from the late Eocene to the late Oligocene (38 to 25 Mya). We referenced four unnamed Cainotherioidea species in the dataset: *Cainotherium* sp. 1, *Cainotherium* sp. 2, *Plesiomeryx* sp. 1, *Plesiomeryx* sp. 2.

We investigated six cranio-dental measurements (**figure S1 and dataset S2**) to test for trait correlation between diversification and environment: (i) width of the P/3 (LP3); (ii) diastemata length (DIAS); (iii) mandibular corpus height (HCM3); (iv) mandibular symphysis height (HSM); (v) ramus angulus (ANGLE); (vi) lower molars row length (LMRL). The first

five traits relate to diet [3,8–11], whereas LMRL is a proxy for body mass [12]. LP3 and DIAS are indicators of the chewing surface [3], HCM3 and HSM of the gracility/robustness of the mandibular corpus [9,11], and ANGLE of the chewing movement degree [13]. These variables are standardized by the body mass proxy. The body mass proxy is determined by the lower molars row length (LMRL), being the best and most constant estimation of the body mass in Ungulates according to [12]. Measurements were taken in centimeters using a mesuroscope Nikon 10 (binocular with measuring device) or a caliper (linear measures), and image processing software (ANGLE; ImageJ; [14]).

In the **dataset S1**, the temporal age of an individual (occurrence) is determined by the numeric age of its MP level (rounded up/down to 0.1 Ma; see below in Locality dating) and its trait value corresponds to the average of all specimens' measurements of the species at a given locality (**dataset S2**). If no trait value could be measured, an NA value was assigned. To minimize data loss, when the size value of a species in a given locality was missing, the average size value of this species retrieved from all localities referred to the same MP level was assigned (see in grey in dataset S2). We standardized all traits values by size: for the traits of the specimens of a given species of a given locality, each trait value was divided either by the size of the specimen or by the average size of the specimens from the same locality if the former was missing.

(c) Locality Dating

Escarguel et al. [15] provided absolute ages for 26 out of the 37 localities considered here (see tables S1-S2). We calculated a 95% confidence interval (CI) following a student's law for each of these 26 localities. The age range of a given MP reference level corresponds to the widest interval covered by all of the 95% CI of the Quercy localities associated with that MP level. The age of undated localities is defined by the age range of their MP level. In the case of MP

24 and MP 27 levels, no Quercy localities were associated with a numerical age [15]. We therefore defined the age ranges of these MP levels based on localities outside of the Quercy region (see Lebratière 14 in **table S1**).

(d) Selection of Abiotic Variables

We examined the link between past environmental fluctuations and λ and μ rates over the cainotherioid evolutionary history. We focused on the role of three abiotic variables (temperature, sea level, continental fragmentation; **dataset S3**) which have been shown to impact past mammal diversifications [16–22] and spanning the full-time range of Cainotherioidea. Major trends in global climate change through time are estimated from relative proportions of different oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) in samples of benthic foraminiferal shells [23]. Temperature changes are often considered as an important driver of biodiversity dynamics [16,18,19,22]. The EOT marks a period of major environmental changes worldwide, with notably a significant global drop in temperature [24,25], followed by successive phases of warming at the beginning and the end of the Oligocene [26,27]. These trends in global temperature changes over time were obtained from $\delta^{18}\text{O}$ data transformed into deep-sea temperature estimates [27]. Sea level variations have also been proposed as a possible driver of the diversity of vertebrates [17,28]. For most of the Eocene period, Europe was isolated from Asia by epicontinental seas [29,30]. Around the EOT, these seas retreated [31] and allowed the arrival of new Asian immigrant species [29,32–34]. Trends in global sea-level changes over time were obtained from $\delta^{18}\text{O}$ data indirectly recorded in the foraminifera chemistry [35]. The continental fragmentation, as approximated by plate tectonic change, has also often been proposed as a driver of marine and continental biodiversity dynamics [20,21,36–38]. An important phase of the Alpine orogeny occurred around the EOT in Eurasia [33,34], and we retrieved the index of continental fragmentation developed by [39] using paleogeographic

reconstructions for 1-million-year time intervals. The eustatic sea level and global climate can be directly or indirectly impacted by changes in the geographic arrangement of continental crust [39]. However, these relationships are not or weakly found over the time considered (Sea level and Fragmentation: $\tau=0.28$, $p=0.14$; $\rho=0.42$, $p=0.11$; Temperature and Fragmentation: $\tau=0.53$, $p=0.03$; $\rho=0.64$, $p=0.09$). Although global, these data reflect the regional environment of our study area.

(e) Dynamics of Speciation and Extinction

We analysed the fossil dataset with PyRate [40] under the birth-death model with constrained shifts (BDCS; [41]) to simultaneously estimate the preservation process (q), the times of speciation (T_s) and extinction (T_e) of each taxon, the speciation (λ) and extinction (μ) rates, and their variation through time. We ran PyRate for 10 million Markov chain Monte Carlo (MCMC) generations with time bins of one million years and two million years and sampling every 1,000 generations to approximate the posterior distribution of all parameters. Given the excellent quality of the considered fossil record, all analyses were performed with a homogeneous Poisson process of preservation and accounted for varying preservation rates across taxa using the Gamma model [42]. We monitored chain mixing and effective sample sizes (ESS) by examining the log files after excluding the first 10% of the samples as burn-in period. We replicated the analyses 10 times by randomizing fossil ages under an uniform law, and we combined the posterior estimates of λ and μ across all replicates to generate rates-through-time plots (speciation, extinction, and net diversification). We also obtained 10 posterior estimates of the T_s and T_e for all taxa. We estimated the past diversity dynamics by calculating the number of living taxa at every point in time based on the T_s and T_e (**dataset S5**). For the subsequent analyses, we used the estimated T_s and T_e of all taxa, which avoids remodeling the heterogeneity of preservation, and re-estimating times of speciation and extinction. We checked

for convergence between independent runs by importing all log files into Tracer and inspecting each parameter individually. When running multiple replicates, each replicate is based on a different randomized dataset and therefore might converge to slightly different solutions. These differences however can be used to incorporate the uncertainties in the dating of the fossil occurrences.

(f) Traits Evolution and Correlation

We used the Covar birth–death model [42] to test for the influence of six continuous cranio-dental characters (see above) on the diversification dynamics of cainotherioids over time. Under this model, changes in λ , μ and q rates correlate with changes in continuous characters through the correlation parameters ($\alpha\lambda$, $\alpha\mu$, and αq), which are estimated from the data. The birth–death rates are therefore transformed on a lineage specific basis, rather than through time [42]. An $\alpha > 0$ indicates a positive correlation between the trait value and the birth–death rates, and $\alpha < 0$ indicates a negative correlation. Correlation was significant when the 95% CI did not overlap with 0.

Statistical treatment of trait measurements was also performed using R 3.6.2 [43]. This statistical treatment is based on another dataset combining the fossil occurrences of the first dataset, their dating (fossil ages from PyRate replicate; MP level locality dating) and the intraspecific trait variation (**dataset S4**). In the case where the number of values measured (specimens) for a trait for a species in a locality was lower than the number of fossil occurrences, we assigned a NA trait value to the remaining fossil occurrences; and in the case where the number of values measured for a trait for a species in a locality was greater than the number of fossil occurrences, we selected both most extreme trait values and closest values to the trait average (slightly increasing the intraspecific variation). We compared trait values through time by plotting median and variance of the focal traits by MP level (**figures 3, S3**).

We used a non-parametric Wilcoxon's test to test for difference (at a 5% risk) in the trait values during, before and after the EOT. Difference (at a 5% risk) in the trait dispersion during, before and after the EOT, was tested using a non-parametric Siegel-Tukey's test (PMCMRplus package [44]). Correlation (at a 5% risk) between traits and abiotic variables was tested using non-parametric Kendall's tau and Spearman's rho tests. We previously assigned for each fossil occurrence a value for each of the three abiotic variables according to their corresponding PyRate age (see **appendix S2**). The figures have been made using the packages ULT [45], YARRR [46] and SCALES [47] and **dataset S4 and S5**.

(g) Multivariate Birth-Death Model

We quantified the effect of environmental variables on diversification rates, such that λ and μ can vary through time, and that both can be influenced by one or several environmental variables that also vary through time. PyRate can test for a correlation between λ and μ and changes in environmental variables [18], and we analyzed the cainotherioid dataset by fixing the T_s and T_e to the ages estimated from the 10 replicated datasets under the BDCS model. We used the multivariate birth-death (MBD) model to assess whether multiple factors explain temporal variations in speciation and extinction rates [48]. Under the MBD model, λ and μ can change through correlations with time-continuous variables and the strength and sign of the correlations are jointly estimated for each variable. PyRate jointly estimates the baseline speciation (λ_0) and extinction (μ_0) rates and all correlation parameters (G_λ and G_μ) using a horseshoe prior to control for over-parameterization and for the potential effects of multiple testing [48]. We ran the MBD model using 10 million MCMC iterations and sampling every 1,000 generations to approximate the posterior distribution of all parameters (λ_0 , μ_0 , 4 G_λ , 4 G_μ), and the shrinkage weights of each correlation parameter. We monitored chain mixing and ESS by examining the log files after excluding the first 20% of the samples as burn-in period.

We summarized the results of the MBD analyses by calculating the posterior mean and 95% CI of all correlation parameters and the mean of the respective shrinkage weights, as well as the mean and 95% CI of the baseline speciation and extinction rates. We checked for convergence between independent runs by importing all log files into Tracer and inspecting each parameter individually. When running multiple replicates, each replicate is based on a different randomized dataset and therefore might converge to slightly different solutions. These differences however can be used to incorporate the uncertainties in the dating of the fossil occurrences.

(h) Age-Dependent Extinction Model

We estimated the probability for a lineage to become extinct as a function of its age (the elapsed time since its origination) by fitting the age-dependent extinction (ADE) model [49]. We ran PyRate for 10 million MCMC generations with a time-variable Poisson process of preservation, while accounting for varying preservation rates across taxa using the Gamma model. We replicated the analyses on 10 randomized datasets and combined the posterior estimates across all replicates. We focused on the shape (Φ) of the Weibull distribution knowing that $\Phi < 1$ indicates that extinction rate is higher for young species and decreases with species age, and $\Phi > 1$ indicates that extinction rates increase with species age, while $\Phi = 1$ indicates no effect of age on extinction [49]. Script is provided in electronic supplementary material, **appendix S3**.


```

lines(age,age,type = 'n')
plot_RTT(age,L_hpd_M95,L_hpd_m95,L_mean,"#4c4cec")
lines(rev(age), rev(L_mean), col = "#4c4cec", lwd=3)
axis(side=1, seq(-50, 0, by=5), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0, 2.5, by=0.5), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,-33.25,tick = F,labels = "EOT",col.axis="red",padj=-45,cex.axis=1)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(-c(41.2,41.2,33.9,33.9), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FAC18A", lwd = 0.5, main="Eocene") # Eocene
  polygon(-c(33.9,33.9,23.03,23.03), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FBCC98", lwd = 0.5) # Oligocene
  polygon(-c(23.03,23.03,20.44,20.44), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FFED00", lwd = 0.5) # Miocene
}
add_geochrono(0, -1)
abline(v=c(-33.9), lty="dashed", col="red", lwd=2)
text((-40.7-33.9)/2,-0.05,labels = "Eocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)
text((-33.9-23.03)/2,-0.05,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)

par(new=TRUE,mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(Temp$Age, Temp$Temperature, axes=FALSE, xlab="", ylab="", type="p", lwd=0.5,
xlim=c(38.5,24.4),ylim=c(17,23), col="grey", las=1,cex=0)
mtext("Temperature",side=4,col="gray55",line=3)
temp.spl<-smooth.spline(Temp$Age, Temp$Temperature,df=200)
temp.spl$lev<-rep(0,length(temp.spl$x))
lines(temp.spl, col="gray70", lwd=2)
axis(4, ylim=c(17,22.5), col="gray55",col.axis="gray55",las=1)

## Extinction
plot(c(seq(-40,0,by=1),0),rep(2,length(c(seq(40,0,by=-1),0))), xlab="Time (Ma)", ylab="Extinction rate",
xlim=c(-38.5,-24.4), ylim=c(0,2.5), type="l",
col="white",lwd="1",las="1",cex.axis="1",cex.main="1",cex.lab="1",bty="n", main="", axes=F)
rect(-41.2,-0.52,-37.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-37.8,-0.52,-33.9,300, col="white", border=NA)
rect(-33.9,-0.52,-27.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-27.8,-0.52,-23.03,300, col="white", border=NA)
rect(-23.03,-0.52,-20.44,300, col="whitesmoke", border=NA)
abline(v=c(-23.03, -27.8, -37.8), lty="dashed")
lines(age,age,type = 'n')
plot_RTT(age,M_hpd_M95,M_hpd_m95,M_mean,"#e34a33")
lines(rev(age), rev(M_mean), col = "#e34a33", lwd=3)
axis(side=1, seq(-50, 0, by=5), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0, 2.5, by=0.5), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,-33.25,tick = F,labels = "EOT",col.axis="red",padj=-45,cex.axis=1)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(-c(41.2,41.2,33.9,33.9), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FAC18A", lwd = 0.5, main="Eocene") # Eocene
  polygon(-c(33.9,33.9,23.03,23.03), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FBCC98", lwd = 0.5) # Oligocene
  polygon(-c(23.03,23.03,20.44,20.44), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FFED00", lwd = 0.5) # Miocene
}
add_geochrono(0, -1)
abline(v=c(-33.9), lty="dashed", col="red", lwd=2)
text((-40.7-33.9)/2,-0.05,labels = "Eocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)
text((-33.9-23.03)/2,-0.05,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)

par(new=TRUE,mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(Temp$Age, Temp$Temperature, axes=FALSE, xlab="", ylab="", type="p", lwd=0.5,
xlim=c(38.5,24.4),ylim=c(17,23), col="grey", las=1,cex=0)
mtext("Temperature",side=4,col="gray55",line=3)
temp.spl<-smooth.spline(Temp$Age, Temp$Temperature,df=200)
temp.spl$lev<-rep(0,length(temp.spl$x))
lines(temp.spl, col="gray70", lwd=2)
axis(4, ylim=c(17,22.5), col="gray55",col.axis="gray55",las=1)

```

```

## Diversification
plot(c(seq(-40,-25,by=1)),rep(2,length(c(seq(40,25,by=-1))))), xlab="Time (Ma)", ylab="Net diversification rate",
xlim=c(-38.5,-24.4), ylim=c(-1.5,2.5), type="l",
col="white",lwd="1",las="1",cex.axis="1",cex.main="1",cex.lab="1",bty="n", main="", axes=F)
rect(-41.2,-1.5,-37.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-37.8,-1.5,-33.9,300, col="white", border=NA)
rect(-33.9,-1.5,-27.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-27.8,-1.5,-25,300, col="white", border=NA)
abline(v=c(-27.8, -37.8), lty="dashed")
abline(h=0,lty=2,col="darkred")
lines(age,age,type = 'n')
plot_RTT(age,R_hpd_M95,R_hpd_m95,R_mean,"#504A4B")
lines(rev(age), rev(R_mean), col = "#504A4B", lwd=3)
axis(side=2, seq(-1.5, 2.5, by=0.5), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,-33.25,tick = F,labels = "EOT",col.axis="red",padj=-45,cex.axis=1)
axis(side=1, seq(-50, 0, by=5), col="black",col.axis="black",las=1)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(-c(41.2,41.2,33.9,33.9), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FAC18A", lwd = 0.5, main="Eocene") # Eocene
  polygon(-c(33.9,33.9,23.03,23.03), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FBCC98", lwd = 0.5) # Oligocene
  polygon(-c(23.03,23.03,20.44,20.44), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FFED00", lwd = 0.5) # Miocene
}
add_geochrono(-1.5, -3.7)
abline(v=c(-33.9), lty="dashed", col="red", lwd=2)
text((-40.7-33.9)/2,-1.575,labels = "Eocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)
text((-33.9-23.03)/2,-1.575,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)

par(new=TRUE,mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(Temp$Age, Temp$Temperature, axes=FALSE, xlab="", ylab="", type="p", lwd=0.5,
xlim=c(38.5,24.4),ylim=c(17,23), col="grey", las=1,cex=0)
mtext("Temperature",side=4,col="gray55",line=3)
temp.spl<-smooth.spline(Temp$Age, Temp$Temperature,df=200)
temp.spl$lev<-rep(0,length(temp.spl$x))
lines(temp.spl, col="gray70", lwd=2)
axis(4, ylim=c(17,22.5), col="gray55",col.axis="gray55",las=1)

## LTT
plot(c(seq(-40,0,by=1),0),rep(2,length(c(seq(40,0,by=-1),0))), xlab="Time (Ma)", ylab="Number of species",
xlim=c(-40,-24), ylim=c(0,10), type="l",
col="white",lwd="1",las="1",cex.axis="1",cex.main="1",cex.lab="1",bty="n", main="", axes=F)
rect(-41.2,-0.52,-37.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-37.8,-0.52,-33.9,300, col="white", border=NA)
rect(-33.9,-0.52,-27.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-27.8,-0.52,-23.03,300, col="white", border=NA)
abline(v=c(-23.03, -27.8, -37.8), lty="dashed")
axis(side=2, seq(0, 10, by=2), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,-33.15,tick = F,labels = "EOT",col.axis="red",padj=-45,cex.axis=1)
axis(side=1, seq(-50, 0, by=5), col="black",col.axis="black",las=1)
lines(time, tbl$diversity, type="n")
polygon(c(time, rev(time)), c(tbl$M_div, rev(tbl$M_div)), col = alpha("#504A4B",0.5), border = NA)
lines(time, tbl$diversity, type="l", lwd=3)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(-c(41.2,41.2,33.9,33.9), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FAC18A", lwd = 0.5, main="Eocene") # Eocene
  polygon(-c(33.9,33.9,23.03,23.03), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FBCC98", lwd = 0.5) # Oligocene
  polygon(-c(23.03,23.03,20.44,20.44), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "#FFED00", lwd = 0.5) # Miocene
}
add_geochrono(0, -1)
abline(v=c(-33.9), lty="dashed", col="red", lwd=2)
text((-40.7-33.9)/2,-0.2,labels = "Eocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)
text((-33.9-23.03)/2,-0.2,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,0.5),cex=1)

```



```
0.0192754463619,-0.167392725088,0.623243385415,0.0911040041934,-0.251064028566,-
0.154025228668,0.0364745506674,1.01750947517,1.01750947517)
age=(0:(39-1))* -1
```

```
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(-40,0,by=1)),rep(2,length(c(seq(40,0,by=-1))))), xlab="Time (Ma)", ylab="", xlim=c(-38.5,-24.4),
ylim=c(-1.5,2.5), type="l", col="white",lwd="1",las="1",cex.axis="1",cex.main="1",cex.lab="1",bty="n",
main="", axes=F)
rect(-41.2,-1.5,-37.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-37.8,-1.5,-33.9,300, col="white", border=NA)
rect(-33.9,-1.5,-27.8,300, col="whitesmoke", border=NA)
rect(-27.8,-1.5,-25,300, col="white", border=NA)
abline(h=0,lty=2,col="darkred",lwd=1.5)
lines(age,age,type = 'n')
plot_RTT(age,R_hpd_M95,R_hpd_m95,R_mean,"#504A4B")
lines(rev(age), rev(R_mean), col = "#504A4B", lwd=3)
par(new=TRUE,mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(0,40,by=1),0),rep(2,length(c(seq(0,40,by=1),0))), xlab="Time (Ma)", ylab="LMRL", xlim=c(38.5,
24.4), ylim=c(0.9,1.8), type="l", col="white",lwd="1",las="1",cex.axis="1",cex.main="1",cex.lab="1",bty="n",
main="", axes=F)
abline(v=c(27.8, 37.8), lty="dashed")
axis(side=2, seq(0.9, 1.8, by=0.1), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,c(40,38,36,34,32,30,28,26,24,22))
axis(1,33.25,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-57,cex.axis=1.5)
par(new=TRUE,mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(LMRL~Time,data=Sperep1,xlim=c(38.5,24.4),ylim=c(0.9,1.8),pch=16,xlab="", ylab="",
main="", col=c("orchid1","orchid1","orchid1","orchid1","dodgerblue3","dodgerblue3","dodgerblue3","dodgerbl
ue3","orchid1","orchid1","orchid1","orchid1","deepskyblue","deepskyblue","deepskyblue")[Sperep1$Species],a
xes=F)
morphospace(extract.from.factor(Sperep1$Species,levels(as.factor(Sperep1$Species)))[13:15],Sperep1$Time),ex
tract.from.factor(Sperep1$Species,levels(as.factor(Sperep1$Species)))[13:15],Sperep1$LMRL),plot.function="po
lygon",border=NA,col=transparent(orig.col = "deepskyblue",trans.val=0.85))
morphospace(extract.from.factor(Sperep1$Species,levels(as.factor(Sperep1$Species)))[c(1:4,9:12)],Sperep1$Tim
e),extract.from.factor(Sperep1$Species,levels(as.factor(Sperep1$Species)))[c(1:4,9:12)],Sperep1$LMRL),plot.fu
nction="polygon",border=NA,col=transparent("orchid1",0.85))
morphospace(extract.from.factor(Sperep1$Species,levels(as.factor(Sperep1$Species)))[5:8],Sperep1$Time),extra
ct.from.factor(Sperep1$Species,levels(as.factor(Sperep1$Species)))[5:8],Sperep1$LMRL),plot.function="polygo
n",border=NA,col=transparent("dodgerblue3",0.85))
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(41.2,41.2,33.9,33.9), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col="white",lwd = 0.5, main="Eocene") # Eocene
  polygon(c(33.9,33.9,23.03,23.03), c(Y1,Y2,Y2,Y1),col="white",lwd = 0.5) # Oligocene
  polygon(c(23.03,23.03,20.44,20.44), c(Y1,Y2,Y2,Y1),col="white",lwd = 0.5) # Miocene
}
add_geochrono(0.9, -1)
abline(v=c(33.9), lty="dashed", col="black", lwd=2)
text((39+33.9)/2,0.9,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((33.9+24.7)/2,0.9,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
par(new=TRUE,mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(Temp$Age, Temp$Temperature, axes=FALSE, xlab="", ylab="", type="p", lwd=0.5,
xlim=c(38.5,24.4),ylim=c(17,23), col="grey", las=1,cex=0)
mtext("Temperature",side=4,col="gray35",line=3)
temp.spl<-smooth.spline(Temp$Age, Temp$Temperature,df=200)
temp.spl$lev<-rep(0,length(temp.spl$x))
lines(temp.spl, col="grey55", lwd=2)
axis(4, ylim=c(17,23), col="gray35",col.axis="gray35",las=1)
```

```
#####
### Figure 3 and S3 ###
#####
```

```

### LMRL
## Graph by MP level
par(mfrow=c(1,1))
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(15,28,by=1)),rep(2,length(c(seq(15,28,by=1))))), xlab="MP", ylab="LMRL", xlim=c(15.5,28.5),
ylim=c(0.9,1.8), bty="n", axes=F)
axis(side=1, labels=MP, at=seq(16,28,1), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0.9, 1.8, by=0.1), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,22.05,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-57,cex.axis=1.5)
boxplot(Sperep1$LMRL~Sperep1$MP,add=TRUE,drop=FALSE,at=c(seq(16,28,by=1)), col="grey",axes=F)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(14,14,21.5,21.5), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA, main="Eocene") # Eocene
  polygon(c(21.5,21.5,30,30), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Oligocene
}
add_geochrono(0, 0.9)
abline(h = 0.9,lwd=0.5)
text((21.5+15)/2,0.9,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((29+21.5)/2,0.9,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
abline(v=c(21.5), lty="dashed", col="black", lwd=2)
abline(h=0.86415,lwd=0.5)

### DIAS
## Graph by MP level
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(18,27,by=1)),rep(2,length(c(seq(18,27,by=1))))), xlab="MP", ylab="DIAS", xlim=c(17.5,27.5),
ylim=c(-0.01,0.35), bty="n", axes=F)
axis(side=1, labels=MP[4:length(MP)], at=seq(18,27,1), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0, 0.35, by=0.05), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,20.95,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-57,cex.axis=1.5)
boxplot(Sperep1$DIAS~Sperep1$MP,add=TRUE,at=c(seq(18,27,by=1)), col="grey",axes=F,drop=TRUE)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(17,17,20.5,20.5), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Eocene
  polygon(c(20.5,20.5,28,28), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Oligocene
}
add_geochrono(-0.01, -0.1)
abline(h = -0.01,lwd=0.5)
text((20.5+17.1)/2,-0.01,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((27.9+20.5)/2,-0.01,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
abline(v=c(20.5), lty="dashed", col="black", lwd=2)
abline(h=-0.0243,lwd=0.5)

### LP3
## Graph by MP level
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(15,28,by=1)),rep(2,length(c(seq(15,28,by=1))))), xlab="MP", ylab="LP3", xlim=c(15.5,28.5),
ylim=c(0.097,0.16), bty="n", axes=F)
axis(side=1, labels=MP, at=seq(16,28,1), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0.10, 0.16, by=0.01), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,22.05,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-57,cex.axis=1.5)
boxplot(Sperep1$LP3~Sperep1$MP,add=TRUE,drop=FALSE,at=c(seq(16,28,by=1)), col="grey",axes=F)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(14,14,21.5,21.5), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA, main="Eocene") # Eocene
  polygon(c(21.5,21.5,30,30), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Oligocene
}
add_geochrono(0, 0.097)
abline(h = 0.097,lwd=0.5)
text((21.5+15)/2,0.097,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((29+21.5)/2,0.097,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
abline(v=c(21.5), lty="dashed", col="black", lwd=2)

```

```

abline(h=0.0945,lwd=0.5)

### HCM3
## Graph by MP level
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(18,27,by=1)),rep(2,length(c(seq(18,27,by=1))))), xlab="MP", ylab="HCM3", xlim=c(17.5,27.5),
ylim=c(0.5,1.1), bty="n", axes=F)
axis(side=1, labels=MP[4:length(MP)], at=seq(18,27,1), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0.5, 1.1, by=0.1), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,20.95,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-57,cex.axis=1.5)
boxplot(Sperep1$HCM3~Sperep1$MP,add=TRUE,at=c(seq(18,27,by=1)), col="grey",axes=F,drop=TRUE)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(17,17,20.5,20.5), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA, main="Eocene") # Eocene
  polygon(c(20.5,20.5,28,28), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Oligocene
}
add_geochrono(0.5, -0.1)
abline(h = 0.5,lwd=0.5)
text((20.5+17)/2,0.5,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((28+20.5)/2,0.5,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
abline(v=c(20.5), lty="dashed", col="black", lwd=2)
abline(h=0.4761,lwd=0.5)

### HSM
## Graph by MP level
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(18,27,by=1)),rep(2,length(c(seq(18,27,by=1))))), xlab="MP", ylab="HSM", xlim=c(17.5,27.5),
ylim=c(0.2,0.45), bty="n", axes=F)
axis(side=1, labels=MP[4:length(MP)], at=seq(18,27,1), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(0.2, 0.45, by=0.05), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,20.95,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-57,cex.axis=1.5)
boxplot(Sperep1$HSM~Sperep1$MP,add=TRUE,at=c(seq(18,27,by=1)), col="grey",axes=F,drop=TRUE)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(17,17,20.5,20.5), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA, main="Eocene") # Eocene
  polygon(c(20.5,20.5,28,28), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Oligocene
}
add_geochrono(0.2, -0.1)
abline(h = 0.5,lwd=0.5)
text((20.5+17)/2,0.2,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((28+20.5)/2,0.2,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
abline(v=c(20.5), lty="dashed", col="black", lwd=2)
abline(h = 0.2,lwd=0.5)
abline(h = 0.19005,lwd=0.5)

### ANGLE
## Graph by MP level
par(mar=c(5, 5, 4, 6) + 0.1)
plot(c(seq(18,27,by=1)),rep(2,length(c(seq(18,27,by=1))))), xlab="MP", ylab="ANGLE", xlim=c(17.5,27.5),
ylim=c(100,130), bty="n", axes=F)
axis(side=1, labels=MP[4:length(MP)], at=seq(18,27,1), col="black",col.axis="black",las=1)
axis(side=2, seq(100, 130, by=5), col="black",col.axis="black",las=2)
axis(1,20.95,tick = F,labels = "EOT",col.axis="black",padj=-59,cex.axis=1.5)
boxplot(Sperep1$ANGLE~Sperep1$MP,add=TRUE,at=c(seq(18,27,by=1)), col="grey",axes=F,drop=TRUE)
add_geochrono <- function(Y1,Y2){
  polygon(c(17,17,20.5,20.5), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA, main="Eocene") # Eocene
  polygon(c(20.5,20.5,28,28), c(Y1,Y2,Y2,Y1), col = "white", border = NA) # Oligocene
}
add_geochrono(100, -0.1)
abline(h = 0.5,lwd=0.5)
text((20.5+17)/2,100,labels = "Eocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)
text((28+20.5)/2,100,labels = "Oligocene",adj = c(0.5,1.5),cex=1.5)

```

```
abline(v=c(20.5), lty="dashed", col="black", lwd=2)
abline(h = 100,lwd=0.5)
abline(h = 98.81,lwd=0.5)
```

```
#####
### Test Traits Pre/Post EOT ###
#####
```

Wilcoxon Test

```
wilcox.test(Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21])
wilcox.test(Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21],alternative = "less")
wilcox.test(Sperep1$DIAS[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$DIAS[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21])
wilcox.test(Sperep1$DIAS[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$DIAS[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21],alternative = "greater")
wilcox.test(Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21])
wilcox.test(Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21],alternative = "less")
wilcox.test(Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21])
wilcox.test(Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21],alternative = "less")
wilcox.test(Sperep1$HSM[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$HSM[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21])
wilcox.test(Sperep1$HSM[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$HSM[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21],alternative = "less")
wilcox.test(Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21])
wilcox.test(Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21],Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21],alternative = "greater")
```

Disparity Test

```
library(PMCMRplus)
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]))
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$LMRL[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]),alternative="greater")
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$DIAS[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$DIAS[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]))
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]))
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$LP3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]),alternative="greater")
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]))
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$HCM3[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]),alternative="greater")
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$HSM[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$HSM[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]))
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]))
siegelTukeyTest(na.omit(Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))<21]),na.omit(Sperep1$ANGLE[as.numeric(as.character(Sperep1$MP))>=21]),alternative="greater")
```

```
#####
```

```

### Correlation Test ###
#####

### Association of a Factor Value to Each Specimen
## Temperature
Temp<-read.table("Temperature.txt",header=TRUE,sep="\t",dec=".")
for (i in 1:length(Sperep1[,1])){
  MP_gap<-c()
  for (j in 1:length(Temp[,1])){
    MP_gap[j]<-abs(Sperep1[i,2]-Temp[j,1])
  }
  Sperep1[i,10]<-Temp[which.min(MP_gap),2]
}
colnames(Sperep1)[10]<-"T"

## Sea Level
Sea<-read.table("SeaLevel.txt",header=TRUE,sep="\t",dec=".")
for (i in 1:length(Sperep1[,1])){
  MP_gap<-c()
  for (j in 1:length(Sea[,1])){
    MP_gap[j]<-abs(Sperep1[i,2]-Sea[j,1])
  }
  Sperep1[i,11]<-Sea[which.min(MP_gap),2]
}
colnames(Sperep1)[11]<-"Sea"

## Fragmentation
Frag<-read.table("Fragmentation.txt",header=TRUE,sep="\t",dec=".")
for (i in 1:length(Sperep1[,1])){
  MP_gap<-c()
  for (j in 1:length(Frag[,1])){
    MP_gap[j]<-abs(Sperep1[i,2]-Frag[j,1])
  }
  Sperep1[i,12]<-Frag[which.min(MP_gap),2]
}
colnames(Sperep1)[12]<-"Frag"

### Correlation Test (Non-Parametric) Between Abiotic Factors and Traits
## Temperature
cor.test(Sperep1$LMRL,Sperep1$T,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$DIAS,Sperep1$T,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$LTP3,Sperep1$T,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HCM3,Sperep1$T,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HSM,Sperep1$T,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$ANGLE,Sperep1$T,method="kendall")[c(4,1,3)]

cor.test(Sperep1$LMRL,Sperep1$T,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$DIAS,Sperep1$T,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$LTP3,Sperep1$T,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HCM3,Sperep1$T,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HSM,Sperep1$T,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$ANGLE,Sperep1$T,method="spearman")[c(4,1,3)]

## SeaLevel
cor.test(Sperep1$LMRL,Sperep1$Sea,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$DIAS,Sperep1$Sea,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$LTP3,Sperep1$Sea,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HCM3,Sperep1$Sea,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HSM,Sperep1$Sea,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$ANGLE,Sperep1$Sea,method="kendall")[c(4,1,3)]

```

```

cor.test(Sperep1$LMRL,Sperep1$Sea,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$DIAS,Sperep1$Sea,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$LP3,Sperep1$Sea,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HCM3,Sperep1$Sea,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HSM,Sperep1$Sea,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$ANGLE,Sperep1$Sea,method="spearman")[c(4,1,3)]

## Fragmentation
cor.test(Sperep1$LMRL,Sperep1$Frag,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$DIAS,Sperep1$Frag,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$LP3,Sperep1$Frag,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HCM3,Sperep1$Frag,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HSM,Sperep1$Frag,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$ANGLE,Sperep1$Frag,method="kendall")[c(4,1,3)]

cor.test(Sperep1$LMRL,Sperep1$Frag,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$DIAS,Sperep1$Frag,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$LP3,Sperep1$Frag,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HCM3,Sperep1$Frag,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$HSM,Sperep1$Frag,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(Sperep1$ANGLE,Sperep1$Frag,method="spearman")[c(4,1,3)]

#### Correlation Test (Non-Parametric) Between Abiotic Factors
splineTemp<-smooth.spline(Temp[,"Age"], Temp[,"Temperature"],df=200)
step<-seq(from=25, to=40, by=1)
splineTemp2<-function(x){predict(splineTemp,step)}
splineTemp2(0)

splineSea<-smooth.spline(SeaLevel[,"Age"], SeaLevel[,"SeaLevel"],df=200)
step<-seq(from=25, to=40, by=1)
splineSea2<-function(x){predict(splineSea,step)}
splineSea2(0)

cor.test(splineSea2(0)$y,Frag[Frag$Age<=40&Frag$Age>=25,2],method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(splineSea2(0)$y,splineTemp2(0)$y,method="kendall")[c(4,1,3)]
cor.test(splineTemp2(0)$y,Frag[Frag$Age<=40&Frag$Age>=25,2],method="kendall")[c(4,1,3)]

cor.test(splineSea2(0)$y,Frag[Frag$Age<=40&Frag$Age>=25,2],method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(splineSea2(0)$y,splineTemp2(0)$y,method="spearman")[c(4,1,3)]
cor.test(splineTemp2(0)$y,Frag[Frag$Age<=40&Frag$Age>=25,2],method="spearman")[c(4,1,3)]

```

Appendix S3. PyRate script used in this study.

```
#####  
## BDCS: Dynamics of Speciation and extinction ##  
#####  
  
cd /PyRate/  
R  
setwd("/")  
source("pyrate_utilities.r")  
extract.ages("./Datasets/cainotherioidea_individuals_LMRL.txt", replicates=10)  
extract.ages("./Datasets/cainotherioidea_individuals_DIAS.txt", replicates=10)  
extract.ages("./Datasets/cainotherioidea_individuals_LP3.txt", replicates=10)  
extract.ages("./Datasets/cainotherioidea_individuals_HCM3.txt", replicates=10)  
extract.ages("./Datasets/cainotherioidea_individuals_HSM.txt", replicates=10)  
extract.ages("./Datasets/cainotherioidea_individuals_ANGLE.txt", replicates=10)  
  
## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins  
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LMRL_PyRate.py -j 1 -A 0 -fixShift ./fixShifts/1-Myrs-  
bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/BDCS/1-Myrs-bins -out  
_BDCS_1Myrs  
./PyRate.py -plot2 ./Cainotherioidea/Individuals/BDCS/1-Myrs-bins/pyrate_mcmc_logs/ -tag  
cainotherioidea_individuals -b 100  
  
## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins  
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LMRL_PyRate.py -j 1 -A 0 -fixShift ./fixShifts/2-Myrs-  
bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/BDCS/2-Myrs-bins -out  
_BDCS_2Myrs  
./PyRate.py -plot2 ./Cainotherioidea/Individuals/BDCS/2-Myrs-bins/pyrate_mcmc_logs/ -tag  
cainotherioidea_individuals -b 100  
  
#####  
## Covar model: testing whether trait evolution impacts diversification ##  
#####  
  
#### LMRL  
## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins  
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LMRL_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift  
./fixShifts/1-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd  
./Cainotherioidea/Individuals/Covar/LMRL/1-Myrs-bins -out _Covar_1Myrs  
  
## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins  
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LMRL_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift  
./fixShifts/2-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd  
./Cainotherioidea/Individuals/Covar/LMRL/2-Myrs-bins -out _Covar_2Myrs  
  
#### DIAS  
## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins  
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_DIAS_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/1-  
Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/DIAS/1-Myrs-  
bins -out _Covar_1Myrs  
  
## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins  
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_DIAS_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/2-  
Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/DIAS/2-Myrs-  
bins -out _Covar_2Myrs  
  
#### LP3
```

```

## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LP3_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/1-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/LP3/1-Myrs-bins -out _Covar_1Myrs

## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LP3_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/2-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/LP3/2-Myrs-bins -out _Covar_2Myrs

##### HCM3
## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_HCM3_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/1-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/HCM3/1-Myrs-bins -out _Covar_1Myrs

## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_HCM3_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/2-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/HCM3/2-Myrs-bins -out _Covar_2Myrs

##### HSM
## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_HSM_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/1-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/HSM/1-Myrs-bins -out _Covar_1Myrs

## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_HSM_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/2-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/HSM/2-Myrs-bins -out _Covar_2Myrs

##### ANGLE
## Pyrate BDCS (-A 0) with 1-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_ANGLE_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/1-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/ANGLE/1-Myrs-bins -out _Covar_1Myrs

## Pyrate BDCS (-A 0) with 2-Myrs-bins
./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_ANGLE_PyRate.py -j 1 -mCov 5 -logT 0 -fixShift ./fixShifts/2-Myrs-bins.txt -mHPP -mG -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -wd ./Cainotherioidea/Individuals/Covar/ANGLE/2-Myrs-bins -out _Covar_2Myrs

#####
## MBD model: testing all variables at the same time (-m 0: expo / -m 1: lin) ##
#####

## Get the times of origination and extinction (Ts and Te) for all replicates
./PyRateContinuous.py -ginput ./Cainotherioidea/Individus/BDCS/2-Myrs-bins/pyrate_mcmc_logs/ -tag cainotherioidea -b 100

## Get the data to plot the lineages-through-time (LTT) for all replicates
./PyRateContinuous.py -ginput ./Cainotherioidea/Individus/BDCS/2-Myrs-bins/pyrate_mcmc_logs/ -b 100

## Exponential dependency
./PyRateMBD.py -d ./Cainotherioidea/Individuals/MBD/Cainotherioidea_Ts_Te.txt -j 1 -n 10000000 -p 1000 -s 1000 -m 0 -var ./Cainotherioidea/PaleoEnv

```



```

./PyRateMBD.py -d ./Cainotheriidae/Individuals/MBD/Cainotherioidea_Ts_Te.txt -plot
./Cainotherioidea/Individuals/MBD/Cainotherioidea_Ts_Te.txt_1_exp_MBD.log -var
./Cainotherioidea/PaleoEnv -b 200

## Linear dependency
./PyRateMBD.py -d ./Cainotherioidea/Individuals/MBD/Cainotherioidea_Ts_Te.txt -j 1 -n 10000000 -p 1000 -s
1000 -m 1 -var ./Cainotherioidea/PaleoEnv
./PyRateMBD.py -d ./Cainotherioidea/Individuals/MBD/Cainotherioidea_Ts_Te.txt -plot
./Cainotherioidea/Individuals/MBD/Cainotherioidea_Ts_Te.txt_1_lin_MBD.log -var ./Cainotherioidea/PaleoEnv
-b 200

#####
## ADE model ##
#####

./PyRate.py ./Datasets/cainotherioidea_individuals_LMRL_PyRate.py -j 1 -ADE 1 -mG -n 10000000 -p 1000 -s
1000 -wd ./Cainotherioidea/Individus/ADE -out _ADE

```

Table S1. Quercy localities dating of this study. Age of localities in this study is calculated from 95 % confidence intervals (CI) of the localities dated in [15]. The age range of a given MP level corresponds to the widest interval covered by all of the 95% CI of the Quercy localities associated with that MP level. The age of undated localities is defined by the age range of their corresponding MP reference level.

MP Level	Localities	Age [15]	Age (this Study)	MP Age Range
MP16	Le Bretou 2 (BRT2)	-38,05 +- 0,116	-38,05 +- 0,230	-38,468 -37,792
	Lavergne (LAV)	-38,13 +- 0,169	-38,13 +- 0,338	
MP17a	Les Clapiès (CLA)	-37,95 +- 264	-37,95 +- 0,560	-38,510 -36,934
	Les Pradigues (PRA)	-37,32 +- 0,192	-37,32 +- 0,386	
	La Bouffie (BFI)	-37,97 +- 0,137	-37,97 +- 0,274	
MP17b	Malpérié (MPR)	-36,66 +- 0,134	-36,66 +- 0,266	-36,926 -36,263
MP 18	Sindou D (SND)	-35,31 +- 0,440	-35,31 +- 0,901	-36,211 -34,409
MP18-MP19	Palembert (PAL)	?	-36,211 -33,924	-36,211 -33,924
MP19	Escamps (ESC)	-34,44 +- 0,140	-34,44 +- 0,278	-36,206 -33,924
	Rosières 4 (ROS4)	-35,17 +- 0,491	-35,17 +- 1,036	
	Rosières 2 (ROS2)	-35,19 +- 0,258	-35,19 +- 0,520	
	Rosières 1 (ROS1)	-34,70 +- 0,277	-34,70 +- 0,570	
	Dams 1 (DAM1)	?	-36,206 -33,924	
	Dams 2 (DAM2)	?	-36,206 -33,924	
	Rosières 3 (ROS3)	?	-36,206 -33,924	
MP20	Tabarly (TAB)	-33,23 +- 0,387	-33,23 +- 0,803	-34,117 -32,343
	Coyrou 1-2 (COY1/2)	-33,23 +- 0,424	-33,23 +- 0,887	
	Pecarel (PEC)	?	-34,117 -32,343	
MP21	Ravet (RAV)	-32,05 +- 0,348	-32,05 +- 0,698	-32,902 -31,352
	Aubrelong 1 (ABL1)	-32,46 +- 0,222	-32,46 +- 0,442	
MP22	Mas de Got (MGT)	-31,32 +- 0,181	-31,32 +- 0,359	-31,765 -30,961

	La Plante 2 (PLA2)	-31,38 +- 0,194	-31,38 +- 0,385	
	Cavalé (CAT)	?	-31,765 -30,961	
	Dams 3 (DAM3)	?	-31,765 -30,961	
MP23	Itardies (ITD)	-30,56 +- 0,180	-30,56 +- 0,359	
	Pech Crabit (PCT)	-30,63 +- 0,219	-30,63 +- 0,437	-31,682 -30,099
	Roqueprunes 2 (ROQ2)	-31,13 +- 0,274	-31,13 +- 0,552	
	Mounayne (MOU)	-30,72 +- 0,307	-30,72 +- 0,621	
MP24	Lebratière 14 (LEB14)	?	-30,455 -28,661	-30,455 -28,661
MP25	Le Garouillas (GAR)	-28,25 +- 0,171	-28,25 +- 0,338	
	Rigal Jouet (RIG)	-28,97 +- 0,175	-28,97 +- 0,347	-30,054 -27,613
	Phalip (PHA)	?	-30,054 -27,613	
	Pipe (PIP)	?	-30,054 -27,613	
MP26	Mas de Pauffié (MPF)	-26,87 +- 0,287	-26,87 +- 0,581	-27,451 -26,289
	Espeyrasse (ESP)	?	-27,451 -26,289	
MP27	?	?	?	-27,278 -24,722
MP28	Pech de Fraysse (PFY)	-25,66 +- 0,216	-25,66 +- 0,428	-26,261 -25,232
	Pech Dess (PDS)	-25,95 +- 0,157	-25,95 +- 0,311	

Table S2. Estimate age of localities in [15] and their 95 % confidence interval (MaxT and MinT). Quercy localities are in bold and highlighted in grey. The most extreme interval values appears in red.

MP Level	Localities	Estimate Age	MaxT	MinT
MP 16	Robiac	-38,39	-38,609	-38,171
	Le Bretou 2	-38,05	-38,280	-37,820
	Grisolles	-38,35	-38,769	-37,931
	Lavergne	-38,13	-38,468	-37,792
	Mormont-Eclepens (CH)	-37,78	-38,344	-37,216
	Greechbarrow (GB)	-38,49	-38,909	-38,071
MP 17a	Fons 4	-37,38	-37,638	-37,122
	Aubrelong 2	-37,35	-37,747	-36,953
	La Bouffie	-37,97	-38,244	-37,696
	Les Clapiès	-37,95	-38,510	-37,390
	Euzet	-37,03	-37,288	-36,772
	Fons 1	-37,68	-38,022	-37,338
	Les Pradigues	-37,32	-37,706	-36,934
Sossis (E)	-37,18	-37,527	-36,833	
MP 17b	Perrière	-36,52	-36,777	-36,263
	Malpérié	-36,66	-36,926	-36,394
MP 18	La Débruge	-35,5	-35,686	-35,314
	Gousnat	-35,35	-35,731	-34,969
	Ste-Néboule	-35,06	-35,370	-34,750
	Sindou D	-35,31	-36,211	-34,409
MP19	Escamps	-34,44	-34,718	-34,162
	Coanac 1	-34,93	-35,936	-33,924
	Montmartre	-34,79	-35,267	-34,313
	Rosière 1	-34,7	-35,270	-34,130
	Rosière 2	-35,19	-35,710	-34,670
	Rosière 4	-35,17	-36,206	-34,134
	Mormont Enteroches (CH)	-34,97	-36,084	-33,856
MP20	St Capraise d'Eymet	-34,37	-35,189	-33,551
	Baby 2	-35,05	-35,694	-34,406
	Coyrou 1-2	-33,23	-34,117	-32,343
	Tabarly	-33,23	-34,033	-32,427
MP21	Soumailles	-33	-33,418	-32,582
	Aubrelong1	-32,46	-32,902	-32,018
	Ravet	-32,05	-32,748	-31,352
	Ronzon	-31,79	-32,273	-31,307
	Ruch	-32,54	-32,920	-32,160
	Hoogbutsel (B)	-32,03	-32,872	-31,188

	Villebramar	-30,17	-30,602	-29,738
MP22	Mas de Got	-31,32	-31,679	-30,961
	La Plante 2	-31,38	-31,765	-30,995
	Mohren 13 (D)	-29,66	-30,367	-28,953
MP23	Itardies	-30,56	-30,919	-30,201
	Mège	-30,92	-31,679	-30,161
	Mounayne	-30,72	-31,341	-30,099
	Pech Crabit	-30,63	-31,067	-30,193
	Roqueprune 2	-31,13	-31,682	-30,578
	St Martin de Castillon	-31,22	-31,995	-30,445
	Bernloch (D)	-29,58	-30,627	-28,533
	Treuchtlingen 1 (D)	-27,61	-28,511	-26,709
	Montalban (Es)	-30,9	-31,491	-30,309
MP24	Heimersheim (D)	-29,53	-30,399	-28,661
	Maintenon	-29,83	-30,455	-29,205
MP25	Le Garouillas	-28,25	-28,588	-27,912
	Aubenas les Alpes	-28,35	-29,026	-27,674
	Belgarric	-29,57	-30,054	-29,086
	Etampes	-28,24	-29,298	-27,182
	L'Escoufle	-28,38	-29,147	-27,613
	Rigal Jouet	-28,97	-29,317	-28,624
	La Sauvetat	-29,35	-30,045	-28,655
MP26	Mas de Pauffié	-26,87	-27,451	-26,289
	St-Menoux	-26,82	-27,442	-26,198
MP27	Burgmagerbein 1 (D)	-26	-27,278	-24,722
MP28	Pech du Fraysse	-25,66	-26,088	-25,232
	Cournon	-25,3	-25,867	-24,733
	Pech Desse	-25,95	-26,261	-25,639
	Gamersheim (D)	-26,26	-26,815	-25,705
	Vivel del Rio (Es)	-26,14	-26,779	-25,501

Table S3. Posterior estimates (median) of the preservation rate (expected number of occurrences per lineage per Myr) and heterogeneity parameter (shape parameter of the Gamma distribution) estimated under the BDCS model. Lower and upper bounds of the 95% confidence interval (CI) are provided in parentheses.

Dataset S1	Preservation rate (q)	Heterogeneity parameter (α)	Clade age (Ma)
(1 Myrs bins)	14.411 (12.60, 16.514)	1.220 (0.852, 1.627)	38.697 (38.374, 39.227)
(2 Myrs bins)	14.413 (12.594, 16.515)	1.223 (0.842, 1.625)	38.765 (38.374, 39.464)

Table S4. Estimated parameters of the age-dependent extinction (ADE) model for Cainotherioidea (**dataset S1**). 95% confidence interval (CI) are provided.

Parameters	Individuals dataset	
	Median	95% CI
Weibull shape	1.514	(0.811, 2.313)
Weibull scale	3.939	(2.415, 5.612)
Mean longevity	3.671	(2.300, 5.163)
Median longevity	3.586	(2.300, 5.163)

Table S5. Posterior parameter estimates for the MBD model applied to **dataset S1**, with baseline speciation and extinction rates (λ_0 and μ_0) and correlation parameters ($G\lambda$ and $G\mu$). The environmental drivers are numbered as follows: (0) diversity dependence, (1) continental fragmentation through time, (2) sea level fluctuations through time, and (3) global temperature changes through time. Shrinkage weights (ω), based on local and global shrinkage parameters, and global shrinkage (τ). Shrinkage weights greater than 0.5 (highlighted in bold) indicate significant evidence for correlation (positive or negative depending on the respective $G\lambda$ or $G\mu$ value).

Parameters	Exponential model		Linear model		
	Median	95% CI	Median	95% CI	
Baseline rates	λ_0	0.211	(0.004, 0.685)	0.179	(6.613E-3, 0.734)
	μ_0	0.395	(0.031, 1.215)	0.274	(0.017, 0.689)
Correlation parameters to speciation	$G\lambda_0$	-2.652	(-5.319, 0.126)	-0.759	(-9.036, 2.838)
	$G\lambda_1$	4.607	(-9.001, 46.365)	1.049	(-34.266, 301.562)
	$G\lambda_2$	-0.000	(-0.019, 0.012)	2.014E-4	(-0.026, 0.067)
	$G\lambda_3$	0.013	(-0.075, 0.432)	2.751E-3	(-0.168, 0.855)
Correlation parameters to extinction	$G\mu_0$	-0.429	(-2.470, 0.595)	-0.104	(-2.143, 1.198)
	$G\mu_1$	-0.019	(-13.089, 12.777)	0.101	(-13.053, 23.744)
	$G\mu_2$	-0.000	(-0.01, 9.783E-3)	7.509E-5	(-0.011, 0.017)
	$G\mu_3$	7.355E-4	(-0.083, 0.128)	7.601E-4	(-0.086, 0.178)
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0$	0.862	(0.039, 1)	0.488	(0.335E-10, 0.992)
	$\omega\lambda_1$	0.635	(1.428E-10, 0.990)	0.337	(2.479E-10, 0.999)
	$\omega\lambda_2$	0.380	(4.539E-10, 0.979)	0.288	(2.213E-9, 0.996)
	$\omega\lambda_3$	0.670	(2.762E-11, 0.997)	0.356	(9.2E-11, 0.999)
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0$	0.393	(6.472E-10, 0.963)	0.172	(4.768E-10, 0.952)

	$\omega\mu0_1$	0.280	(9.751E-10, 0.958)	0.180	(3.486E-10, 0.973)
	$\omega\mu0_2$	0.309	(2.646E-9, 0.964)	0.204	(2.790E-10, 0.976)
	$\omega\mu0_3$	0.387	(3.881E-10, 0.982)	0.242	(1.176E-9, 0.988)
Global shrinkage	τ	0.986	(2.081E-4, 3.470)	0.667	(3.021E-4, 4.162)
Hyperprior	η	4.198	(1.511, 9.074)	5.006	(2.034, 12.403)

Table S6. Posterior estimates of the parameters $\alpha\lambda$, $\alpha\mu$ and αq , quantifying the correlation between species-specific traits and speciation and extinction rates under the Covar model.

Dataset	Trait	Parameter	Median	95% CI
Individuals (1 Myrs bins)	LMRL	$\alpha\lambda$	2.621E-3	(-1.967, 1.962)
		$\alpha\mu$	-0.004	(-2.000, 1.918)
		αq	-0.0003	(-1.937, 1.996)
Individuals (2 Myrs bins)	LMRL	$\alpha\lambda$	-0.003	(-1.939, 1.968)
		$\alpha\mu$	-0,0003	(-1.916, 2.008)
		αq	9.889E-3	(-1.936, 1.958)
Individuals (1 Myrs bins)	DIAS	$\alpha\lambda$	1.704E-3	(-1.983, 1.958)
		$\alpha\mu$	0.014	(-1.908, 1.998)
		αq	-0.0003	(-1.927, 1.977)
Individuals (2 Myrs bins)	DIAS	$\alpha\lambda$	6.248E-3	(-1.935, 1.977)
		$\alpha\mu$	-0,003	(-1.970, 1.920)
		αq	-0.008	(-1.979, 1.979)
Individuals (1 Myrs bins)	LP3	$\alpha\lambda$	-0.008	(-1.937, 1.977)
		$\alpha\mu$	0.018	(-1.903, 2.007)
		αq	7.877E-5	(-1.934, 1.959)
Individuals (2 Myrs bins)	LP3	$\alpha\lambda$	-0.048	(-1.961, 1.943)
		$\alpha\mu$	-0.014	(-1.832, 2.044)
		αq	-0.056	(-2.040, 1.928)
Individuals (1 Myrs bins)	HCM3	$\alpha\lambda$	-0.011	(-1.980, 1.948)

		$\alpha\mu$	0.012	(-1.999, 1.916)
		$\alpha\eta$	5.183E-3	(-1.948, 1.969)
		$\alpha\lambda$	-0.0002	(-1.956, 1.940)
Individuals (2 Myrs bins)	HCM3	$\alpha\mu$	5.330E-3	(-1.933, 1.976)
		$\alpha\eta$	2.100E-3	(-1.962, 1.962)
		$\alpha\lambda$	-0.005	(-1.943, 1.978)
Individuals (1 Myrs bins)	HSM	$\alpha\mu$	3.899E-4	(-1.937, 1.983)
		$\alpha\eta$	7.042E-3	(-1.930, 1.969)
		$\alpha\lambda$	6.907E-3	(-1.916, 1.966)
Individuals (2 Myrs bins)	HSM	$\alpha\mu$	0.025	(-1.824, 2.039)
		$\alpha\eta$	0.037	(-1.779, 2.107)
		$\alpha\lambda$	-0.014	(-1.990, 1.943)
Individuals (1 Myrs bins)	ANGLE	$\alpha\mu$	0.018	(-1.910, 2.000)
		$\alpha\eta$	-0.013	(-1.953, 1.950)
		$\alpha\lambda$	8.867E-3	(-1.965, 1.952)
Individuals (2 Myrs bins)	ANGLE	$\alpha\mu$	-0.006	(-1.973, 1.968)
		$\alpha\eta$	-0.007	(-1.955, 1.991)

Table S7. Statistical treatment on the trait values/dispersion during, before and after the EOT (by MP level). The value in bold highlights when p-value is significantly different from 0 (at a 5% risk).

Trait	Test	Test Statistic	p-value
LMRL	Wilcoxon	1174.5	2.2E-16
	Siegel-Tukey	-3.988	6.658E-5
DIAS	Wilcoxon	12525	5.729E-08
	Siegel-Tukey	-0.147	0.883
LP3	Wilcoxon	3513	2.2E-16
	Siegel-Tukey	-3.721	0.0001
HCM3	Wilcoxon	3800.5	2.2E-16
	Siegel-Tukey	-2.287	0.022
HSM	Wilcoxon	6987	0.006
	Siegel-Tukey	-1.219	0.223
ANGLE	Wilcoxon	7821	2.787E-15
	Siegel-Tukey	-2.897	0.004

Table S8. Statistical treatment on the correlation between trait values and global temperature (T), sea level fluctuations (S), and continental fragmentation (F) through the time (Ma; Dataset S3). The values in bold highlight when p-values are significantly different from 0 (at a 5% risk).

Trait	Test	Correlation Coefficient (T)	Test Statistic (T)	p-value (T)
LMRL	Kendall	-0.3233	-8.1195	4.682E-16
	Spearman	-0.4712	5099469	2.2E-16
DIAS	Kendall	0.1292	3.3712	0.0007
	Spearman	0.1898	3984030	0.0008
LP3	Kendall	-0.2639	-7.1831	6.815E-13
	Spearman	-0.3853	9317069	1.384E-13
HCM3	Kendall	-0.1650	-4.577	4.727E-6
	Spearman	-0.2600	8850188	8.763E-7
HSM	Kendall	-0.1317	-3.376	0.0007
	Spearman	-0.1962	5329120	0.0006
ANGLE	Kendall	0.0709	1.607	0.108
	Spearman	0.1189	1857516	0.070

Trait	Test	Correlation Coefficient (S)	Test Statistic (S)	p-value (S)
LMRL	Kendall	-0.2754	-6.735	1.64E-11
	Spearman	-0.4201	4922259	3.478E-13
DIAS	Kendall	0.1722	4.465	8.019E-6
	Spearman	0.2512	3679819	7.539E-06
LP3	Kendall	-0.2306	-6.239	4.41E-10
	Spearman	-0.3350	8978469	1.939E-10
HCM3	Kendall	-0.3294	-9.074	2.2E-16

	Spearman	-0.4750	10360391	2.2E-16
HSM	Kendall	-0.0304	-0.774	0.439
	Spearman	-0.0483	4670225	0.405
ANGLE	Kendall	0.3519	7.928	2.219E-15
	Spearman	0.5070	1039407	2.2E-16

Trait	Test	Correlation Coefficient (F)	Test Statistic (F)	p-value (F)
LMRL	Kendall	-0.3322	-7.739	1.002e-14
	Spearman	-0.4514	5030578	3.293E-15
DIAS	Kendall	0.0742	1.836	0.066
	Spearman	0.1071	4390581	0.0601
LP3	Kendall	-0.1791	-4.6278	3.696E-6
	Spearman	-0.2447	8371600	4.515E-06
HCM3	Kendall	-0.2542	-6.655	2.833E-11
	Spearman	-0.3586	9543084	5.306E-12
HSM	Kendall	-0.0840	-2.0426	0.041
	Spearman	-0.1219	4998261	0.0351
ANGLE	Kendall	0.3620	7.7524	9.015E-15
	Spearman	0.4995	1055255	4.19E-16

Figure S1. Illustration of the six cranio-dental measurements of this study. Abbreviations: ANGLE, ramus angulus; DIAS, length of diastemata; HCM3, height of mandibular corpus; HSM, height of mandibular symphysis; LMRL, length of lower molar row; LP3, width of the P/3.

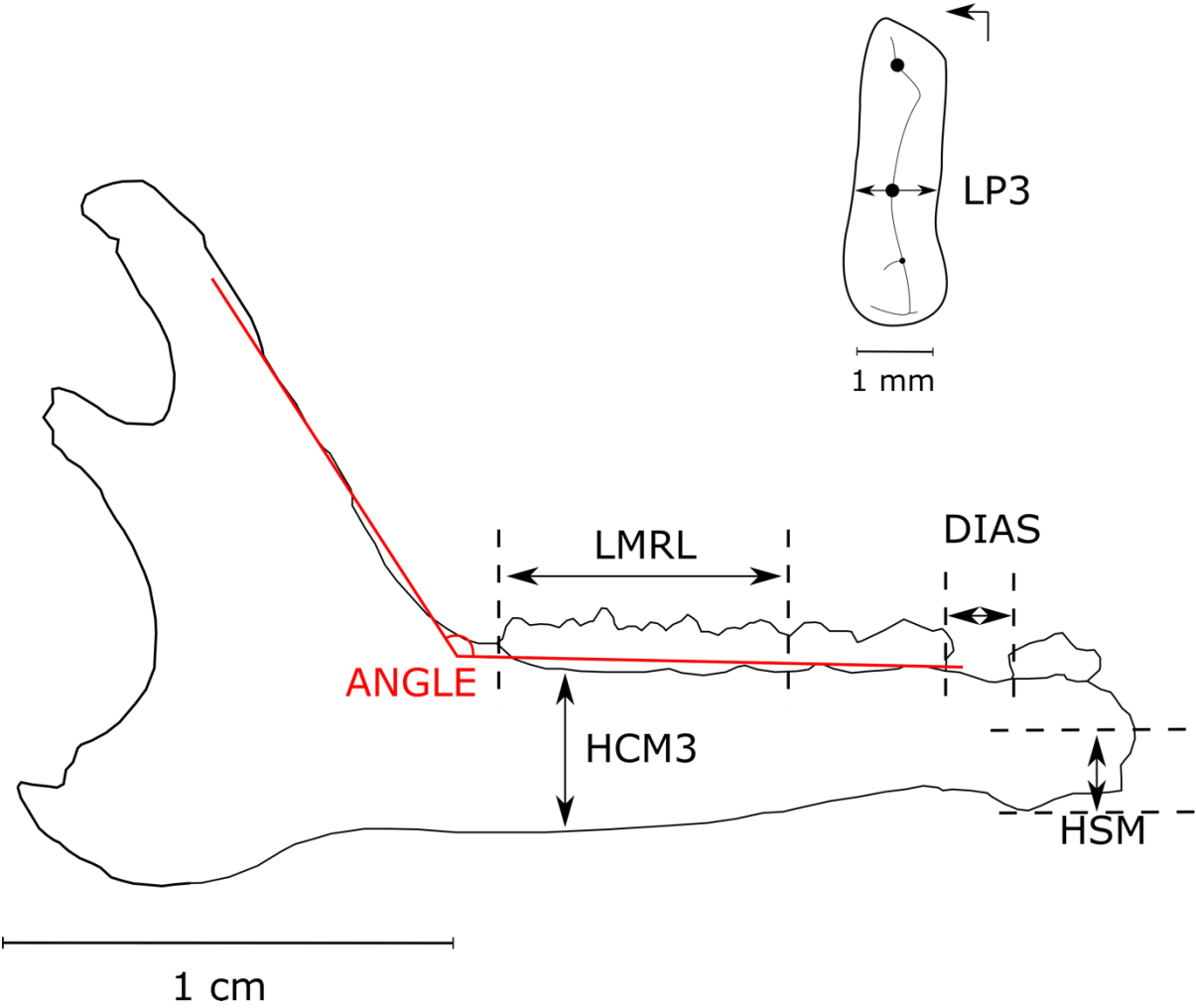


Figure S2. Illustration of the evolutionary dynamics of cainotherioid diversity as controlled by time-variable speciation and extinction. With analyses at the species level under the birth–death model with constrained shifts (2 Myrs bins), speciation (A) and extinction (B) rates are inferred. (C) The net diversification rate is the difference between speciation and extinction rates (net diversification rate below 0 indicating a decline in diversity). (D) The cainotherioid diversity trajectories incorporating uncertainties around the age of the fossil occurrences. Solid lines indicate mean posterior rates and the shaded areas show 95% CI. The temperature curve is derived from [27].

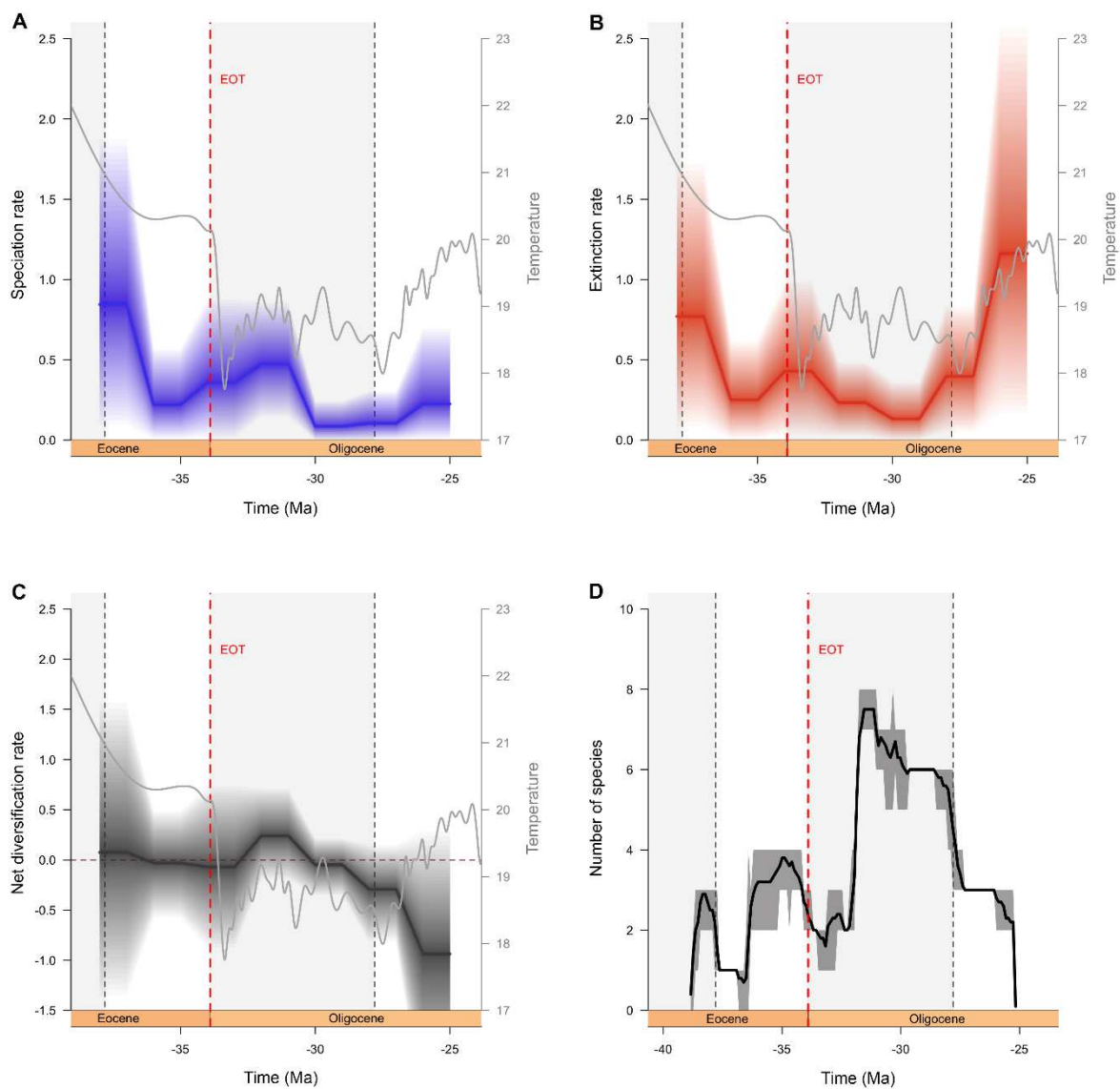
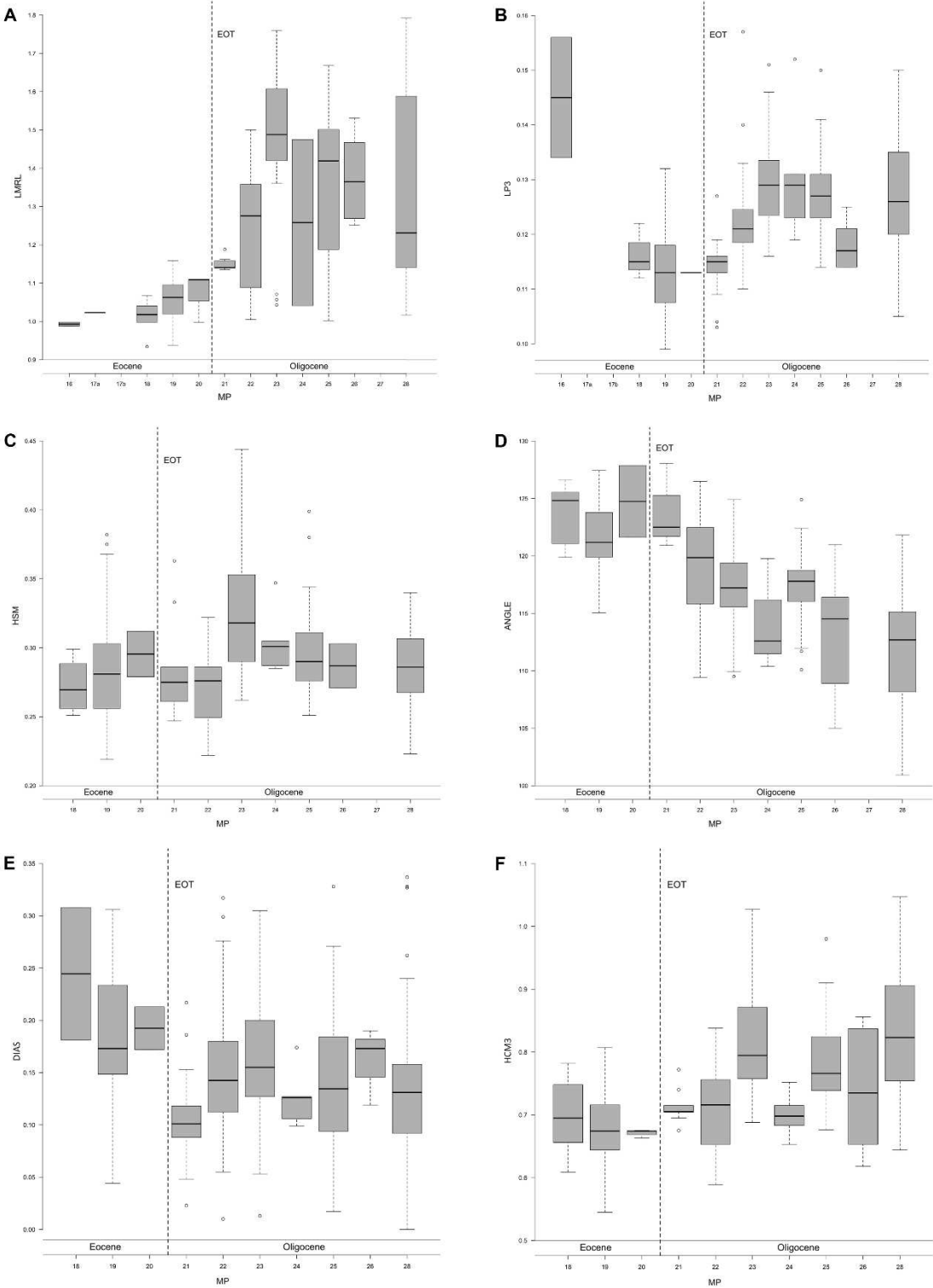


Figure S3. Morphological evolution of cainotherioids during, before and after the EOT (by MP level). (A) body Mass proxy (LMRL); (B) width of the P/3 (LP3); (C) mandibular symphysis height (HSM); (D) ramus angulus (ANGLE); (E) diastemata length (DIAS); (F) mandibular corpus height (HCM3).



References

1. Blondel C. 2005 New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zool. J. Linn. Soc.* **144**, 145–166. (doi:10.1111/j.1096-3642.2005.00166.x)
2. Berthet D. 2003 Le genre Cainotherium (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction. Lyon 1.
3. Weppe R, Blondel C, Vianey-Liaud M, Escarguel G, Pélissié T, Antoine PO, Judith Orliac M. 2020 Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *J. Syst. Palaeontol.* **18**, 541–572. (doi:10.1080/14772019.2019.1645754)
4. Stehlin HG. 1906 Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Vierter Teil: Dichobune-Mouillacitherium-Meniscodon–Oxacron. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontology Gesellschaft* **33**, 596–690.
5. Weppe R, Blondel C, Vianey-Liaud M, Pélissié T, Orliac MJ. 2020 A new cainotherioidea (Mammalia, artiodactyla) from palembert (quercy, sw france): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of cainotheriidae. *Palaeontol. Electron.* **23**, 1–20. (doi:10.26879/1081)
6. Aguilar J-P, Legendre S, Michaux J. 1997 Biochronologie mammalienne du cénozoïque en Europe et domaines reliés. In *Actes du Congrès BiochroM'97* (eds J-P Aguilar, S Legendre, J Michaux), pp. 1–818. Montpellier: Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.
7. Schmidt-Kittler N, Brunet M, Godinot M, Franzen JL, Hooker JJ, Legendre S. 1987 European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* **10**, 13–31.
8. Codron D, Hofmann RR, Clauss M. 2019 Morphological and Physiological Adaptations for Browsing and Grazing. In *The Ecology of Browsing and Grazing II* (eds IJ Gordon, HT Prins), pp. 81–125. Springer, Cham. (doi:10.1007/978-3-030-25865-8_4)
9. Spencer LM. 1995 Morphological Correlates of Dietary Resource Partitioning in the African Bovidae. *J. Mammal.* **76**, 448–471. (doi:10.2307/1382355)
10. Mendoza M, Janis CM, Palmqvist P. 2002 Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: A multivariate approach. *J. Zool.* **258**, 223–246. (doi:10.1017/S0952836902001346)
11. Lazagabaster IA, Rowan J, Kamilar JM, Reed KE. 2016 Evolution of Craniodental Correlates of Diet in

- African Bovidae. *J. Mamm. Evol.* **23**, 385–396. (doi:10.1007/s10914-016-9329-x)
12. Janis C. 1990 Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (eds J Damuth and BJ MacFadden), pp. 255–300. Cambridge University Press. (doi: 10.1046/j.1420-9101.1992.5030530.x)
 13. Herring SW. 1972 The Role of Canine Morphology in the Evolutionary Divergence of Pigs and Peccaries. *J. Mammal.* **53**, 500–512. (doi:10.2307/1379040)
 14. Rasband WS. 1997 ImageJ.
 15. Escarguel G, Marandat B, Legendre S. 1997 Sur l'âge Numérique des Faunes de Mammifères du Paléogène d'Europe Occidentale, en particulier celle de l'Éocène Inférieur et Moyen. In *BiochroM'97: Biochronologie mammalienne du Cénozoïque ren Europe et domaines reliés. Actes du Congrès BiochroM'97.*, pp. 443–460.
 16. Figueirido B, Janis CM, Pérez-Claros JA, De Renzi M, Palmqvist P. 2012 Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **109**, 722–727. (doi:10.1073/pnas.1110246108)
 17. Tennant JP, Mannion PD, Upchurch P. 2016 Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nat. Commun.* **7**. (doi:10.1038/ncomms12737)
 18. Silvestro D, Antonelli A, Salamin N, Quental TB. 2015 The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **112**, 8684–8689. (doi:10.1073/pnas.1502803112)
 19. Costeur L, Legendre S. 2008 Spatial and temporal variation in European Neogene large mammals diversity. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **261**, 127–144. (doi:10.1016/j.palaeo.2008.01.011)
 20. Kohn MJ, Fremd TJ. 2008 Miocene tectonics and climate forcing of biodiversity, western United States. *Geology* **36**, 783–786. (doi:10.1130/G24928A.1)
 21. Badgley C. 2010 Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography (Cop.)*. **33**, 220–231. (doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06282.x)
 22. Condamine FL, Rolland J, Morlon H. 2019 Assessing the causes of diversification slowdowns: temperature-dependent and diversity-dependent models receive equivalent support. *Ecol. Lett.* **22**, 1900–1912. (doi:10.1111/ele.13382)
 23. Zachos JC, Dickens GR, Zeebe RE. 2008 An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* **451**, 279–283. (doi:10.1038/nature06588)

24. Zachos J, Pagani H, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001 Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**, 686–693. (doi:10.1126/science.1059412)
25. O'Brien CL, Huber M, Thomas E, Pagani M, Super JR, Elder LE, Hull PM. 2020 The enigma of Oligocene climate and global surface temperature evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **117**, 25302–25309. (doi:10.1073/pnas.2003914117)
26. Hérán MA, Lécuyer C, Legendre S. 2010 Cenozoic long-term terrestrial climatic evolution in Germany tracked by $\delta^{18}\text{O}$ of rodent tooth phosphate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **285**, 331–342. (doi:10.1016/j.palaeo.2009.11.030)
27. Hansen J, Sato M, Russell G, Kharecha P. 2013 Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Philos. Trans. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.* **371**. (doi:10.1098/rsta.2012.0294)
28. Mannion PD, Upchurch P. 2010 Completeness metrics and the quality of the sauropodomorph fossil record through geological and historical time. *Paleobiology* **36**, 283–302. (doi:10.1666/09008.1)
29. Prothero DR. 1994 The late Eocene-Oligocene extinctions. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **22**, 145–165. (doi:10.1146/annurev.ea.22.050194.001045)
30. Berger JP *et al.* 2005 Paleogeography of the Upper Rhine Graben (URG) and the Swiss Molasse Basin (SMB) from Eocene to Pliocene. *Int. J. Earth Sci.* **94**, 697–710. (doi:10.1007/s00531-005-0475-2)
31. Miller KG, Browning J V., John Schmelz W, Kopp RE, Mountain GS, Wright JD. 2020 Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Sci. Adv.* **6**. (doi:10.1126/sciadv.aaz1346)
32. Blondel C. 2001 The eocene-oligocene ungulates from western europe and their environment. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **168**, 125–139. (doi:10.1016/S0031-0182(00)00252-2)
33. Kocsis L, Ozsvárt P, Becker D, Ziegler R, Scherler L, Codrea V. 2014 Orogeny forced terrestrial climate variation during the late Eocene-early Oligocene in Europe. *Geology* **42**, 727–730. (doi:10.1130/G35673.1)
34. Mennecart B, Geraads D, Spassov N, Zagorchev I. 2018 Discovery of the oldest European ruminant in the late Eocene of Bulgaria: Did tectonics influence the diachronic development of the Grande Coupure? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **498**, 1–8. (doi:10.1016/j.palaeo.2018.01.011)
35. Miller KG *et al.* 2005 The phanerozoic record of global sea-level change. *Science* **310**, 1293–1298. (doi:10.1126/science.1116412)
36. Hannisdal B, Peters SE. 2011 Phanerozoic earth system evolution and marine biodiversity. *Science* **334**,

- 1121–1124. (doi:10.1126/science.1210695)
37. Leprieur F *et al.* 2016 Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nat. Commun.* **7**, 1–8. (doi:10.1038/ncomms11461)
 38. Lim JY, Marshall CR. 2017 The true tempo of evolutionary radiation and decline revealed on the Hawaiian archipelago. *Nature* **543**, 710–713. (doi:10.1038/nature21675)
 39. Zaffos A, Finnegan S, Peters SE. 2017 Plate tectonic regulation of global marine animal diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **114**, 5653–5658. (doi:10.1073/pnas.1702297114)
 40. Silvestro D, Salamin N, Antonelli A, Meyer X. 2019 Improved estimation of macroevolutionary rates from fossil data using a Bayesian framework. *Paleobiology* **45**, 546–570. (doi:10.1017/pab.2019.23)
 41. Silvestro D, Cascales-Miñana B, Bacon CD, Antonelli A. 2015 Revisiting the origin and diversification of vascular plants through a comprehensive Bayesian analysis of the fossil record. *New Phytol.* **207**, 425–436. (doi:10.1111/nph.13247)
 42. Silvestro D, Schnitzler J, Liow LH, Antonelli A, Salamin N. 2014 Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data. *Syst. Biol.* **63**, 349–367. (doi:10.1093/sysbio/syu006)
 43. R Core Team. 2019 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
 44. Pohlert T. 2020 PMCMRplus: Calculate Pairwise Multiple Comparisons of Mean Rank Sums Extended. R package version 1.5.1.
 45. Maugoust J. 2020 ULT: Useful Little Things. R package version 1.5.1.
 46. Phillips N. 2017 yarr: A Companion to the e-Book ‘YaRrr!: The Pirate’s Guide to R’. R package version 1.5.1.
 47. Wickham H, Seidel D. 2020 scales: Scale Functions for Visualization. R package version 1.1.1.
 48. Lehtonen S, Silvestro D, Karger DN, Scotese C, Tuomisto H, Kessler M, Peña C, Wahlberg N, Antonelli A. 2017 Environmentally driven extinction and opportunistic origination explain fern diversification patterns. *Sci. Rep.* **7**, 1–12. (doi:10.1038/s41598-017-05263-7)
 49. Hagen O, Andermann T, Quental TB, Antonelli A, Silvestro D. 2018 Estimating age-dependent extinction: Contrasting evidence from fossils and phylogenies. *Syst. Biol.* **67**, 458–474. (doi:10.1093/sysbio/syx082)

1.6 - Conclusions

L'ensemble de ces travaux permet ainsi de mieux comprendre l'histoire évolutive des Cainotherioidea. Le registre fossile exceptionnel de la région quercynoise, ainsi que la diversité des types d'analyses utilisées (phylogénie, analyses de diversité, morphologie, écologie), permettent en effet de proposer des scénarii évolutifs sur le contexte d'émergence de cette super-famille en Europe occidentale et sur son incroyable succès adaptatif au cours de l'Oligocène. La nouvelle localité fossilifère de Dams permet tout d'abord de largement réviser la systématique et la nomenclature dentaire des Cainotheriidae, en documentant des centaines de spécimens au sein de remplissages encadrant la transition Eocène-Oligocène. L'analyse phylogénétique, fondée sur des caractères dentaires, permet de proposer la première phylogénie formelle des Cainotheriidae, clarifiant les relations de parenté au sein du clade. Elle permet également de définir la famille européenne des Robiacinidae comme groupe frère des Cainotheriidae, formant la super-famille des Cainotherioidea, et de discuter de la position controversée des Cainotheriidae au sein des Artiodactyla. La description de la nouvelle espèce *Palembertina desplasi*, permet ensuite de documenter un stade précoce dans l'histoire évolutive des Cainotheriidae, celle-ci montrant une morphologie intermédiaire entre la morphologie des Robiacinidae et celle des Cainotheriidae plus dérivés. *Palembertina* permet en effet de mieux comprendre la mise en place du plan dentaire unique des Cainotheriidae, et de définir la migration du paraconule sur les molaires supérieures comme une caractéristique clé de sa formation. Enfin, l'inventaire des occurrences fossiles de Cainotherioidea de la région quercynoise permet d'obtenir une image précise de la dynamique de diversité de cette super-famille et des facteurs qui lui sont associés. La diversité des Cainotherioidea est caractérisée par des événements importants d'extinction durant la TEO et à la fin de l'Oligocène, mais également par un grand événement de diversification durant le début de l'Oligocène. L'étude de la morphologie dentaire et mandibulaire des espèces de l'Eocène et de l'Oligocène met de plus en évidence la grande adaptabilité morphologique et la capacité de réponse rapide des Cainotherioidea aux changements environnementaux de la TEO ; ce qui a joué un rôle clé dans leur survie et leur succès évolutif post-crise. Les résultats montrent enfin que le succès et le déclin des Cainotherioidea du Quercy ont été déterminés par des facteurs abiotiques et biotiques. En effet, la spéciation des Cainotherioidea est positivement associée à la température et à la fragmentation continentale de manière continue dans le temps, tandis que l'extinction semble se synchroniser avec les changements environnementaux de manière ponctuelle. Les taux de spéciation des Cainotherioidea ont de plus diminué au fur et à mesure qu'ils se

diversifiaient dans le temps, suggérant que les interactions au sein du clade ont affecté négativement leur diversification (saturation de niche). Il reste cependant maintenant à déterminer si l'arrivée des taxons compétiteurs asiatiques pourrait quant à eux expliquer le déclin final des Cainotherioidea, à la fin de l'Oligocène en Quercy.

Bibliographie

- Berthet, D. 2003. Le genre *Cainotherium* (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction. Lyon 1, Unpublished PhD, 204 pp.
- Blondel, C. 2001. The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168:125–139.
- Blondel, C. 2005. New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144:145–166.
- Bravard, A. 1928. Monographie de la Montagne de Perrier, près d’Issoire (Puy-de-Dôme) et de deux espèces fossiles du genre *Felis*, découvertes dans l’une de ses couches d’alluvion. Dufour, Docagne & Levraut, Paris, 147 pp.
- Camp, C. L., et V. L. VanDerHoof. 1940. Bibliography of fossil vertebrates, 1928-1933. *Geological Society of America* 27:1–503.
- Dechaseaux, C. 1973. Essais de Paléoneurologie. *Annales de Paleontologie* 115–132.
- Erfurt, J., et G. Métais. 2007. Endemic European Paleogene artiodactyls: Cebochoeridae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Cainotheriidae, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, and Amphimerycidae; pp. 59–84 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Escarguel, G., et S. Legendre. 2006. New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Strata* 13:245–273.
- Escarguel, G., S. Legendre, et B. Sigé. 2008. Unearthing deep-time biodiversity changes: The Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Comptes Rendus - Geoscience* 340:602–614.
- Filhol, H. 1884. Descriptions de quelques mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. Imprimerie Vialette et Cie, Toulouse, 43 pp.
- Geisler, J. H., et M. D. Uhen. 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:991–996.
- Geisler, J. H., et M. D. Uhen. 2005. Phylogenetic Relationships of Extinct Cetartiodactyls: Results of Simultaneous Analyses of Molecular, Morphological, and Stratigraphic Data. *Journal of Mammalian Evolution* 12:145–160.
- Geisler, J. H., J. M. Theodor, M. D. Uhen, et S. E. Foss. 2007. Phylogenetic Relationships of Cetaceans to Terrestrial Artiodactyls; pp. 19–31 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

- Gentry, A. W., et J. J. Hooker. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla; pp. 235–272 in M. J. Benton (ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods, volume 2: mammals*, Clarendon. Oxford.
- Gervais, P. 1859. *Zoologie et paléontologie françaises: nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. Arthus Bertrand, Paris, 544 pp.
- Gervais, P. 1873. Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements de Tarn-et-Garonne et du Lot. *Journal de Zoologie* 2:356–380.
- Hooker, J. J., et M. Weidmann. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland: systematic revision and resolutions of dating problems. *Kommission Der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen* 120:1–143.
- Hürzeler, J. 1936. Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 58–59:1–111.
- Legendre, S. 1980. *Etude du gisement de Port-la-Nouvelle; étude des Cainotheriidae d'Escamps*. Unpublished Master of Paleontology, Montpellier, pp.
- Legendre, S., J. Y. Crochet, M. Godinot, J. L. Hartenberger, B. Marandat, J. A. Remy, B. Sigé, J. Sudre, et M. Vianey-Liaud. 1991. Evolution de la diversité des faunes de Mammifères d'Europe occidentale au Paleogene (MP 11 a MP 30). *Bulletin de La Société Géologique de France* 162:867–874.
- Lihoreau, F., J. R. Boisserie, F. K. Manthi, et S. Ducrocq. 2015. Hippos stem from the longest sequence of terrestrial cetartiodactyl evolution in Africa. *Nature Communications* 6.
- Luccisano, V., J. Sudre, et F. Lihoreau. 2020. Revision of the Eocene artiodactyls (Mammalia, Placentalia) from Aumelas and Saint-Martin-de-Londres (Montpellier limestones, Hérault, France) questions the early European artiodactyl radiation. *Journal of Systematic Palaeontology* 18:1631–1656.
- Lydekker, R. 1885. *Catalogue of Fossil Mammalia in the British Museum, Part II. The order Ungulata, Suborder Artiodactyla*. order of the Trustees, London, 324 pp.
- O'Leary, M. A., et J. Gatesy. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): Combined analysis including fossils. *Cladistics* 24:397–442.
- Romer, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*, third edition. Chicago Press, Chicago Illinois, 468 pp.
- Spaulding, M., M. A. O'Leary, et J. Gatesy. 2009. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PLoS ONE* 4.
- Stehlin, H. G. 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Vierter Teil: Dichobune-Mouillacitherium-Meniscodon–Oxacron. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 33:596–690.

- Stehlin, H. G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifère des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de La Société Géologique de France* 19:488–520.
- Sudre, J. 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de mammifères. *Palaeovertebrata* 2:95–156.
- Sudre, J. 1977. L'Évolution du genre *Robiacina* Sudre 1969, et l'origine des *Cainotheriidae*; Implications systématiques. *Geobios* 10:213–231.
- Sudre, J., B. Sigé, J. A. Remy, B. Marandat, J. L. Hartenberger, M. Godinot, et J.-Y. Crochet. 1990. Une faune du niveau d'Egerkingen (MP14; Bartonien inférieur) dans les Phosphorites du Quercy (Sud de la France). *Palaeovertebrata* 20:1–32.
- Sudre, J., et S. Legendre. 1992. Ungulates from Paleogene of Western Europe: relationships between their evolution and environmental changes during that period. *Ongulés/Ungulates* 91:15–25.
- Theodor, J. M. 2010. Micro-computed tomographic scanning of the ear region of *Cainotherium*: Character analysis and implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:236–243.
- Thewissen, J. G. M., L. N. Cooper, M. T. Clementz, S. Bajpai, et B. N. Tiwari. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* 450:1190–1194.
- Webb, S. D., et E. B. Taylor. 1980. The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167:117–158.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, G. Escarguel, T. Pélissié, P.-O. Antoine, et M. Judith Orliac. 2020a. *Cainotheriidae* (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *Journal of Systematic Palaeontology* 18:541–572.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, T. Pélissié, et M. J. Orliac. 2020b. A new *cainotherioidea* (Mammalia, artiodactyla) from palembert (quercy, sw france): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of *cainotheriidae*. *Palaeontologia Electronica* 23:1–20.
- Weppe, R., M. J. Orliac, G. Guinot, et F. L. Condamine. 2021. Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: *cainotherioids* at the Eocene–Oligocene transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288:20210173.

Chapitre 2

Dynamique de diversité des
artiodactyles endémiques
européens autour de la
transition Eocène-Oligocène

2.1. - Introduction

Comme je l'ai présenté dans le premier chapitre, j'ai fait le choix d'étudier dans un premier temps l'histoire évolutive des *Cainotherioidea*. Le contexte phylogénétique et biostratigraphique, et le référencement du nombre d'individus de chaque espèce par gisement fossilifère (Quercy), a permis notamment de discuter de la dynamique de diversité du groupe et d'évaluer l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur leur histoire évolutive. Cette première approche focalisée sur un groupe restreint, m'a ainsi permis d'affiner le protocole et de me familiariser avec différentes approches analytiques, afin de pouvoir étudier l'ensemble des artiodactyles européens. Il s'agit désormais de remettre en application, avec quelques modifications (voir section 2.3 - *Méthodes*), ce qui a été réalisé dans le premier chapitre, afin de discuter de l'histoire évolutive et de la dynamique de la diversité à l'échelle ordinale. Comme exprimé dans les parties précédentes, les artiodactyles endémiques européens sont particulièrement impactés par les changements environnementaux qui coïncident avec la TEO (Legendre et al., 1991 ; Blondel, 2005), et sont en majorité remplacés à l'Oligocène par d'autres espèces d'artiodactyles « modernes » venues d'Asie (Rémy et al., 1987 ; Blondel, 2001 ; Mennecart et al., 2021). Cependant, ce renouvellement de la faune en Europe occidentale est un événement complexe et de nombreuses questions demeurent notamment quant au degré d'influence des facteurs abiotiques (comme la température et le niveau marin) et biotiques (comme le régime alimentaire, la masse corporelle ou les interactions entre clades) sur la dynamique de diversité des artiodactyles européens. En effet, les dernières grandes révisions systématiques à l'échelle de l'ordre pour le Paléogène d'Europe remontent aux publications de Rémy et al. (1987), Legendre et al. (1991) et Blondel (2001) et aucune d'elles ne traitent de l'impact potentiel de ces facteurs. De plus, des analyses de diversité (taux de diversité, analyse statistique de poly-cohortes) ont été réalisées dans les publications de Legendre et Hartenberger (1992), Escarguel et Legendre (2006), mais ces dernières ne discutent que très rapidement et uniquement du rôle de la température sur la diversité. Enfin dans des analyses plus récentes, Marx et Uhen (2010), Rolland et al. (2014) et Cantalapiedra et al. (2014, 2015) ont exploré les processus de diversification des artiodactyles et leurs liens avec le climat et le régime alimentaire. Cependant, ces études sont réalisées sur des grandes échelles géographiques, temporelles, et parfois au-delà du rang spécifique, et se basent notamment sur un registre fossile mondial couvrant le Cénozoïque et incluant des données de Paleobiology Database (parfois problématiques en l'absence de révision systématique, voir notamment dans Moharrek et al., 2022), ou sur des phylogénies impliquant uniquement des taxons actuels.

Ce second chapitre de thèse inclut la révision systématique des occurrences fossiles des artiodactyles européens provenant des localités quercynaises et permet de discuter avec précision de leur histoire évolutive. Je présenterai tout d'abord dans la section 2.3 - *Méthodes*, une approche légèrement différente de celle qui a été réalisée pour les Cainotherioidea dans le chapitre 1, notamment sur la méthode de datation des localités fossilifères quercynaises et sur l'obtention des données de facteurs de diversification. Je présenterai également plus en détail les fonctionnalités de PyRate (Silvestro et al., 2014a, 2014b), en incluant l'aspect de la compétition inter-clades qui n'avait pas été développé dans le premier chapitre. Ces nouvelles approches permettront ainsi de discuter : i) de la dynamique de diversité des artiodactyles européens dans leur ensemble (AQA), des artiodactyles européens endémiques (AEE ou EEA) et des artiodactyles européens immigrants (AI ou IA), de part et d'autre de la transition Eocène-Oligocène ; ii) des facteurs qui ont influencés ou non ces diversités, qu'ils soient abiotiques (température, niveau marin, carbone atmosphérique) ou biotiques (interaction inter-clades, traits) ; iii) de l'évolution des caractères (proxy de la masse corporelle, régime alimentaire) des artiodactyles européens autour de la TEO, avec la détermination d'un « profil des victimes » et de potentielles « innovations-clé » chez les espèces survivantes.

2.2 - Matériels

Afin de répondre à ces différents objectifs, j'ai donc compilé l'ensemble des occurrences fossiles des artiodactyles européens au niveau spécifique et générique provenant de 54 localités fossilifères quercynaises. Le matériel provient des collections de l'Université de Montpellier (UM) et des collections privées d'Eldonia (Gannat, France), et les occurrences des espèces pour chacune des localités a résulté dans la révision et de détermination systématique directe du matériel qui y était présent (dentaire, mandibulaire et crânien). Chaque localité du Quercy est associée à la fois à un niveau de référence du Paléogène Mammalien européen (MP) (Schmidt-Kittler et al., 1987 ; Aguilar et al., 1997) et à un âge numérique (Tableau 1 ; Legendre et Lévêque (1997) ; cf. section 2.3.1 – *Constitution des jeux de données*). L'ensemble du jeu de données se compose de 2196 occurrences pour 90 espèces et 39 genres d'artiodactyles européens (**Jeu de données S1**), allant du milieu de l'Eocène moyen à la fin de l'Oligocène (42 à 25 Ma).

Les mesures des caractères mandibulaires et dentaires (développées ci-dessous ; **Jeu de données S2**) ont quant à elles été réalisées sur du matériel présent dans les collections de

l'Université de Montpellier (UM) et des collections privées d'Eldonia (Gannat, France), mais également dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, des Muséums d'Histoire naturelle de Toulouse, Bâle, et Lyon, et du Musée Victor Brun de Montauban.

2.3 – Méthodes

2.3.1 – Constitution des jeux de données

2.3.1 – a) Datation des localités fossilifères quercynois et des niveaux de références du Paléogène européen

L'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale a été définie lors du Symposium de Mayence en 1987 (Schmidt-Kittler et al., 1987) et a été validée lors du congrès BiochroM'97 à Montpellier en 1997 (Aguilar et al., 1997). Celle-ci est basée sur une succession de niveaux-repères, désignés Mammalian Paleogene reference level (MP). Chaque niveau correspond à une faune locale de mammifères choisie pour sa richesse et sa représentativité, appelé « localité type », et est ainsi caractérisé par les stades évolutifs des espèces qu'il renferme. Cependant, l'échelle biochronologique du Paléogène européen est très difficilement corrélable aux échelles géochronologiques marine de référence internationale. Les gisements de mammifères appartiennent en effet à des séquences sédimentaires courtes qui peuvent même être très brèves et non stratifiées dans le cas des gisements karstiques. On l'observe notamment pour les localités fossilifères du karst quercynois, qui définissent en grande partie les niveaux de références du Paléogène européen (Schmidt-Kittler et al., 1987). La superposition directe entre séquences sédimentaires marines et continentales, qui permettrait une corrélation directe, est de plus très rarement observable (Legendre et Lévêque, 1997). Ainsi en absence de datation en âge absolu, il était difficile, avant les publications de Legendre et Bachelet (1993), Legendre et Lévêque (1997) et Escarguel et al. (1997), d'estimer un âge précis pour les gisements de mammifères du Paléogène européen.

Une approche sur la datation des occurrences fossiles des localités fossilifères quercynois a été proposée dans Weppe et al. (2021), et se fonde sur la méthode des âges numériques. Cette méthode consiste à utiliser pour chaque localité la relation entre le temps et les changements de la taille (estimée par la surface des dents) des différentes catégories dentaires chez un grand nombre de lignées spécifiques de mammifères (Legendre et Bachelet, 1993 ; Legendre et Lévêque, 1997 ; Escarguel et al., 1997). Dans l'étude de Weppe et al. (2021),

nous avons utilisé les âges numériques proposés dans [Escarguel et al. \(1997\)](#) et calculé des intervalles de crédibilités (IC) à 95% pour chacune des localités quercynaises considérées. Les âges obtenus ont permis ensuite de déterminer la fourchette temporelle de chaque MP, correspondant à l'intervalle le plus large couvert par l'ensemble des IC à 95% des localités quercynaises associées à ce niveau de MP. Je propose dans ce deuxième chapitre, de suivre une nouvelle approche plus globale et plus précise à l'échelle européenne pour la datation des localités fossilifères quercynaises. J'ai considéré les datations issues des travaux de [Legendre et Lévêque \(1997\)](#) qui proposent d'associer deux méthodes indépendantes dans le but d'effectuer un étalonnage numérique de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale. La première repose sur l'analyse paléomagnétique des sédiments du Paléogène européen de [Lévêque \(1993\)](#). Cette étude synthétise des données paléomagnétiques des remplissages karstiques du Quercy et des études magnétostratigraphiques de formations fossilifères localisées en France et en Espagne [Lévêque \(1992\)](#), permettant ainsi de proposer une corrélation datée entre l'échelle biochronologique mammalienne d'Europe occidentale et l'échelle des inversions du champ magnétique terrestre. Cette dernière échelle est discutée dans [Berggren et al. \(1995\)](#) avec des modifications proposées par [Huestis et Acton \(1997\)](#). Bien que peu récentes, les datations des « Magnétochrons » de ces études diffèrent relativement peu des nouvelles datations proposées dans ([Speijer et al., 2020](#) ; [GTS2020](#)). La seconde approche repose sur la méthode des âges numériques déjà évoquée plus tôt. Elle est ici légèrement différente de l'approche de [Legendre et Bachelet \(1993\)](#) et de [Escarguel et al. \(1997\)](#), avec respectivement un nombre plus important de lignées de mammifères et de localités incluses, et un nombre plus restreint de catégories dentaires pris en compte. Chaque localité est ainsi associée à la moyenne des différents âges obtenus et à l'erreur standard de la moyenne résultant des calculs, les valeurs de datations obtenues pour les localités étant peu différentes entre les études. Les données d'âges numériques fournissent cependant des résultats légèrement plus anciens que les âges obtenus par la magnétostratigraphie, en raison notamment des valeurs retenues pour les âges initiaux [bioâges ; voir dans [Bachelet et Legendre \(1993\)](#) et [Legendre et Lévêque \(1997\)](#)]. Afin d'obtenir un ajustement, les âges numériques sont ainsi corrigés à l'aide d'une équation résultant d'une analyse de régression entre ces âges numériques (moyens) et l'âge moyen des événements géomagnétiques avec lesquels ils sont corrélés ([Legendre et Lévêque, 1997](#)). La confrontation de ces deux méthodes de datation permet ainsi de proposer un étalonnage de l'échelle temporelle pour la presque totalité des niveaux repères du Paléogène européen. Chaque localité associée à un MP est donc définie par l'âge numérique de la localité type du MP, ajusté par la magnétostratigraphie. Dans le cas de

Tableau 1. Datations des localités fossilifères types et des niveaux de références mammaliens du Paléogène européen (MP) utilisées dans ce chapitre. Les âges sont issus de [Legendre et Lévêque \(1997\)](#). En gras les localités quercynaises.

MP level	Type locality	Numerical age	Magnetostratigraphic age	MP age
MP14	Egerkingen α et β	-41,98 +- 0,241	?	-42,16 -41,20
MP15	La Livinière 2	-40,22 +- 0,154	-40,69 +- 0,564	-40,20 -40,13
MP16	Robiac	-38,74 +- 0,111	-38,27 +- 0,157	-38,43 -38,17
MP17a	Fons 4	-37,74 +- 0,130	37,37 +- 0,748	-37,64 -37,12
MP17b	Perrière	-36,89 +- 0,130	36,48 +-0,139	-36,62 -36,34
MP 18	La Débruge	-35,89 +- 0,094	-35,50 +- 0,843	-35,69 -35,32
MP19	Escamps	-34,84 +- 0,140	-34,10 +-0,555	-34,66 -34,16
MP20	St-Capraise-d'Evmet	-34,77 +-0,382	-34,10 +-0,555	-34,66 -33,60
MP21	Soumailles	-33,42 +- 0,206	-32,12 +-0,940	-33,06 -32,59
MP22	Villebramar	-30,63 +- 0,216	-32,12 +-0,940	-32,59 -30,77
MP23	Itardies	-31,01 +- 0,180	-30,58 +- 0,196	-30,77 -30,38
MP24	Heimersheim	-30,00 +- 0,430	-30,02 +- 0,359	-30,38 -29,66
MP25	Le Garouillas	-28,73 +- 0,171	-28,22 +- 0,150	-28,37 -28,07
MP26	Mas de Pauffié	-27,37 +- 0,287	-27,56 +- 0,505	-27,44 -27,06
MP27	Boningen	-25,95 +- 0,422	-25,44 +- 0,162	-25,61 -25,28
MP28	Pech de Fraysse	-26,18 +- 0,216	-25,29 +- 0,478	-25,76 -25,23

Villebramar (MP22), en raison d'une incompatibilité entre les résultats d'âge numérique et magnétostratigraphique, son âge est ici considéré comme compris entre la borne supérieure de Soumailles (MP21) et la borne inférieure d'Itardies (MP23). L'approche de [Legendre et Lévêque \(1997\)](#) permet ainsi d'intégrer plusieurs méthodes indépendantes pour la datation des localités fossilifères d'Europe (voir [Tableau 1](#)) et de corriger certains problèmes de datation notamment autour de la limite Eocène-Oligocène pour les localités quercynaises du MP20 (Tarbarly et Coyrou possédant un IC à 95 % chevauchant largement l'Oligocène ; voir [Weppe et al., 2021](#)).

2.3.1 – b) Facteurs abiotiques de diversification

Afin d'examiner le lien entre les fluctuations environnementales passées et les taux de spéciation (λ) et d'extinction (μ) des artiodactyles européens autour de la TEO, je me suis concentré sur le rôle de sept variables abiotiques. Ces variables peuvent être globales (comme la température de surface des mers, le niveau marin, la fragmentation continentale, le CO₂ atmosphérique ou le carbone organique) ou locales à l'échelle européenne (comme la moyenne de température froide et la saisonnalité). Elles sont également très pertinentes, d'une part en raison du contexte de notre étude avec les bouleversements climatiques, géographiques et de circulations océaniques au cours de la transition Eocène-Oligocène, et d'autre part par le fait qu'il a été montré à de nombreuses reprises que ces dernières avaient un impact significatif sur la diversification passée des vertébrés [température : [Figueirido et al. \(2012\)](#), [Silvestro et al. \(2015\)](#), [Condamine et al. \(2019a\)](#) ; niveau marin : [Tennant et al. \(2016\)](#); fragmentation continentale : [Kohn et Fremd \(2008\)](#), [Lim et Marshall \(2017\)](#), [Boschman et Condamine \(2022\)](#) ; carbone organique : [Falkowski et al. \(2005\)](#) ; Multi proxy, incluant le CO₂ atmosphérique : [Condamine et al. \(2019b, 2021\)](#), [Rolland et Condamine \(2019\)](#), [Weppe et al. \(2021\)](#), [Tarquini et al. \(2022\)](#)]. En effet, le changement climatique, estimé ici par la température et le carbone atmosphérique, est proposé comme l'un des moteurs les plus importants des changements de diversification au cours des temps géologiques ([Mayhew et al., 2012](#) ; [Condamine et al., 2019a](#)). Dans l'histoire des mammifères, les périodes de réchauffement sont généralement associées à des périodes de fortes radiations adaptatives [PETM, EECO, MECO : [Woodburne et al. \(2009\)](#) ; [Figueirido et al. \(2012\)](#)]. Les fluctuations du niveau de la mer et de la fragmentation continentale sont également proposées comme moteurs possibles de la diversité ([Kohn et Fremd, 2008](#) ; [Tennant et al., 2016](#)). Elles peuvent en effet limiter ou favoriser la dispersion des espèces, et ainsi créer des événements de spéciation et/ou d'extinction [spéciation allopatrique, isolement de petites populations ; [Lim et Marshall \(2017\)](#), [Boschman et Condamine \(2022\)](#)]. Les fluctuations de l'indice de carbone organique peuvent aussi avoir influence importante, ces

dernières étant directement liées à des changements du type de la végétation [forêts, prairies, type C3 ou C4 ; Nordt et al. (1994), Jobbágy et Jackson (2000)] et pouvant fortement impacter la diversité et la morphologie des espèces présentes (Janis, 1993; Blondel, 2001).

L'ensemble des variables pris en compte couvrent la totalité de la période temporelle de l'étude. La température de surface des mers (Figure 1) a été obtenue à partir des données de Westerhold et al. (2020) sur des rapports isotopiques de l'oxygène issus des coquilles de foraminifères benthiques ($\delta^{18}\text{O}$) et modifiée par l'équation de Hansen et al. (2013). Ces données sont disponibles dans Boschman et Condamine (2022). Les tendances des changements du niveau marin global au cours du temps (Figure 2) ont été obtenues à partir des

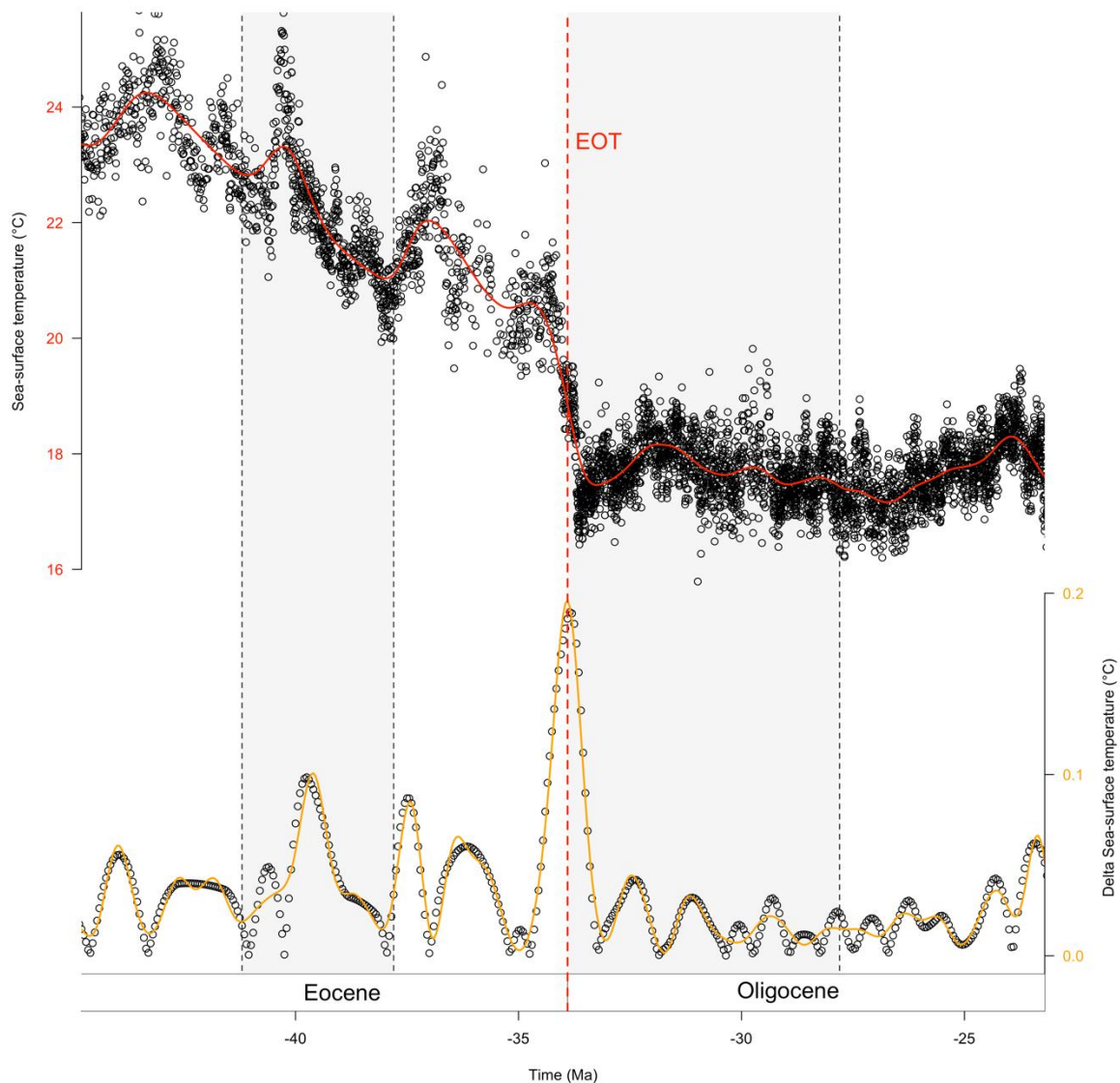


Figure 1 : Évolution de la température globale de surface des mers et de son delta au cours du Paléogène. Les données de température sont issues de Westerhold et al. (2020), modifiées par l'équation de Hansen et al. (2013). En couleur les « smooth splines » des variables.

données $\delta^{18}\text{O}$ indirectement enregistrées dans la chimie des foraminifères dans Miller et al. (2020) et l'indice de fragmentation continentale (Figure S1) a été obtenu à partir de

reconstructions paléogéographiques dans Zaffos et al. (2017) avec des intervalles de temps d'un million d'années. La courbe du CO₂ atmosphérique (en p.p.m. ; **Figure S2**) a été obtenue dans Foster et al. (2017) par l'ajustement « LOESS » le plus probable à partir de données de p.p.m obtenues par différentes sources carbonatées (stromatolithe, carbonate pédogène, isotopes du Bore de foraminifères, delta C13 d'hépathiques et d'alcénones), et les données de carbone organique (**Figure 3**) ont été obtenues dans Falkowski et al. (2005) à partir de carottes dans le sédiment marin. Enfin, les courbes de température moyenne froide et de saisonnalité (**Figure S3**) ont été obtenues à partir des reconstructions paléoclimatiques de Mosbrugger et al. (2005) issues de macro restes de végétaux provenant du bassin de Weissenster et de Lausitz (nord-est de l'Allemagne), et recalibrées dans temps par Utescher et al. (2015) pour le point du Geiseltal. La saisonnalité est obtenue par la différence entre les températures moyennes chaudes

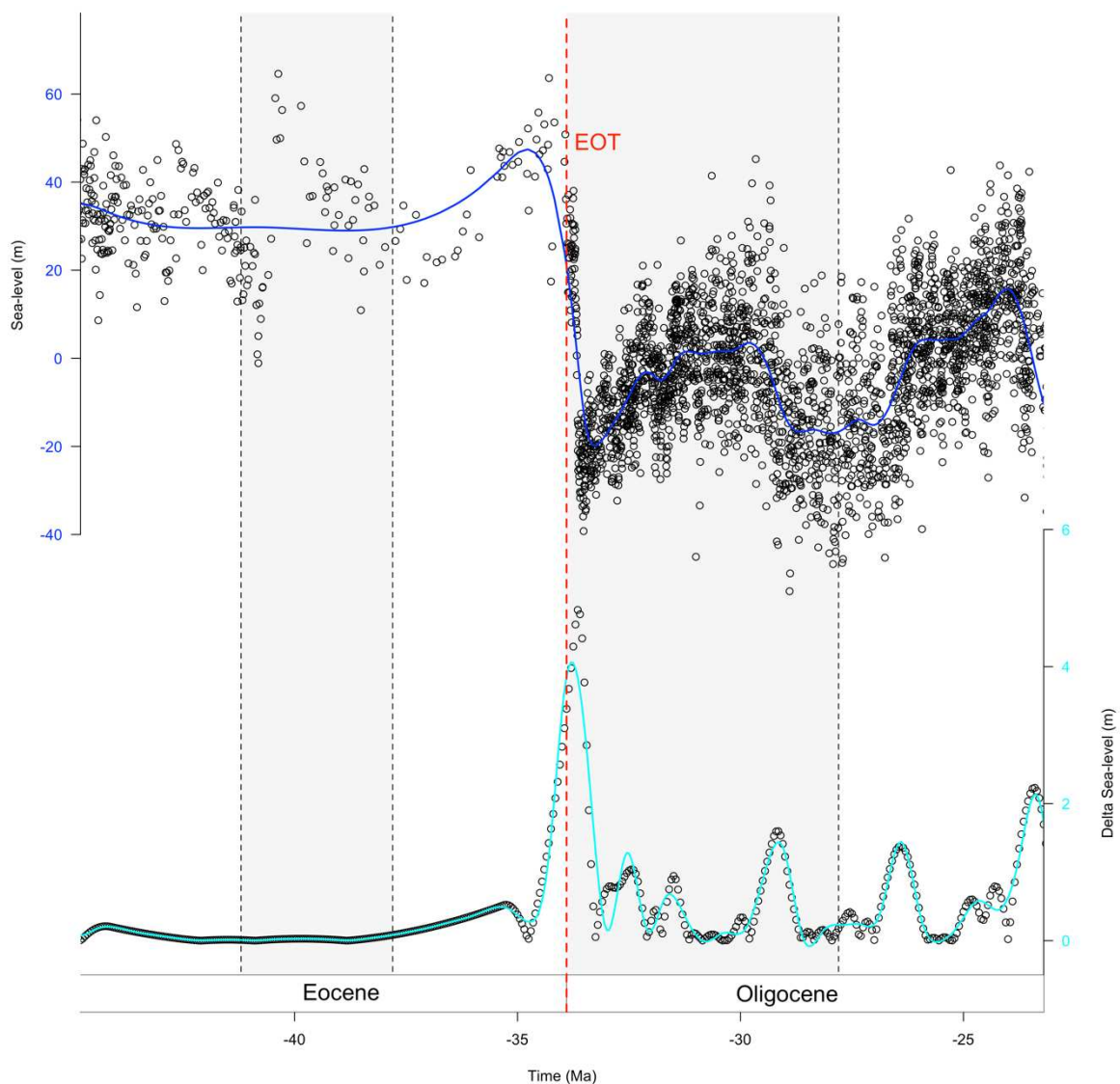


Figure 2 : Évolution du niveau marin global et de son delta au cours du Paléogène. Les données du niveau marin sont issues de Miller et al. (2020). En couleur les « smooth splines » des variables.

(également dans [Mosbrugger et al., 2005](#)) et les températures moyennes froides au cours du temps.

Dans le but de corrélérer ces variables abiotiques avec les taux de spéciation et d'extinction des artiodactyles européens (MBD de PyRate ; voir ci-dessous), j'ai fait le choix de réaliser des « smooth splines » pour chacune de ces variables (voir **Figures 1-3, Figures S1-S2**), en utilisant le logiciel R 3.6.2 ([R Core Team, 2020](#)). Ceci permet d'obtenir des courbes de tendances au cours de temps et de limiter les « bruits » engendrés par un nombre de points trop importants, afin de faciliter la corrélation avec la diversité. De plus, j'ai réalisé des deltas de ces variables (valeur absolue de la différence de la variable x au temps $t-1$ et t), de manière à quantifier les changements de valeurs brusques de la variable au cours du temps. En effet, nous avons mis en évidence dans [Weppe et al. \(2021\)](#) une limite du modèle MBD de PyRate qui ne

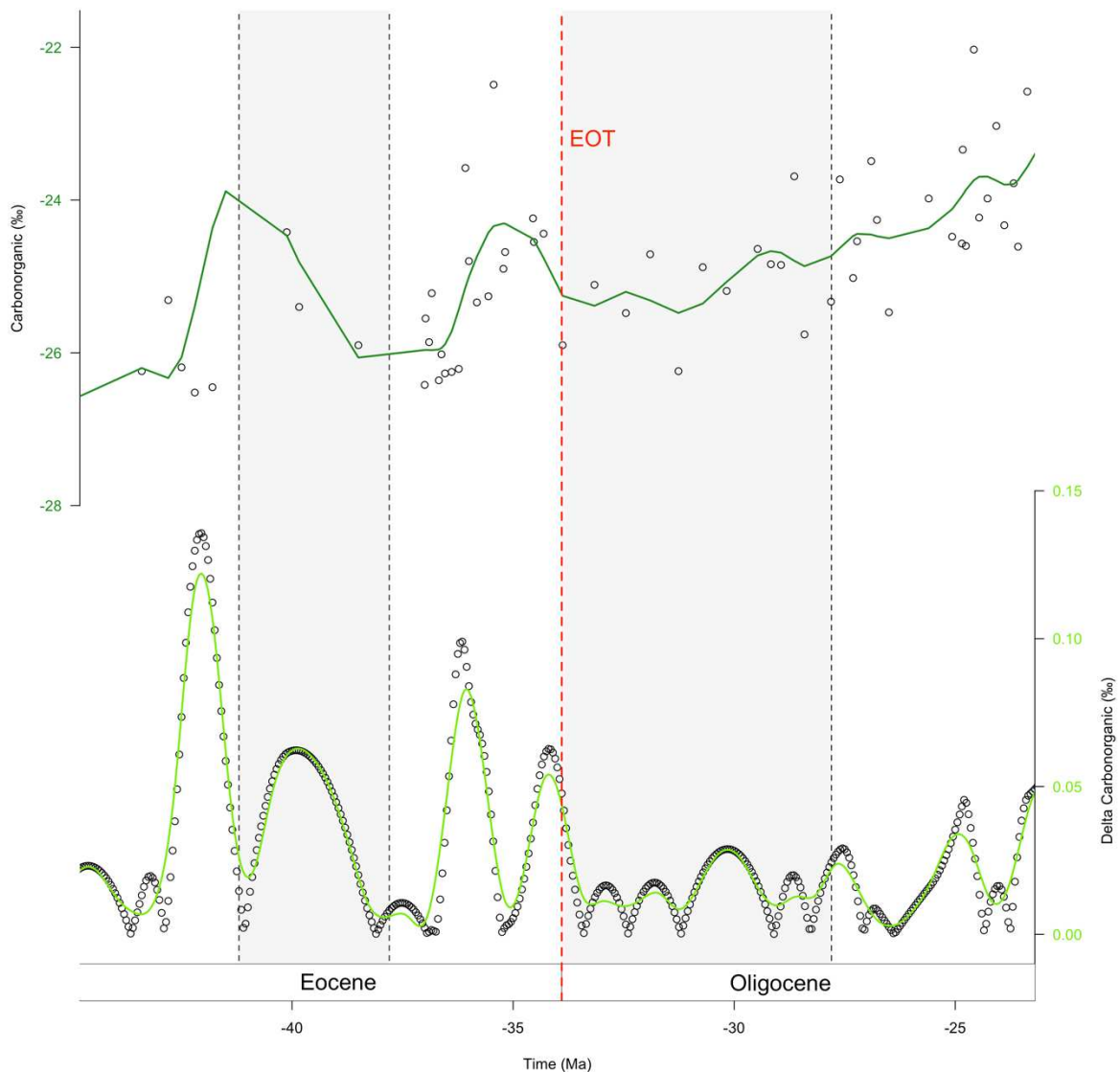


Figure 3 : Évolution du taux de carbone organique global et de son delta au cours du Paléogène. Les données du taux de carbone organique sont issues de [Falkowski et al. \(2005\)](#). En couleur les « smooth splines » des variables.

permet, dans sa version actuelle, d'inférer que des corrélations continues dans le temps et non des corrélations ponctuelles. L'emploi de deltas permet de corréler les événements de spéciation ou d'extinction dans le temps avec des événements ponctuels de variations abiotiques importantes, indépendamment de l'augmentation ou de la diminution de ces dernières. Des « smooth splines » des valeurs de deltas ont été également réalisées et ce sur seulement cinq variables abiotiques (température de surface des mers, niveau marin, fragmentation continentale, CO₂ atmosphérique et carbone organique), le nombre de points étant insuffisant pour les deux dernières variables (température moyenne froide et saisonnalité).

2.3.1 – c) Mesures des caractères mandibulaires et dentaires

Dans le but de tester la corrélation entre l'évolution des traits et la diversification, j'ai effectué quatre mesures mandibulaires et dentaires pour la majorité des espèces (**Figure 4, Jeu de données S2**) sur : (i) la largeur de la P/3 (LP3) ; (ii) la largeur du corpus mandibulaire au niveau de la M/3 (LCM3) ; (iii) la hauteur du corpus mandibulaire au niveau de la M/3 (HCM3) ; et (iv) la longueur de la rangée des molaires inférieures (LMRL). Les trois premiers traits

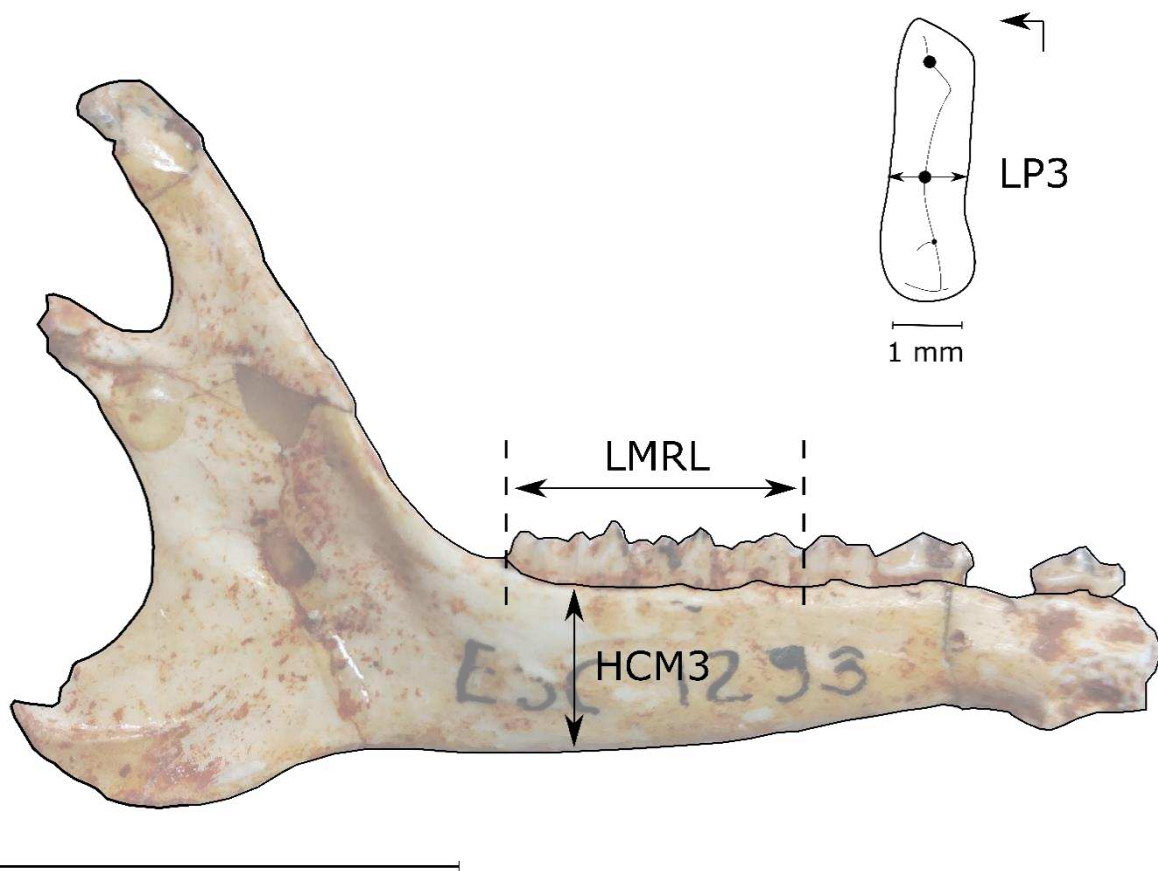


Figure 4 : Illustration de trois caractères mandibulaires et dentaires utilisés dans cette étude sur une mandibule gauche de *Paroxacron valdense* (Cainotheriidae). Abréviations : HCM3, hauteur du corpus mandibulaire au niveau de la M/3 ; LMRL, longueur de la rangée de molaires inférieures ; LP3, largeur de la P/3. Barre d'échelle 1 cm.

correspondent à des marqueurs du régime alimentaire chez les ongulés (Spencer, 1995 ; Mendoza et al., 2002; Lazagabaster et al., 2016; Codron et al., 2019 ; Weppe et al., 2020a), avec LP3 comme estimateur de la surface de mastication (Weppe et al., 2020a), et LCM3 et HCM3 comme indicateur de la gracilité/robustesse du corpus mandibulaire (Spencer, 1995; Lazagabaster et al., 2016). La longueur de la rangée des molaires inférieures (LMRL) est quant à elle une approximation de la masse corporelle, et est considérée comme une des meilleures estimations chez les ongulés selon Janis (1990). De plus, l'ensemble de ces variables a été standardisé par l'indicateur de masse corporelle, de manière à enlever l'effet de la taille sur la répartition des données. Les mesures ont été prises en millimètres à l'aide d'un mesuroscope Nikon 10 (binoculaire avec dispositif de mesure) et d'un pied à coulisse numérique, ou sont issues directement de la littérature (voir dans **Jeu de données S2** ; Pictet et al., 1857 ; Astre, 1934 ; Brunet, 1974 ; Ginsburg, 1974 ; Sudre, 1978; Brunet et Sudre, 1980, 1987 ; Janis, 1987 ; Menecart et al., 2011 ; Ghezzi et Giusberti, 2016 ; Scherler et al., 2018). Pour chaque espèce, la valeur d'un trait correspond à sa valeur moyenne, et est dépendante des données disponibles pour cette espèce.

2.3.2 – Traitement des jeux de données : analyse de diversité PyRate

2.3.2 – a) Dynamique de la spéciation et de l'extinction

L'ensemble du jeu de données des occurrences fossiles des artiodactyles européens du Quercy (**Jeu de données S1**) a été analysé avec le logiciel PyRate (Silvestro et al., 2014a, 2014b) par un modèle de naissance-mort ou « birth-death » avec des changements contraints (BDCS), pour estimer simultanément le processus de préservation (q), les temps de spéciation/apparition (T_s) et d'extinction (T_e) de chaque taxon, les taux de spéciation (λ) et d'extinction (μ), et leur variation dans le temps. J'ai lancé l'analyse BDCS pour 10 millions de générations MCMC (Monte Carlo par Chaîne de Markov) sur des pas de temps d'un million d'années et avec un échantillonnage toutes les 1000 générations pour approximer la distribution postérieure de tous les paramètres. Les analyses ont été effectuées avec des taux de préservation réestimés tous les deux millions d'années et variables entre les taxons selon un modèle Gamma. J'ai contrôlé le mélange des chaînes et la taille effective des échantillons (ESS) en examinant les fichiers journaux après avoir exclu les premiers 10% des échantillons comme période de « burn-in ». J'ai répliqué les analyses 10 fois en randomisant les âges des fossiles selon une loi uniforme, et j'ai combiné les estimations postérieures de λ et μ pour tous les réplicas afin de générer des graphiques d'évolution des taux au cours du temps (spéciation, extinction et

diversification nette). J'ai également obtenu 10 estimations postérieures de T_s et T_e pour tous les taxons et ainsi estimé la dynamique de la diversité passée en calculant le nombre de taxons présents à chaque moment du temps. J'ai vérifié la convergence entre les exécutions indépendantes en important tous les fichiers journaux dans le logiciel Tracer (version 1.7.1 ; [Rambaut et al., 2018](#)) et en inspectant chaque paramètre individuellement. Lors de l'exécution de plusieurs réplicas, chaque réplica est basé sur un ensemble de données aléatoires et peuvent donc converger vers des solutions légèrement différentes. Ces différences peuvent être cependant utilisées pour intégrer les incertitudes dans la datation des occurrences fossiles. L'analyse BDCS a été réalisée à l'échelle spécifique et générique. En raison du nombre restreint de localités quercynois au MP14 (une seule, Laprade) et de l'absence de localités au MP15, j'ai décidé de fusionner les taux entre 42 et 39 Ma, afin de diminuer les valeurs de taux à 39 Ma notamment au niveau spécifique. Pour les analyses suivantes (MBD, MCDD), j'ai utilisé les mêmes T_s et T_e estimés par le BDCS, afin d'éviter de retraiter l'hétérogénéité de la préservation et de réestimer les temps de spéciation et d'extinction, notamment lors du fractionnement du jeu de données à l'échelle des AEE et AI.

2.3.2 – b) Évolution des caractères et corrélation

J'ai utilisé le modèle de « Covar birth-death » ou COVAR ([Silvestro et al., 2014b](#)) pour tester l'influence de quatre caractères mandibulo-dentaires continus (voir ci-dessus ; proxy du régime alimentaire et de la masse corporelle) sur la dynamique de diversification des artiodactyles européens au cours du temps (avec le même paramétrage que pour le BDCS). Dans ce modèle, les changements des taux λ , μ et q sont corrélés aux changements des caractères continus par le biais des paramètres de corrélation ($\alpha\lambda$, $\alpha\mu$ et αq), qui sont estimés à partir des données. Les taux sont donc transformés en fonction du taxon, plutôt qu'en fonction du temps. Un $\alpha > 0$ indique une corrélation positive entre la valeur du trait et les taux, et $\alpha < 0$ indique une corrélation négative. Les analyses COVAR ont été réalisées pour les jeux de données AQA, AEE et AI. Dans le cadre de ce modèle, les critères de significativité sont les mêmes que ceux définis pour les analyses MCDD (voir ci-dessous). La répartition des caractères au cours du temps a été effectué à l'aide du logiciel R 3.6.2 ([R Core Team, 2020](#)) et est basée sur un autre jeu de données combinant les occurrences fossiles du premier jeu de données, leur datation (âges fossiles provenant d'un réplica de PyRate) et la valeur moyenne des traits (**Jeu de données S3**). Dans le cas où la valeur moyenne d'un trait pour une espèce était manquante, une valeur de NA a été attribuée pour ce trait aux occurrences fossiles de cette

espèce. Enfin, les figures de ce chapitre ont été réalisées à l'aide des logiciels ult [Maugoust \(2020\)](#), [yarr \(Phillips, 2017\)](#) et [scales \(Wickham et Seidel, 2020\)](#).

2.3.2 – c) Modèle de birth-death multivarié (MBD)

Dans le but de quantifier l'effet des variables environnementales sur les taux de diversification ([Lehtonen et al., 2017](#)), j'ai analysé l'ensemble des jeux de données (voir ci-dessous) avec le modèle MBD. Dans ce modèle, λ et μ peuvent changer par le biais de corrélations avec des variables continues dans le temps, et la force et le signe des corrélations sont estimés conjointement pour chaque variable. PyRate estime à la fois les taux de spéciation (λ_0) et d'extinction (μ_0) de base et tous les paramètres de corrélation ($G\lambda$ et $G\mu$) en utilisant un « horseshoe prior » pour contrôler la surparamétrisation et les effets potentiels des tests multiples ([Lehtonen et al., 2017](#)). J'ai ainsi exécuté le modèle MBD en utilisant 10 millions de générations MCMC avec un échantillonnage toutes les 1000 générations pour approximer la distribution postérieure de tous les paramètres (λ_0 , μ_0 , 4 $G\lambda$, 4 $G\mu$), et les « shrinkage weights » de chaque paramètre de corrélation, selon un modèle exponentiel. J'ai surveillé le mélange des chaînes et les ESS en examinant les fichiers journaux après avoir exclu les premiers 10% des échantillons comme période de « burn-in ». J'ai résumé les résultats des analyses MBD en calculant la médiane postérieure et l'IC à 95 % de tous les paramètres de corrélation et de « shrinkage weights » respectifs, ainsi que la médiane et l'IC à 95 % des taux de spéciation et d'extinction de base. J'ai également vérifié la convergence entre les exécutions indépendantes en important tous les fichiers journaux dans Tracer et en inspectant chaque paramètre individuellement. Les analyses MBD ont été réalisées sur les jeux de données AQA, AEE et AI, en fonction des variables environnementales et de leur delta. Dans le cas des analyses MBD pour les AAE et AI, les courbes de diversité de ces derniers ont également été incluses, dans le but de tester par une autre approche la compétition entre les deux groupes.

L'effet d'une variable abiotique sur la diversité repose généralement sur deux critères : une médiane du paramètre de corrélation différent de 0, et un « shrinkage weights » de ce paramètre supérieur à 0,5 (voir dans [Lehtonen et al., 2017](#) ; [Weppe et al., 2021](#) ; [Neubauer et Harzhauser, 2022](#) ; [Tarquini et al., 2022](#)). Cependant, selon quelques études ([Condamine et al., 2019b, 2021](#); [Moharrek et al., 2022](#)), une variable abiotique est considérée comme étant significative sur la dynamique de diversité lorsque l'IC à 95% du paramètre de corrélation ne chevauche pas 0 et que la médiane du « shrinkage weight » de ce paramètre est supérieur à 0,5. J'ai donc utilisé dans ce chapitre pour le modèle MBD ces deux critères combinés, prenant en compte également, avec le traitement des variables une à une à l'aide le logiciel Tracer, l'effet

d'une variable sur la diversité lorsque plus de 80% de la répartition des valeurs du paramètre de corrélation ne chevauchaient pas 0 (basée ici sur plus de 9000 répétitions) et que la médiane de son « shrinkage weight » était supérieure à 0,5.

2.3.2 – d) Modèle de diversité-dépendance sur des clades multiples (MCDD)

J'ai utilisé le modèle MCDD (Silvestro et al., 2015) pour évaluer l'effet de la diversité-dépendance sur la diversification des artiodactyles européens. Dans le cas d'interactions compétitives, l'augmentation de la diversité des espèces d'un clade peut en effet diminuer les taux de spéciation et/ou d'augmenter les taux d'extinction d'un autre clade. La compétition se produit généralement entre espèces étroitement apparentées, mais elle peut également avoir lieu entre des espèces de clades différents et ayant une écologie similaire (Benton, 1987 ; Liow et al., 2015 ; Silvestro et al., 2015 ; Pires et al., 2017). La facilitation est également un phénomène connu d'interaction entre les clades et s'oppose à la compétition [voir dans Pires et al. (2017); Condamine et al. (2019b, 2021), et Tarquini et al. (2022) ou mutualisme dans Perru (2011)]. Elle s'exprime lorsque l'augmentation de la diversité des espèces d'un clade augmente les taux de spéciation et/ou diminue les taux d'extinction d'un autre clade. Le MCDD évalue les effets de la diversité-dépendance au sein et entre les clades, et estime les taux de spéciation et d'extinction de base pour chaque clade et les paramètres d'interactions qui quantifient l'intensité de la dépendance de la diversité entre chaque paire de clades. Chaque paramètre exprime une relation de dépendance de diversité entre la diversité d'un clade et les taux de spéciation ou d'extinction de l'autre clade. J'ai donc exécuté le modèle MCDD sur 20 millions de générations MCMC avec une fréquence d'échantillonnage de 5000, selon un modèle exponentiel. J'ai répété l'analyse sur les 10 répliques, en utilisant les T_e et T_s estimés par le BDCS. Pour chacune des entités d'artiodactyles considérées (AEE, AI, familles et ordres), j'ai calculé la médiane et l'IC à 95 % des taux de spéciation et d'extinction de base (λ_i et μ_i), les paramètres de diversité-dépendance intra-clade $g\lambda_i$ et $g\mu_i$, et les paramètres de diversité-dépendance inter-clade $g\lambda_{ij}$ et $g\mu_{ij}$. J'ai utilisé la médiane des paramètres de diversité-dépendance échantillonnés (par exemple, $g\lambda_{ij}$) comme mesure de l'intensité de la compétition (si elle est positive) ou de l'interaction positive (si elle est négative) entre chaque paire d'entités. Deux analyses MCDD ont été ainsi réalisées, testant les interactions au sein et entre les espèces endémiques (AEE) et les espèces immigrantes (AI) et à l'échelle familiale et ordinale. Les regroupements systématiques des familles endémiques européennes reposent sur les travaux de Theodor et al. (2007), Erfurt et Métais (2007) et Weppe et al. (2020a, 2020b). Bien que les familles des

Dichobunidae et Choeropotamidae soient probablement paraphylétiques, les taxons qui les composent ont été analysés en tant que groupes à part entière.

Dans le cadre du modèle MCDD, l'interaction entre les clades se symbolise par un paramètre g de diversité-dépendance différent de 0 ($g\lambda$ ou $g\mu$). En lien avec la partie précédente sur le MBD, j'ai considéré les effets de la diversité d'un clade sur les taux de diversification d'un autre clade significatif lorsque plus de 80% de la répartition des valeurs du paramètre g ne chevauchaient pas 0 (basée ici sur plus de 9000 répétitions), avec une valeur de paramètre différent de 0.

2.3.2 – e) Modèle d'extinction âge-dépendant (ADE)

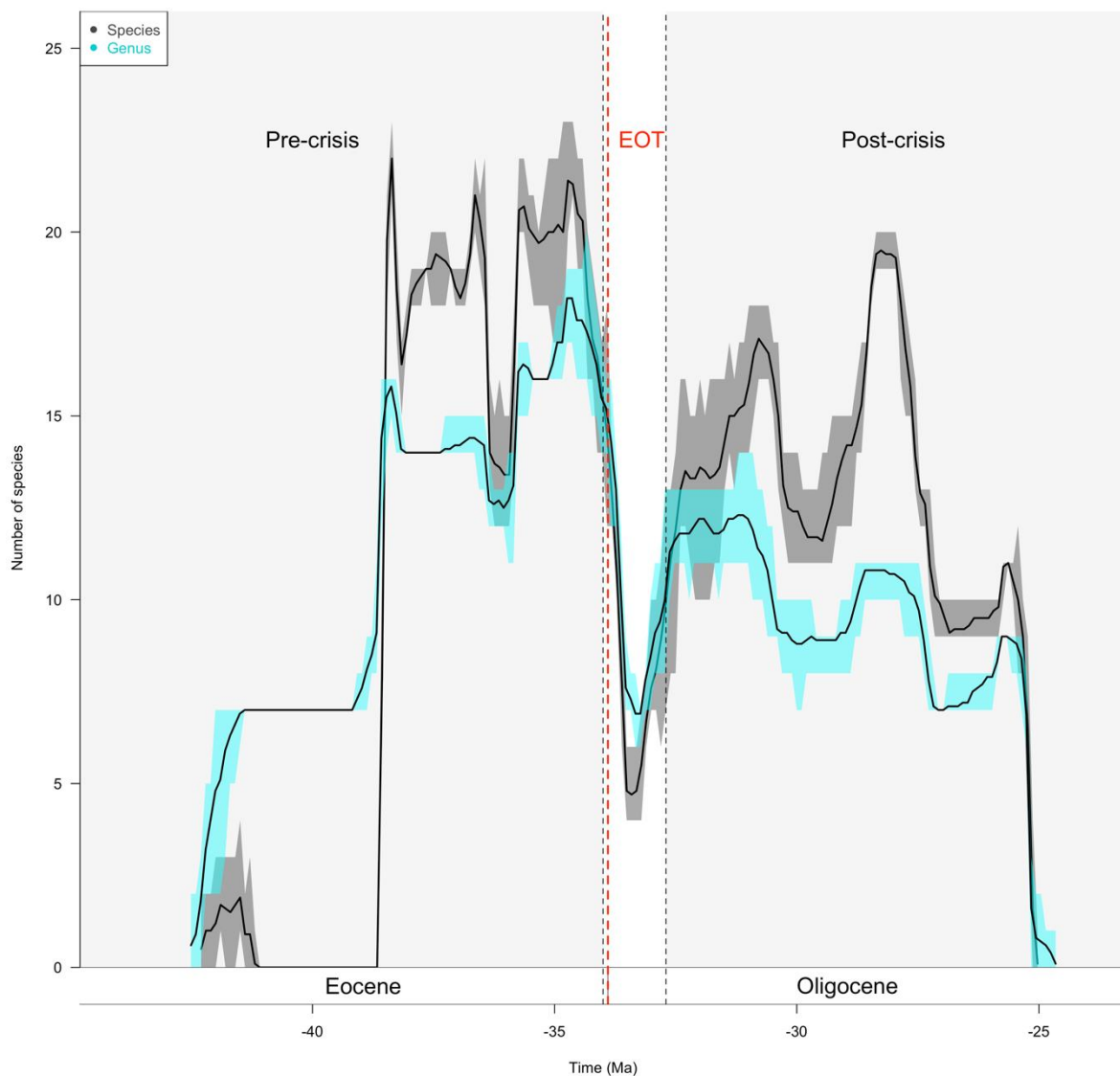


Figure 5 : Tranches de temps échantillonnées (en grisés) pour les analyses ADE à partir de l'évolution de la diversité (LTT) des espèces d'artiodactyles européens au cours du Paléogène (intégrant les incertitudes autour de l'âge des occurrences fossiles). En tirets et en rouge la limite Eocène-Oligocène (EOT).

Afin d'estimer la longévité de chaque taxon et la probabilité qu'un taxon s'éteigne en fonction de son âge (le temps écoulé depuis son origine), j'ai appliqué le modèle ADE (Hagen et al., 2018). J'ai ainsi lancé 10 millions de générations MCMC avec des taux de préservation réestimés tous les deux millions d'années et variables entre les taxons à l'aide du modèle Gamma. J'ai ensuite répliqué les analyses sur 10 ensembles de données aléatoires et combiné les estimations postérieures de tous les réplicas. Je me suis concentré sur la forme (Φ) de la distribution de Weibull et sur la longévité des lignées. $\Phi < 1$ indique un taux d'extinction plus élevé pour les jeunes lignées et diminuant avec l'âge de la lignée, et $\Phi > 1$ indique un taux d'extinction augmentant avec l'âge de la lignée, tandis que $\Phi = 1$ n'indique aucun effet de l'âge sur l'extinction (Hagen et al., 2018). Les analyses d'ADE ont été réalisées pour les genres et pour les espèces, avant et après la crise de la TEO (Figure 5), de manière à déterminer le comportement des faunes de part et d'autre de la crise biologique. Quelques critères ont donc dû être redéfinis afin qu'un maximum d'espèces puisse être pris en compte dans les analyses : i) les occurrences dans l'Oligocène inférieur de *Tapirus hyracinus* et *Dichobune leporina* (majoritairement éocènes) ont été supprimées ; ii) les T_e et T_s des espèces tombant pendant la crise de l'EOT ont été réajustés en fonction des bornes pré et post crise prédéfinies (44-34 Ma, période pré-crise ; 32.7-25 Ma, période post-crise) ; et iii) les espèces survivantes et traversant la TEO n'ont pas été prises en compte (i.e. *Paroxacron valdense* et *Gelocus communis*).

2.4 – Résultats et discussion

2.4.1 – Dynamique de la diversité des artiodactyles européens

J'ai donc utilisé le modèle BDCS de PyRate afin d'en déduire l'histoire de la diversification des artiodactyles européens. Les résultats montrent tout d'abord des taux de préservation estimés en moyenne à environ 14 occurrences par espèce par millions d'années (Ma) (avec un minimum à 0,8 entre 30-28 Ma, et un maximum à 42,5 entre 28-26 Ma), et à environ 17 occurrences par genre par Ma (avec un minimum à 1,5 entre 30-28 Ma, et un maximum à 58,7 entre 28-26 Ma), soulignant un peu plus la qualité exceptionnelle du registre fossile du Quercy (Tableau 2). Un tel taux pour les espèces a déjà été obtenu dans Weppe et al. (2021) pour les Cainotherioidea du Quercy (~14) ou pour les « ongulés étrangers » d'Amérique du Sud (~22 ; Artiodactyla, Perissodactyla, et Proboscidea) dans Tarquini et al.

Tableau 2 : Estimations postérieures (médiane et l'intervalle de crédibilité (IC) à 95 %) des taux de préservation (nombre attendu d'occurrences par taxon par Ma) des artiodactyles européens du Quercy (AQA) selon le modèle BDCS et tous les deux millions d'années.

Clade	Preservation rate (q)			
	Median	lower bound	upper bound	
AQA species	<i>q0</i>	18.657	15.512	21.800
	<i>q1</i>	9.989	8.610	11.286
	<i>q2</i>	21.050	18.457	23.518
	<i>q3</i>	4.982	3.898	6.180
	<i>q4</i>	8.849	7.630	10.138
	<i>q5</i>	3.740	3.100	4.463
	<i>q6</i>	0.837	0.503	1.197
	<i>q7</i>	42.542	37.728	48.303
	<i>qMean</i>	13.83	11.93	15.86
AQA genus	<i>q0</i>	8.503	6.920	23.399
	<i>q1</i>	17.715	15.029	35.454
	<i>q2</i>	20.223	17.620	32.976
	<i>q3</i>	5.718	4.248	2.655
	<i>q4</i>	14.119	11.938	16.268
	<i>q5</i>	7.918	6.242	9.554
	<i>q6</i>	1.528	0.959	2.184
	<i>q7</i>	58.687	51.497	65.998
	<i>qMean</i>	16.80	14.31	23.56

(2022). Il s'agit à ma connaissance d'un des taux les plus élevés atteint à ce jour pour un groupe de vertébrés terrestres [Amérique du Nord, Cénozoïque : 6,95 occurrences par espèce par Ma pour les Caninae, 8,04 pour les Ursidae (Silvestro et al., 2015) ; Amérique du Sud, Cénozoïque : 1,21 pour les Sparassodonta, 7,84 pour les Carnivora, 4,02 Rodentia, 5,54 pour les Xenarthra et 1,14 pour les Notoungulata (Tarquini et al., 2022) ; Cénozoïque : ~1-3 pour les Rhinocerotidae (Silvestro et al., 2014b), ~0,25-1 pour les Ruminantia (Cantalapiedra et al., 2015) ; Mésozoïque et Cénozoïque : 1,21 pour les Amphibia (Rolland et Condamine, 2019) ; 1,21 pour les Crocodylia, 0,79 pour les Testudines et 1,31 pour les Lepidosauria (S. Meseguer et Condamine, 2020); Mésozoïque : ~1,5-8,8 pour les Dinosauria (Condamine et al., 2021)]. Ce taux de préservation important permet ainsi d'estimer de manière précise la dynamique de diversité des artiodactyles européens de part et d'autre de la TEO (Figure 6, 7). Les résultats indiquent, au niveau spécifique et sur l'intervalle de temps considéré, des taux de spéciation très importants au début de l'histoire du groupe et juste après la crise de la TEO (autour de 32 Ma), alternés par des diminutions et des phases de spéciation plus faibles autour de 35, 28 et 25 Ma (Figure 6A). Les taux d'extinction montrent un comportement similaire, avec des forts pics

d'extinction autour de 40 Ma, autour de la TEO et à la fin de l'histoire du groupe (vers 25 Ma ; correspondant majoritairement à la fin du jeu de données bien que des espèces de Cainotheriidae disparaissent dans le Quercy pendant cette période), et des phases d'extinction moins importantes autour de 36, 30 et 27 Ma (**Figure 6B**). Il en résulte ainsi une diversification nette positive et élevée au début de l'histoire du groupe, suivie d'une phase de déclin et d'un rebond en diversité au début de l'Eocène supérieur, avant une phase d'extinction de grande ampleur au moment de la TEO (**Figure 6C**). Le léger décalage temporel du pic d'extinction

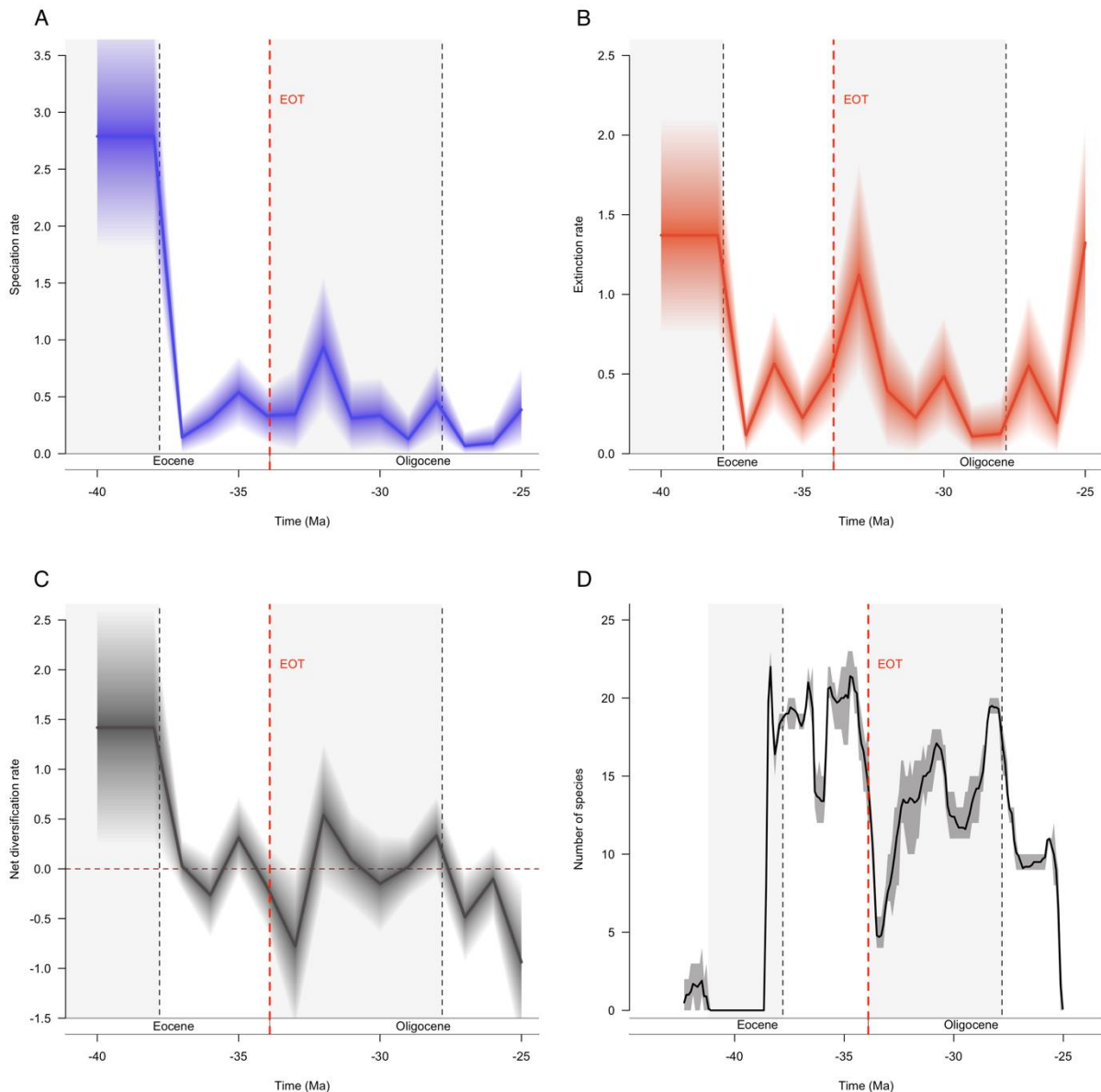


Figure 6 : Dynamique de la diversité des espèces d'artiodactyles européens du Quercy, contrôlée par la spéciation et l'extinction variables dans le temps et obtenue par les analyses BDCS avec des changements contraints tous les un million d'années. **A**- Les taux de spéciation/dispersion au cours du temps. **B**- Les taux d'extinction au cours du temps. **C**- Les taux de diversification net au cours du temps, étant la différence entre les taux de spéciation et d'extinction. **D**- Évolution de la diversité (LTT) des espèces d'artiodactyles européens au cours du temps, intégrant les incertitudes autour de l'âge des occurrences fossiles. Les lignes pleines indiquent les taux moyens postérieurs et les zones ombragées indiquent l'IC à 95 %.

avec le moment de la crise de la TEO s'explique par la méthode du BDCS, qui estime des taux de diversification sur des pas de temps d'un million d'années (soit ici entre 35-34 Ma puis entre 34-33 Ma). Le déclin de diversité est en effet relativement synchrone avec la TEO lorsque l'on regarde seulement l'évolution du nombre d'espèces au cours du temps (**Figure 6D**). La diversification nette redevient ensuite positive avec un événement de spéciation important au début de l'Oligocène, suivie une nouvelle fois d'une phase de déclin et d'un rebond en diversité à la fin de l'Oligocène inférieur, pour ensuite de nouveau décliner au début de l'Oligocène

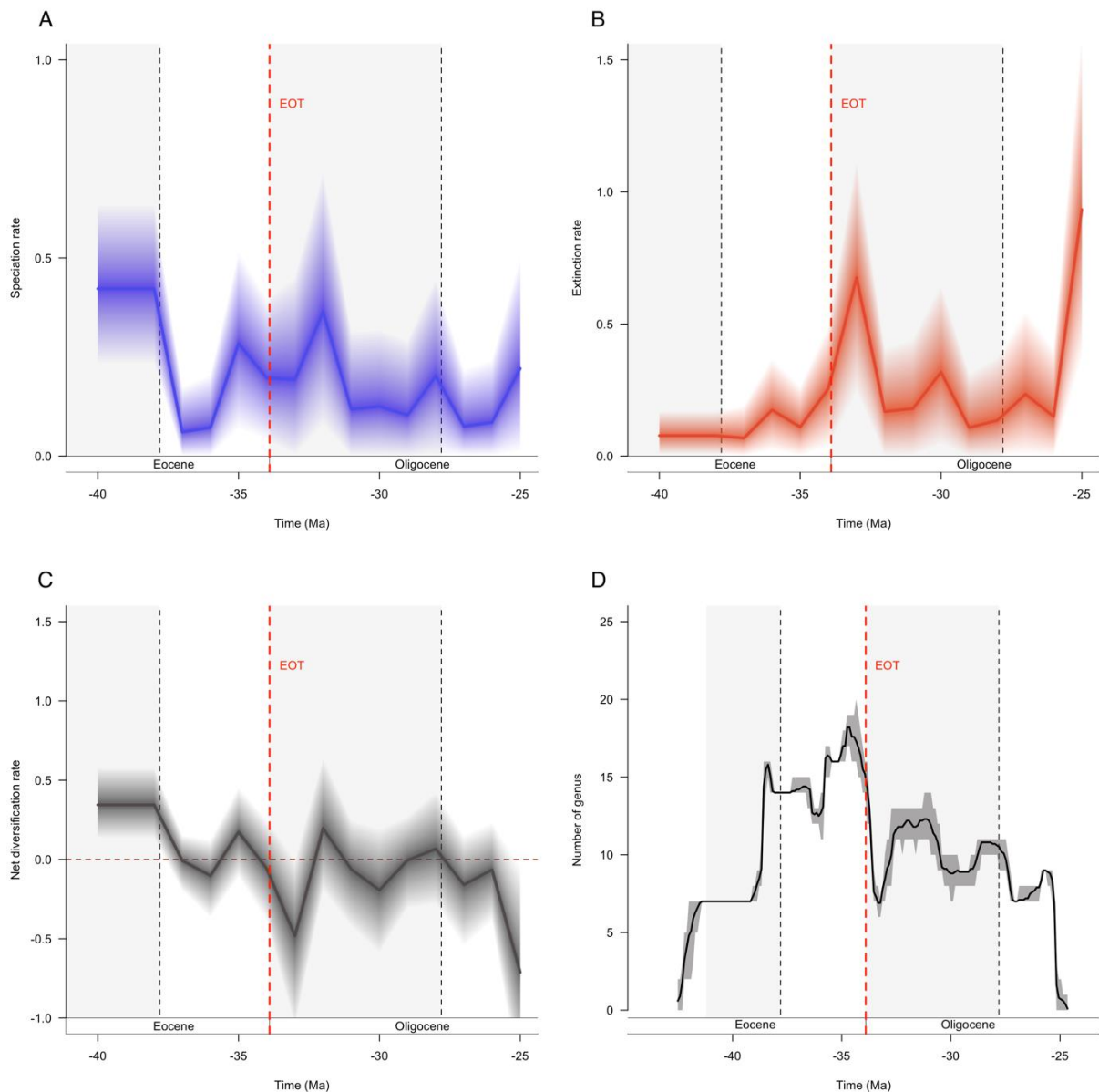


Figure 7 : Dynamique de la diversité des genres d'artiodactyles européens du Quercy, contrôlée par la spéciation et l'extinction variables dans le temps et obtenue par les analyses BDCS avec des changements contraints tous les un million d'années. **A-** Les taux de spéciation/dispersion au cours du temps. **B-** Les taux d'extinction au cours du temps. **C-** Les taux de diversification net au cours du temps, étant la différence entre les taux de spéciation et d'extinction. **D-** La trajectoire de diversité (LTT) des genres d'artiodactyles européens au cours du temps, intégrant les incertitudes autour de l'âge des occurrences fossiles. Les lignes pleines indiquent les taux moyens postérieurs et les zones ombragées indiquent l'IC à 95 %.

supérieur (**Figure 6C**). Ces tendances sont également obtenues au niveau générique, avec cependant une différence au début de l'histoire du groupe (**Figure 7**). Un pic du taux d'extinction est en effet absent (**Figure 7B-C**), et sa présence au niveau spécifique s'explique tout d'abord par l'absence d'espèces équivalentes entre les niveaux du MP14 (~42 Ma) et du MP16 (~38 Ma) dans le Quercy, mais également par le faible nombre, voire l'absence, de localités quercynaises datées du MP14 et du MP15 (voir **Jeu de données S1**).

Ces résultats montrent ainsi une évolution complexe de la diversité des artiodactyles européens dans le temps et qui se divise en deux histoires évolutives distinctes délimitées par la crise de la TEO (**Figure 6D, 7D, 8**). La faune d'artiodactyles de l'Eocène, composée exclusivement d'espèces endémiques en raison de l'isolement géographique de l'Europe occidentale, connaît tout d'abord une véritable explosion de la diversité avec plus d'une vingtaine d'espèces qui coexistent pendant tout l'Eocène supérieur (**Figure 8, 9, S4**). Une telle diversité d'artiodactyles est comparable à celle retrouvée dans les paléosavanes ou savanes actuelles (Dubost, 1979 ; Du Toit et Cumming, 1999 ; Morales-García et al., 2020). Ces espèces éocènes montrent de plus une incroyable diversité de spécialisations écologiques et morphologiques, dont certaines n'ont aucun équivalent actuel : *Diplobune minor* (Anoplotheriidae), par sa main tridactyle et la morphologie de sa scapula et de son fémur, est supposée être une espèce arboricole (Orliac et al., 2017) tout comme l'est peut-être le genre *Mixtotherium* (Mixtotheriidae) en raison de ses nombreuses convergences crâniennes avec les Adapidae (Orliac et al., 2021 ; mandibule cependant similaire à celle des Procaviidae actuels) ; *Anoplotherium latipes* (Anoplotheriidae) est proposée à partir de la reconstitution de son squelette comme une espèce bipède par Hooker (2007) ; le genre *Amphimeryx* (Amphimerycidae) présente quant à lui un cuboïde et un naviculaire fusionnés (Sudre, 1978), vraisemblablement convergent avec les Ruminantia ; les genres *Mouillacitherium* (Dichobunidae) et *Robiacina* (Robiacinidae), à partir de la morphologie de leurs prémolaires, sont proposés comme des taxons insectivores ; le genre *Choeropotamus* (Choeropotamidae), par sa morphologie crânienne, ses longs diastèmes et ses incisives proclives similaires aux Hippopotamoidea actuels, pourrait être semi-aquatique ; les Cainotheriidae possèdent quant à eux un schéma morphologique unique au niveau de leurs molaires (« plan *Cainotherium* »), avec la présence d'un protocone distal sur les molaires supérieures et d'une large cuspidé médiolinguale sur les molaires inférieures (Weppe et al., 2020b). Les résultats montrent également que la diversité des artiodactyles endémiques européens à l'Eocène est essentiellement dominée par la famille des Xiphodontidae qui compte jusqu'à sept espèces au début de l'Eocène supérieur, bien que les familles des Anoplotheriidae et des Cainotheriidae

soient relativement bien représentés à la fin de l’Eocène supérieur (~4 espèces) (**Figure 9, S4**). Cette diversité va cependant brusquement décliner au moment de la TEO, où plus de 80 % des espèces d’artiodactyles endémiques européens (65% pour les genres) vont s’éteindre, avec la disparition des familles des Xiphodontidae, Cebochoeridae et Amphimerycidae (**Figure 6D, 8, S4**). Une phase d’extinction moins importante avait déjà affecté la diversité des artiodactyles endémiques au milieu de l’Eocène supérieur (36 Ma ; 40 % de la diversité spécifique), avec notamment la disparition des familles des Mixtotheriidae et Robiacinidae (**Figure 8, 9, S4**). Ainsi, quatre familles endémiques, les Choeropotamidae, Dichobunidae, Anoplotheriidae et Cainotheriidae vont traverser la crise de la TEO mais seulement trois vont persister durant l’Oligocène, *Tapirulus hyracinus* (Choeropotamidae) s’éteignant rapidement au tout début de l’Oligocène (**Figure 8, S4**). Après la TEO, les nombreuses niches écologiques laissées vacantes

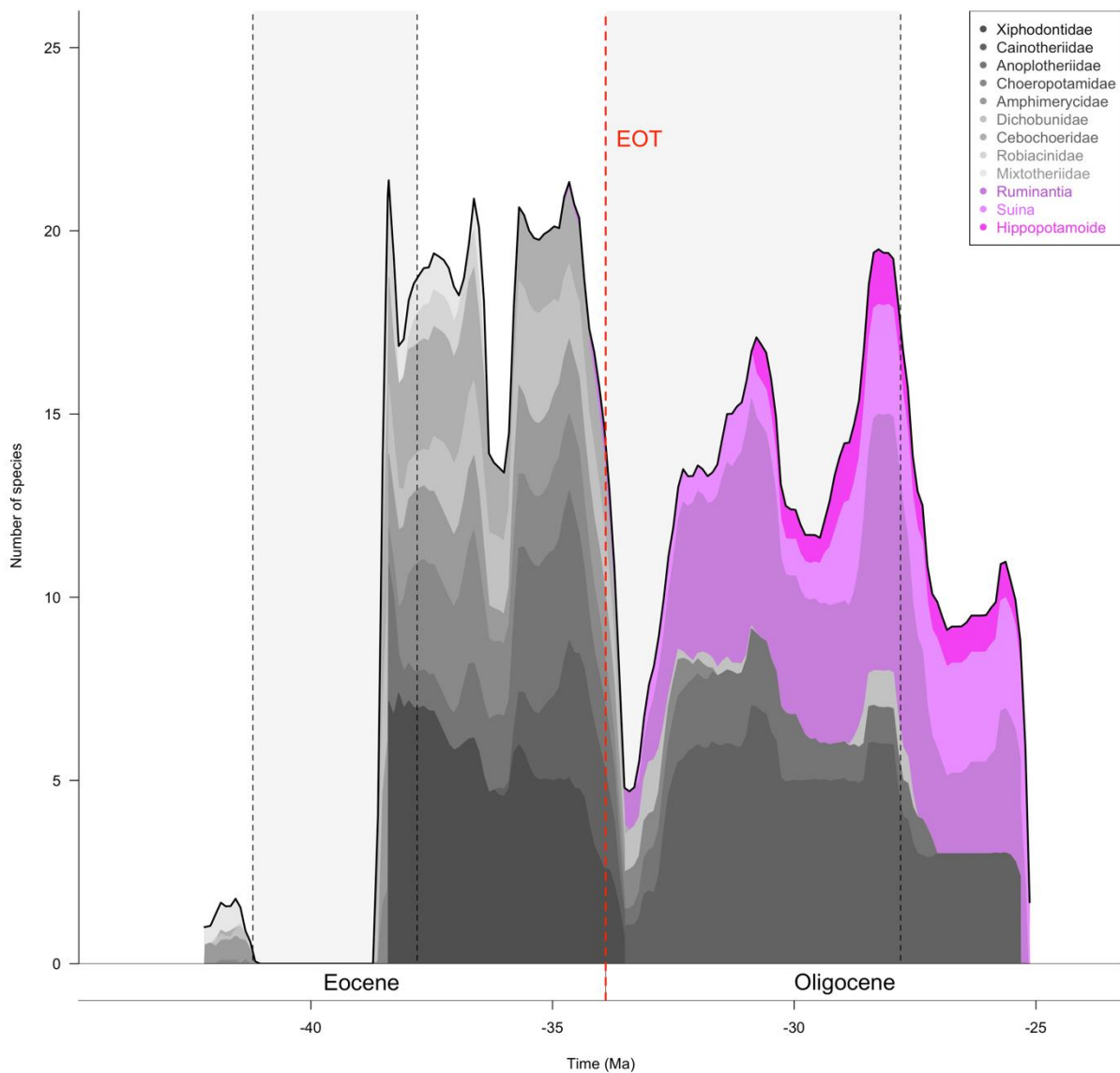


Figure 8 : Courbes cumulées de diversité spécifique des groupes d’artiodactyles endémiques et immigrants en Europe (Quercy) autour de la transition Eocène-Oligocène (EOT).

(voir section 2.4.3 - *Évolution des caractères morphologiques de part et d'autre de la TEO*) et les nouvelles conditions du milieu (Liu et al., 2009 ; Miller et al., 2020 ; Westerhold et al., 2020) vont permettre l'installation de taxons immigrants asiatiques, qui au sein des artiodactyles, se composent des Ruminantia (Gelocidae, Bachitheriidae, Lophiomerycidae), Suina (Paleochoeridae, Entelodontidae) et Hippopotamoidea (Antrachotheriinae) (Figure 8, 9). Ils constituent, avec les clades endémiques survivants, la nouvelle faune d'artiodactyles européens de l'Oligocène. Cette faune va rapidement se diversifier au début de l'Oligocène inférieur (Figure 8), bien qu'il soit difficile de distinguer l'évènement de spéciation de l'évènement d'immigration (ou dispersion). Pour les familles endémiques, il est clair qu'il s'agit d'un évènement de spéciation, les Cainotheriidae connaissant un incroyable succès adaptatif, déjà mis en évidence dans Weppe et al. (2021), avec la présence de sept espèces au début de l'Oligocène inférieur (Figure 8, 9, S4). Les Dichobunidae et les Anoplotheriidae

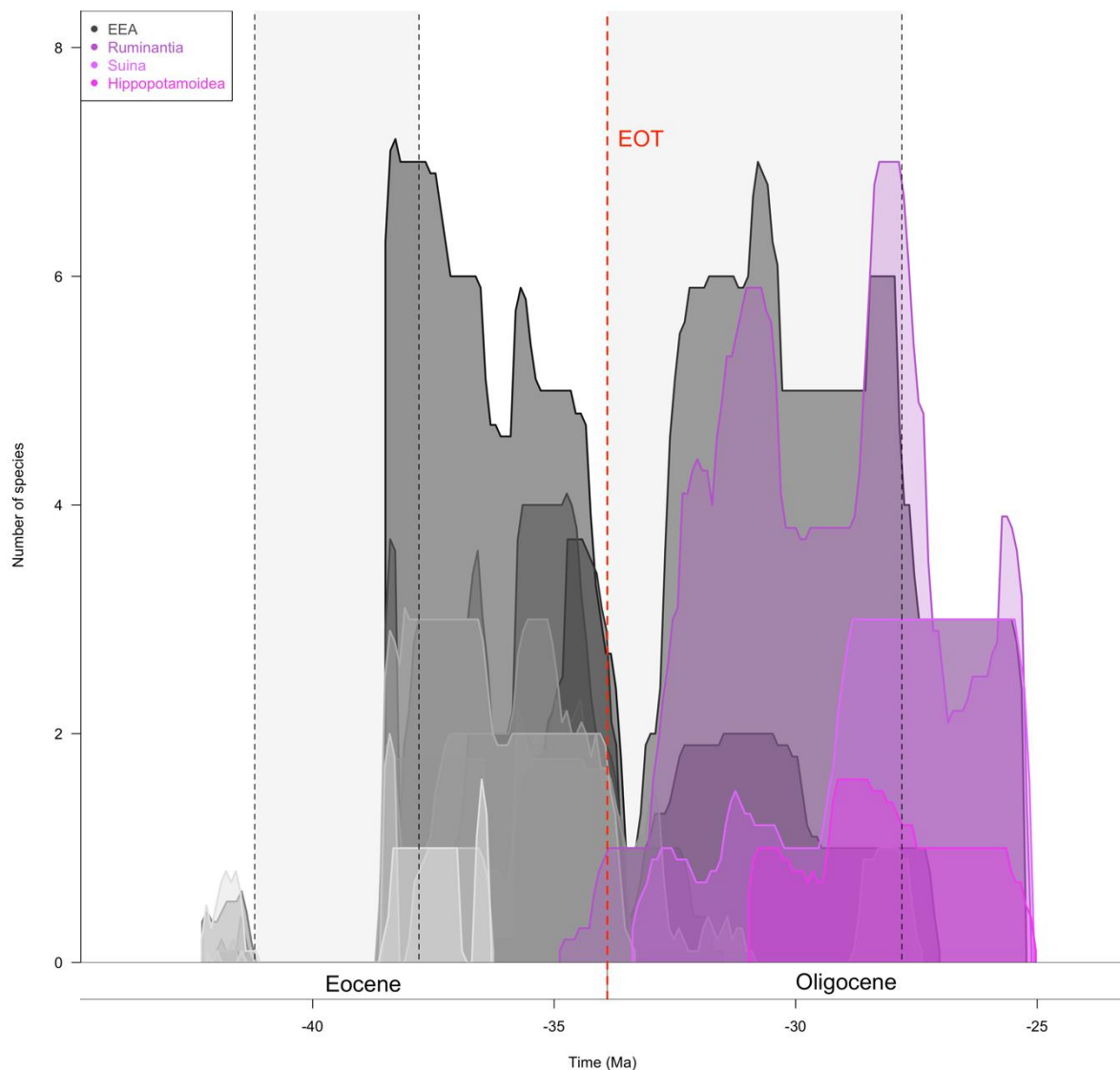


Figure 9 : Évolution de la diversité (LTT) spécifique des groupes d'artiodactyles endémiques et immigrants en Europe (Quercy) autour de la transition Eocène-Oligocène (EOT).

n'iront jamais au-delà de deux espèces pendant l'ensemble de l'Oligocène inférieur (**Figure 8, S4**). Pour les clades immigrants, il est probable que la phase de diversification du tout début de l'Oligocène soit la combinaison entre les deux événements, mais il est compliqué de déterminer la part de chacun. Parmi les immigrants, les Ruminantia sont le clade le plus diversifié, allant jusqu'à sept espèces à la fin de l'Oligocène inférieur (**Figure 8, 9**). Les Hippopotamoidea et les Suina restent quant à eux relativement peu diversifiés, ne dépassant jamais respectivement plus de 2 et 3 espèces au cours de l'Oligocène (**Figure 8, 9**). La diversité de la nouvelle faune d'artiodactyles européens atteindra ainsi jusqu'à une vingtaine d'espèces à la fin de l'Oligocène inférieur, avant de décliner de manière importante au début de l'Oligocène supérieur (**Figure 8**). Plus de 50 % des espèces d'artiodactyles vont en effet s'éteindre pendant cette période, avec notamment la disparition des familles endémiques des Dichobunidae et Anoplotheriidae (**Figure 8, 9, S4**).

L'ensemble de ces résultats met ainsi en évidence le renouvellement majeur de la faune d'artiodactyles européens au cours du Paléogène, en raison notamment d'une phase d'extinction massive qui survient au moment des bouleversements environnementaux majeurs de la TEO. Ces résultats vont donc à l'encontre des conclusions obtenues par [Blondel \(2001\)](#), n'observant pas à l'échelle de l'Europe occidentale de déclin majeur de la diversité des artiodactyles au cours de la TEO, mais plutôt plusieurs phases de petites extinctions qui se sont succédées dans le temps. Les résultats obtenus avec le BDCS montrent en revanche une évolution des taux de diversification très similaire avec les profils obtenus par [Legendre et Hartenberger \(1992\)](#) à l'échelle des mammifères. Ces derniers obtiennent cependant un pourcentage d'extinction estimé pour les espèces de mammifères européens au cours de la TEO très largement inférieur (50% ; tout comme dans [Escarguel et Legendre, 2006](#)) au pourcentage obtenu ici pour les espèces d'artiodactyles du Quercy (80%). Enfin, de manière intéressante, les résultats du BDCS montrent une évolution de l'extinction hétérogène au cours du temps avec des phases d'intensités différentes, contredisant ainsi l'hypothèse de [Van Valen \(1973\)](#) sur le fait que l'extinction se comporte en grande partie comme un processus constant. Les résultats mettent de plus en évidence l'importance des événements d'extinctions sur le déclin de la diversité, cette dernière ne s'accompagnant pas forcément d'une diminution de la spéciation (voir dans [Gilinsky et Bambach, 1987](#) ; [Quental et Marshall, 2013](#)). En effet, la crise majeure de la TEO se symbolise chez les artiodactyles européens par un pic spectaculaire d'extinction, mais avec cependant un taux de spéciation maintenu relativement constant au moment de la crise (**Figure 6A-B, 7A-B**).

2.4.2 - Moteurs évolutifs de la diversité des artiodactyles européens

2.4.2 - a) Longévité et probabilité d'extinction

Afin de déterminer le comportement des faunes d'artiodactyles européens de part et d'autre de la crise de la TEO (longévité de chaque taxon et probabilité qu'un taxon s'éteigne en fonction de son âge ; **Figure 5**), des analyses d'ADE ont été réalisées au niveau générique et spécifique. Les résultats obtenus par l'ADE pour les espèces (**Tableau 3**) sont en accord avec les résultats du BDCS, sur le fait que la faune d'artiodactyles européens se divise en deux histoires évolutives distinctes. En effet, pour la faune d'artiodactyles de l'Eocène, les espèces jeunes semblent avoir une probabilité plus importante de s'éteindre que les espèces anciennes, tandis que pour la faune d'artiodactyles de l'Oligocène, les espèces jeunes et anciennes semblent avoir la même probabilité de s'éteindre. La relation inverse entre l'âge d'un taxon et le risque d'extinction a déjà été montré dans plusieurs études sur l'ADE chez les vertébrés [Lamniformes, [Condamine et al. \(2019b\)](#) ; Carnivora, [Hagen et al. \(2018\)](#) ; données Paleobiology Database, [Finnegan et al. \(2008\)](#)], et elle s'oppose à la loi de l'extinction constante telle qu'elle est envisagée dans l'hypothèse de la Reine Rouge ([Van Valen, 1973](#)). L'estimation de la longévité des espèces corrobore également ces résultats, les espèces éocènes ayant une longévité médiane largement inférieure à celle des espèces de l'Oligocène (1,5 Ma pour les espèces éocènes contre 3,2 Ma pour les espèces oligocènes). Il est intéressant de noter que la longévité médiane générale des espèces d'artiodactyles européens du Quercy est relativement faible par rapport à certaines autres estimations chez les artiodactyles. En effet, une longévité

Tableau 3 : Estimations postérieures (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95 %) des probabilités d'extinction des taxons d'artiodactyles européens du Quercy (AQA) et de leurs longévités selon le modèle ADE. Weibull shape et scale pour la probabilité d'extinction.

Parameters	AQA			
	Median	low er bou nd	upper bou nd	
Pre-crisis (Species)	Weibull shape	0.571	0.341	0.805
	Weibull scale	0.942	0.281	1.581
	Species longevity	1.528	0.873	2.510
Post-crisis (Species)	Weibull shape	0.934	0.555	1.346
	Weibull scale	3.025	1.642	4.567
	Species longevity	3.168	2.004	4.715
Pre-crisis (Genus)	Weibull shape	1.271	0.728	1.889
	Weibull scale	4.516	2.748	6.569
	Genus longevity	4.229	2.739	6.351
Post-crisis (Genus)	Weibull shape	1.409	0.636	2.340
	Weibull scale	5.137	2.809	7.789
	Genus longevity	4.733	2.792	7.458

d'environ 5,6 millions d'années est estimée pour les espèces d'artiodactyles du Néogène de l'Ancien Monde dans [Raia et al. \(2012\)](#) et d'environ 4,4 millions d'années dans le Cénozoïque d'Amérique du Nord dans [Prothero \(2014\)](#). Ceci avait déjà été discuté dans [Weppe et al. \(2021\)](#) pour les espèces de *Cainotherioidea* et pourrait s'expliquer par l'aire de répartition géographique limitée de la zone d'étude ([Payne et Finnegan, 2007](#) ; [Condamine et al., 2019b](#)), les espèces d'artiodactyles étant restreintes à la région quercynoise (environ 1800 km²), et par la gamme de temps considérées ne dépassant jamais les 10 millions d'années pour chacune des faunes ; la méthode utilisée ici pour les ADE diminuant également légèrement la longévité (cf. section 2.3.2 – *Traitement des jeux de données*). Les différences observées, de longévité et de probabilité d'extinction des espèces entre les faunes d'artiodactyles européens de l'Éocène et de l'Oligocène, peuvent quant à elles s'expliquer par les caractéristiques des milieux et des espèces qui composent ces faunes. En effet, la faune éocène d'Europe occidentale a évolué dans un contexte insulaire pendant près de 10 à 15 millions d'années ([Theodor et al., 2007](#) ; [Kaya et al., 2019](#) ; [Licht et al., 2022](#)), dans des conditions tropicales/subtropicales (chaudes et humides) avec des environnements fermés, tandis que la faune oligocène a évolué dans un climat plus tempéré (froid et sec), ouvert et saisonnier ([Knobloch et al., 1993](#) ; [Cavagnetto et Anadón, 1996](#) ; [Mosbrugger et al., 2005](#) ; [Akhmetiev et Beniamovski, 2009](#)). Ces différences de condition du milieu ont pu ainsi avoir un effet sur la longévité des espèces et leur probabilité d'extinction. Il a en effet été montré à de nombreuses reprises que les taux de spéciation étaient plus élevés, et les taux d'extinction plus faibles dans les régions tropicales que dans les régions tempérées ([Stehli et al., 1969](#) ; [Jablonski et al., 2006](#) ; [Weir et Schluter, 2007](#) ; [Rolland et al., 2014](#)) ; voir également résultats MCDD), en raison notamment d'une plus grande instabilité climatique dans ces dernières ([Dynesius et Jansson, 2000](#) ; [Jablonski et al., 2006](#) ; [Weir et Schluter, 2007](#)). L'environnement plus propice et plus stable des régions tropicales permettraient ainsi un taux d'apparition d'espèces plus important, mais celles-ci entreraient directement en compétition avec les espèces anciennes déjà bien en place. Les espèces cosmopolites et continentales de l'Oligocène seraient quant à elles dans des conditions plus instables, avec un taux d'extinction plus important, mais qui permettraient aux espèces jeunes d'être sous une pression de sélection par les espèces anciennes moins conséquente, expliquant notamment leur probabilité équivalente de s'éteindre. De plus, ces espèces seraient probablement plus tolérantes aux changements de condition du milieu, contrairement aux espèces endémiques plus sensibles aux changements de leur environnement (voir dans [Berglund et al., 2009](#) ; [Ponce-Reyes et al., 2012](#) ; [Leclerc et al., 2020](#)), et qui lors des changements environnementaux de la TEO, ont libéré les niches écologiques et permis aux nouvelles espèces de l'Oligocène de s'installer avec un risque

d'extinction moins fort. A noter cependant que les résultats obtenus par les analyses ADE au niveau générique (**Tableau 3**) sont assez différents de ceux obtenus au niveau spécifique. Les genres jeunes et anciens des faunes de l'Eocène et de l'Oligocène présentent en effet une probabilité d'extinction et une longévité médiane similaires [4,2 Ma pour les genres eocènes et 4,7 Ma pour les genres oligocènes, comparable à la longévité retrouvée au rang familial chez les artiodactyles nord-américains (4,1 Ma) dans Prothero (2014)]. Ces différences de résultats avec le niveau spécifique peuvent s'expliquer par le niveau d'échelle de l'analyse, les genres étant probablement plus sensible à des modèles sur des longues périodes de temps et avec des variations abiotiques importantes (voir Benton, 2009 ; Condamine et al., 2019b).

2.4.2 - b) Effets des variables abiotiques sur la diversité

L'impact des variations environnementales sur les taux de spéciation et d'extinction des artiodactyles européens est étudié à l'aide du modèle MBD (Lehtonen et al., 2017) (**Figures 10-11, S5-S6, Tableaux 4-6**). A l'échelle des artiodactyles européens, au niveau spécifique, les résultats obtenus montrent tout d'abord que de nombreux facteurs abiotiques semblent influencer la spéciation au cours du temps (**Figure 10, S5**). En effet, l'évolution de la fragmentation continentale et du niveau marin semblent corrélés positivement avec la spéciation ($G_{\lambda\text{fragmentation}} = 32,532$, $G_{\lambda\text{niveau_marin}} = 0,003$; $\omega > 0,5$), tandis que l'évolution du carbone organique et de la température globale de surface des mers semblent corrélés négativement avec celle-ci ($G_{\lambda\text{carbone_organique}} = -0,022$, $G_{\lambda\text{température_globale}} = -0,098$; $\omega > 0,5$) (**Tableau 4**). L'influence de la fragmentation continentale et du niveau marin sur la spéciation a déjà été mise en évidence à de nombreuses reprises à l'échelle des vertébrés [Tetrapoda, Tennant et al. (2016) ; Amphibia, Rolland et Condamine (2019) ; Amphibia, Squamata, Boschman et Condamine (2022) ; Rodentia, Finarelli et Badgley (2010) ; Sparassodonta, Tarquini et al. (2022)], mais également dans Weppe et al. (2021) sur les espèces de Cainotherioidea du Quercy dans le cas de la fragmentation continentale. L'Europe connaît en effet d'importants mouvements tectoniques au cours de l'Eocène et de l'Oligocène, avec notamment une phase importante de l'orogénèse alpine (Kocsis et al., 2014 ; Mennecart et al., 2018 ; Licht et al., 2022) qui conduit à une diminution de la fragmentation continentale autour de la TEO (Zaffos et al., 2017), ou encore le début de la séparation du compartiment continental corso-sarde (Orsini et al., 1980 ; Schettino et Turco, 2011) qui pourrait être à l'origine de l'augmentation de la fragmentation à la fin de l'Oligocène inférieur (**Figure 10 ; Zaffos et al., 2017**). En plus de son influence sur la spéciation, la température semble quant à elle avoir également un effet sur l'extinction des artiodactyles européens au cours du temps

($G\lambda_{\text{température_globale}} = 0,164$, $\omega > 0,5$) (Figure 10, Tableau 4). L'influence de la température sur la diversité des espèces a déjà été mise en évidence de nombreuses fois à l'échelle des mammifères (Mammalia, Cénozoïque, Costeur et Legendre (2008) ; Figueirido et al. (2012) ; Condamine et al. (2019a) ; Mammalia, Miocene, Cantalapiedra et al. (2018) ; Ruminantia, Cénozoïque, Cantalapiedra et al. (2014) ; Canidae, Cénozoïque, Silvestro et al. (2015) ; Cainotherioidea, Weppe et al. (2021) ; Sparassodonta, Tarquini et al. (2022)]. Cependant, de manière surprenante et contradictoire, la température globale de surface des mers ($\delta^{18}\text{O}$ de foraminifères benthiques de Westerhold et al., 2020, modifiée par l'équation de

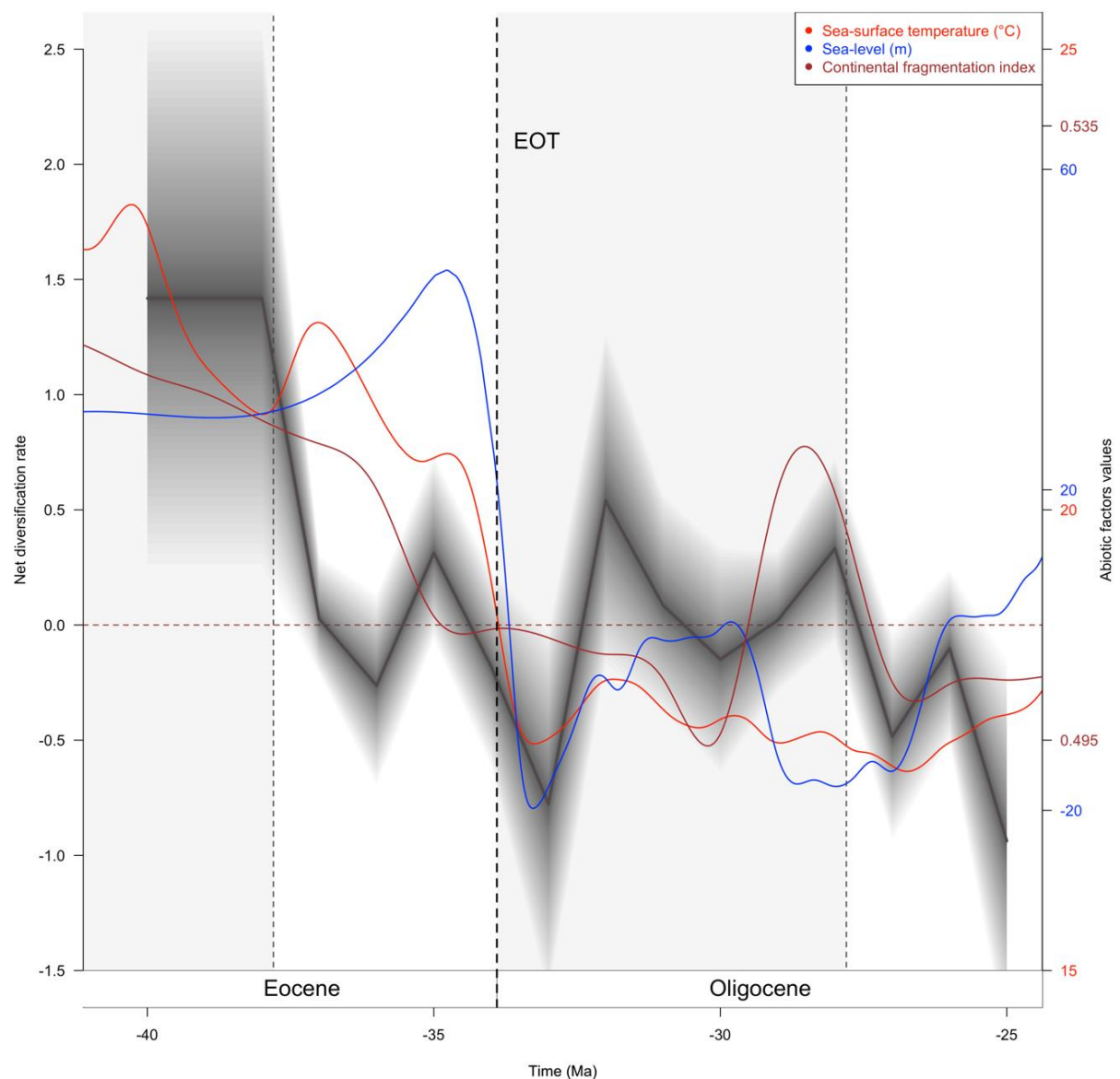


Figure 10 : Évolution des taux de diversification net (en noir) des espèces d'artiodactyles européens du Quercy en fonction de l'évolution globale de la température de surface des mers (en rouge ; Westerhold et al., 2020 modifiées par l'équation de Hansen et al., 2013), du niveau marin (en bleu ; Miller et al., 2020) et de l'index de fragmentation continentale (en bordeaux ; Zaffos et al., 2017) au cours du temps. Pour la courbe de diversification net, les lignes pleines indiquent les taux moyens postérieurs et les zones ombragées indiquent l'IC à 95 % ; pour les courbes des variables abiotiques, les lignes pleines correspondent aux « smooth splines » de ces variables.

Hansen et al., 2013) montre ici une corrélation négative avec la spéciation et positive avec l'extinction ($G_{\mu\text{temperature_globale}} = 0,164$; $\omega > 0,5$), tandis que la température moyenne froide en Europe (macro restes de végétaux, Mosbrugger et al., 2005), bien qu'ici non significative selon nos critères, montre à l'inverse un paramètre de corrélation positif avec la spéciation ($G_{\lambda\text{température_locale}} = 0,143$) et négatif avec l'extinction ($G_{\mu\text{température_locale}} = -0,029$) (Tableau 4). Ces résultats mettent ainsi en évidence l'importance des données locales, avec des variations de températures au cours du temps vraisemblablement non homogènes à l'échelle du globe. Le contexte particulier de l'Europe occidentale, entouré au sud par la mer chaude de la Téthys a pu en effet notamment atténuer l'incidence du refroidissement global au cours de l'Oligocène (Kocsis et al., 2014 ; Vianey-Liaud et Marivaux, 2016). On constate cependant, que soit pour les données globales de Westerhold et al. (2020) ou locales de Mosbrugger et al. (2005), que la baisse importante des températures au cours de la TEO coïncide avec la phase majeure d'extinction des artiodactyles européens du Quercy (Figures 10, S3). Il en est d'ailleurs de même pour les données de Miller et al. (2020) et de Falkowski et al. (2005), avec une baisse importante des niveaux marins et du carbone organique au moment de la transition (Figure 10, S5). Ces différences de signe de corrélation entre les sources de données pour la température peuvent s'expliquer également par leur niveau de définition, la courbe de température de Westerhold et al. (2020) reposant sur plusieurs milliers de valeurs, tandis que celle de Mosbrugger et al. (2005) repose seulement sur une dizaine de valeurs.

Les changements des variables abiotiques au cours du temps, quantifiés par le delta des valeurs de celles-ci (voir section 2.3.1 – *Constitution des jeux de données*), semblent également avoir un effet sur la dynamique de diversité des artiodactyles européens, et même de manière encore plus importante (Figures 11, S6, Tableau 4). En effet, les résultats montrent une

Tableau 4 : Estimations postérieures des paramètres (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95%) selon le modèle MBD appliqué sur l'ensemble des artiodactyles européens (AQA), avec λ_0 et μ_0 les taux de spéciation et d'extinction de base, G_{λ} et μ les paramètres de corrélation, et ω_{λ} et μ les « shrinkage weights » des paramètres de corrélations. Les facteurs environnementaux sont : (0) diversité dépendance, (1) CO₂ atmosphérique (Foster et al., 2017), (2) carbone organique (Falkowski et al., 2005), (3) température moyenne froide (Mosbrugger et al., 2005), (4) fragmentation continentale (Zaffos et al., 2017), (5) niveau marin (Miller et al., 2020), (6) saisonnalité, et (7) température de surface des mers (Westerhold et al., 2020 modifiées par l'équation de Hansen et al., 2013). Les deltas des facteurs environnementaux sont : (0) diversité dépendance, (1) delta CO₂ atmosphérique, (2) delta carbone organique, (3) delta fragmentation continentale, (4) delta niveau marin, (5) delta température de surface des mers. En gras et surligné, les valeurs des paramètres considérés significatifs dans cette étude (cf. section 2.3.2 – *Traitement des jeux de données*). En jaune, lorsque plus de 80% de la répartition des valeurs du paramètre de corrélation G ne chevauche pas 0. En surlignage sombre, lorsque l'IC à 95% de G ne chevauche pas 0 et ω supérieur à 0,5 ; en surlignage clair, lorsque plus de 80% de G ne chevauche pas 0 et ω supérieur à 0,5.

Parameters		Exponential model (AQA Species)			Exponential model (AQA Genus)		
		Median	lower bound	upper bound	Median	lower bound	upper bound
Baseline rates	λ_0	0.425	6.419E-3	1.551	0.332	0.018	1.053
	μ_0	0.341	5.298E-3	1.208	0.320	7.012E-3	1.057
Correlation parameters to speciation	$g\lambda_0_0$	-5.056	-6.448	-3.832	-3.640	-6.281	-0.848
	$g\lambda_0_1$	1.425E-3	-0.001	4.014E-3	2.856E-3	-0.001	7.408E-3
	$g\lambda_0_2$	-0.022	-0.601	0.087	-0.002	-0.096	0.070
	$g\lambda_0_3$	0.143	-0.119	0.430	2.995E-3	-0.097	0.119
	$g\lambda_0_4$	32.532	-7.270	166.469	0.044	-15.792	17.635
	$g\lambda_0_5$	3.211E-3	-0.015	0.081	2.332E-3	-0.011	0.032
	$g\lambda_0_6$	-0.008	-0.325	0.219	-0.003	-0.114	0.089
	$g\lambda_0_7$	-0.098	-1.044	0.120	-0.002	-0.218	0.150
Correlation parameters to extinction	$g\mu_0_0$	-1.953	-3.344	-0.379	1.588	-0.820	6.556
	$g\mu_0_1$	1.321E-3	-0.001	4.023E-3	3.326E-3	-0.006	8.588E-3
	$g\mu_0_2$	-0.003	-0.130	0.084	-0.001	-0.153	0.103
	$g\mu_0_3$	-0.029	-0.328	0.099	-0.008	-0.256	0.156
	$g\mu_0_4$	-0.290	-26.946	21.291	-1.269	-34.214	16.543
	$g\mu_0_5$	0	-0.022	0.017	-0.006	-0.064	0.014
	$g\mu_0_6$	-0.005	-0.223	0.135	6.524E-3	-0.108	0.191
	$g\mu_0_7$	0.164	-0.063	0.621	-0.158	-0.838	0.120
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0_0$	0.958	0.821	1.000	0.918	0.539	1.000
	$\omega\lambda_0_1$	0.654	0.020	0.999	0.795	0.021	1.000
	$\omega\lambda_0_2$	0.776	0.010	1.000	0.373	1.325E-7	0.968
	$\omega\lambda_0_3$	0.865	0.068	1.000	0.317	5.190E-9	0.947
	$\omega\lambda_0_4$	0.960	0.078	1.000	0.370	7.078E-8	0.967
	$\omega\lambda_0_5$	0.679	8.505E-3	1.000	0.458	1.262E-7	0.978
	$\omega\lambda_0_6$	0.654	1.436E-6	0.988	0.282	2.103E-8	0.948
	$\omega\lambda_0_7$	0.869	0.016	1.000	0.401	5.557E-12	0.972
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0_0$	0.832	0.330	1.000	0.771	0.014	1.000
	$\omega\mu_0_1$	0.640	0.019	1.000	0.831	0.026	1.000
	$\omega\mu_0_2$	0.545	5.376E-8	0.982	0.429	1.038E-7	0.977
	$\omega\mu_0_3$	0.614	1.029E-7	0.989	0.471	5.488E-9	0.973
	$\omega\mu_0_4$	0.556	7.334E-9	0.985	0.492	2.204E-9	0.981
	$\omega\mu_0_5$	0.492	1.726E-7	0.977	0.707	3.133E-8	0.992
	$\omega\mu_0_6$	0.472	3.668E-8	0.980	0.355	3.380E-8	0.963
	$\omega\mu_0_7$	0.902	0.039	1.000	0.901	0.018	1.000
Global shrinkage	τ	1.644	0.237	5.161	1.116	0.154	2.973
Hyperprior	η	4.200	1.596	9.652	4.945	2.385	9.456

Parameters		Exponential model (AQA Species, Delta)			Exponential model (AQA Genus, Delta)		
		Median	lower bound	upper bound	Median	lower bound	upper bound
Baseline rates	λ_0	2.607	0.911	5.343	0.373	0.077	0.964
	μ_0	0.478	0.094	0.152	0.101	0.023	0.232
Correlation parameters to speciation	$g\lambda_0_0$	-2.767	-3.879	-1.587	-1.086	-2.800	0.226
	$g\lambda_0_1$	0.075	-0.082	0.308	2.535E-3	-0.211	0.268
	$g\lambda_0_2$	6.522	-2.424	17.305	12.770	-1.137	26.496
	$g\lambda_0_3$	-503.058	-2139.071	240.080	142.000	-2643.853	436.663
	$g\lambda_0_4$	-0.608	-1.194	4.470E-3	-0.010	-0.444	0.335
	$g\lambda_0_5$	6.651	-2.765	23.505	-1.849	-20.516	4.897
Correlation parameters to extinction	$g\mu_0_0$	-1.151	-2.345	0.065	-0.024	-1.413	1.183
	$g\mu_0_1$	0.017	-0.187	0.269	9.227E-3	-0.224	0.320
	$g\mu_0_2$	17.688	4.742	30.612	-0.223	-13.954	11.568
	$g\mu_0_3$	-176.660	-1483.272	301.290	-3.310	-796.883	620.003
	$g\mu_0_4$	0.178	-0.104	0.550	0.609	0.166	1.203
	$g\mu_0_5$	0.514	-7.722	8.995	-0.617	-16.075	5.694
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0_0$	0.881	0.564	1.000	0.589	2.638E-7	0.968
	$\omega\lambda_0_1$	0.326	2.276E-8	0.947	0.144	5.042E-11	0.880
	$\omega\lambda_0_2$	0.560	4.649E-7	0.967	0.695	0.029	1.000
	$\omega\lambda_0_3$	0.840	0.025	1.000	0.564	1.295E-9	0.994
	$\omega\lambda_0_4$	0.874	0.297	1.000	0.219	1.528E-8	0.927
	$\omega\lambda_0_5$	0.732	0.015	1.000	0.385	3.126E-8	0.971
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0_0$	0.669	0.073	1.000	0.186	1.794E-7	0.902
	$\omega\mu_0_1$	0.256	1.582E-8	0.926	0.168	1.369E-9	0.890
	$\omega\mu_0_2$	0.833	0.349	1.000	0.207	5.326E-8	0.920
	$\omega\mu_0_3$	0.645	4.811E-9	0.986	0.275	2.128E-11	0.955
	$\omega\mu_0_4$	0.551	1.689E-8	0.968	0.857	0.390	1.000
	$\omega\mu_0_5$	0.378	2.270E-8	0.953	0.277	1.350E-8	0.951
Global shrinkage	τ	1.336	0.290	3.115	0.783	0.091	2.112
Hyperprior	η	2.932	1.201	5.073	5.099	2.261	9.315

corrélation positive de la spéciation avec les changements de carbone organique (type de végétation) et de la température de surface des mers ($G\lambda_{\text{delta_temperature_globale}} = 6,651$, $G\lambda_{\text{delta_carbone_organique}} = 6,522$; $\omega > 0,5$) et une corrélation négative avec les changements de fragmentation continentale et du niveau marin ($G\lambda_{\text{fragmentation}} = -503,058$,

$G\Delta_{\text{niveau_marin}} = -0,608, \omega > 0,5$) (**Tableau 4**). Pour l'extinction, les résultats montrent une corrélation positive avec les changements de carbone organique et du niveau marin ($G\Delta_{\text{carbone_organique}} = 17,688, G\Delta_{\text{niveau_marin}} = 0,178 ; \omega > 0,5$) et négative avec les changements de fragmentation continentale ($G\Delta_{\text{fragmentation}} = -176,660 ; \omega > 0,5$) (**Tableau 4**). Ces résultats suggèrent ainsi des taux de spéciation et d'extinction notamment plus élevés pendant des périodes avec de forts changements de conditions du milieu (**Figures 11, S6**). Ceci est d'ailleurs visible chez les artiodactyles européens au moment de la TEO mais également au milieu de l'Eocène supérieur, où un important changement des milieux (température, type de végétation) semble intervenir pendant cette période (environnement

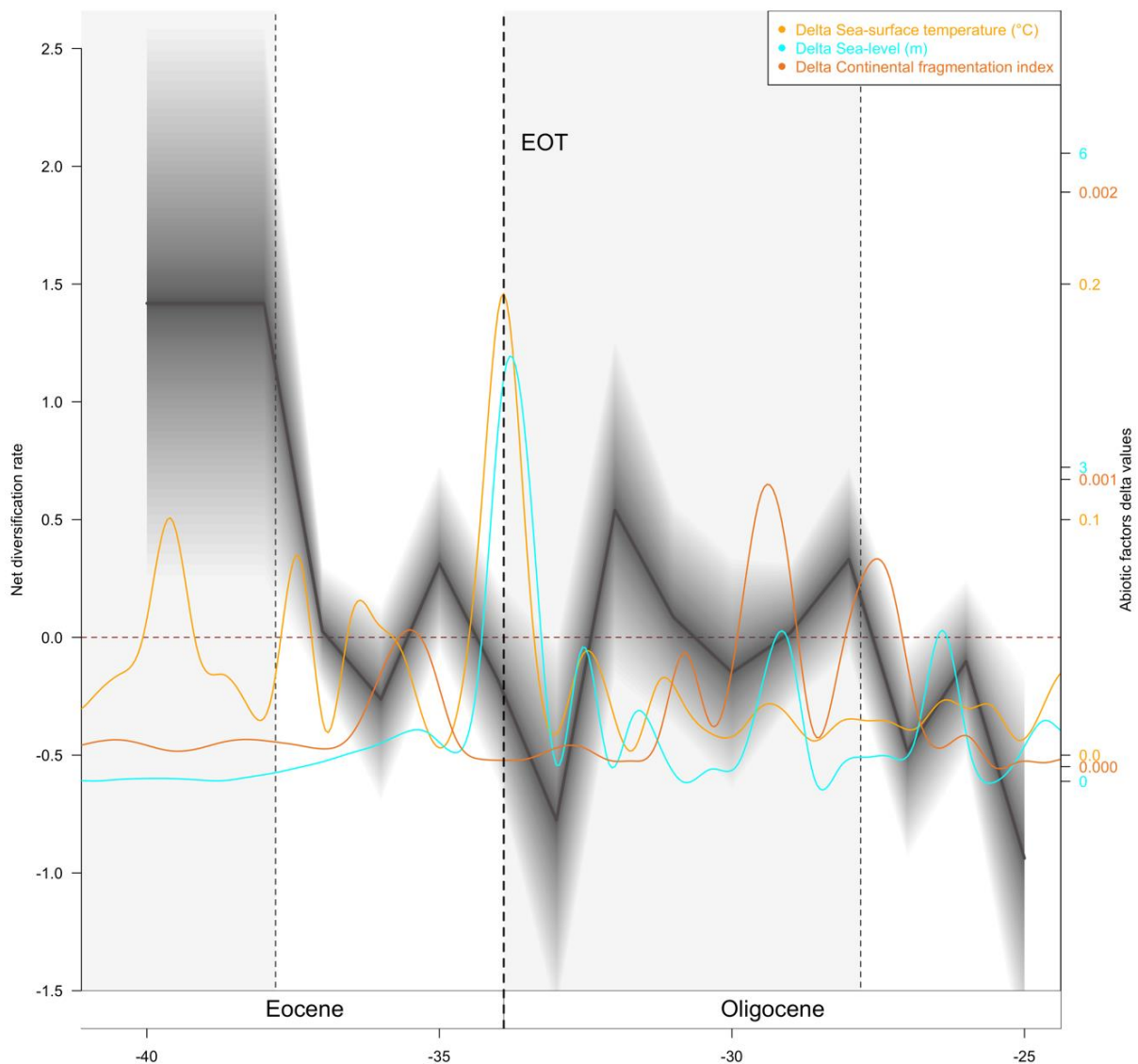


Figure 11 : Évolution des taux de diversification net (en noir) des espèces d'artiodactyles européens du Quercy en fonction de l'évolution du delta global de la température de surface des mers (en orange), du niveau marin (en cyan) et de l'index de fragmentation continentale (en marron) au cours du temps. Pour la courbe de diversification net, les lignes pleines indiquent les taux moyens postérieurs et les zones ombragées indiquent l'IC à 95 % ; pour les courbes des variables abiotiques, les lignes pleines correspondent aux « smooth splines » de ces variables.

devient plus ouvert et plus sec, Legendre, 1987a ; Blondel, 2001 ; Falkowski et al., 2005 ; Escarguel et al., 2008 ; Westerhold et al., 2020) et pourrait être la cause de l'extinction des familles endémiques des Mixtotheriidae et Robiacinidae (voir ci-dessus, BDCS) (Figures 11, S6). Les niches écologiques laissées vacantes ont été ensuite très rapidement comblées par l'apparition de nouvelles espèces. De plus, les résultats suggèrent également des taux de spéciation plus élevés pendant des périodes avec une relative stabilité géographique, et est bien mis en évidence lors des événements importants de spéciation de la faune d'artiodactyles européens, que ce soit à l'Eocène ou à l'Oligocène (Figure 11). Il est cependant généralement montré dans la littérature que les perturbations géographiques tendent au contraire à favoriser les événements de spéciation au cours du temps (Kohn et Fremd, 2008 ; Finarelli et Badgley, 2010 ; Lim et Marshall, 2017 ; Boschman et Condamine, 2022). L'ensemble de ces résultats met ainsi en évidence l'importance de considérer l'influence des changements de valeurs brusques des variables abiotiques sur la diversité au cours du temps. Bien que très peu testés, ces changements brutaux semblent avoir un impact significatif sur l'histoire évolutive des clades de vertébrés [température : Figueirido et al. (2012), Cantalapiedra et al. (2014), Condamine et al. (2019a), Condamine et al. (2021) ; orogénèse : Lim et Marshall (2017), Boschmann et Condamine (2022) ; niveau marin : Tennant et al. (2014) ; fragmentation : Rolland et Condamine (2019)].

A l'échelle des espèces d'artiodactyles endémiques et immigrants européens, on constate que la quasi-totalité des corrélations avec les variables abiotiques au cours du temps est imputée à la dynamique de diversité des artiodactyles endémiques (Tableaux 5-6). En effet, aucune variable abiotique ne semble affecter significativement la diversité des artiodactyles immigrants au cours du temps. Ces conclusions font échos aux résultats obtenus avec les analyses ADE, sur la sensibilité des espèces endémiques et tropicales aux variations de leur

Tableau 5 : Estimations postérieures des paramètres (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95%) selon le modèle MBD appliqué sur l'ensemble des artiodactyles endémiques (EEA) et immigrants (IA) européens, avec λ_0 et μ_0 les taux de spéciation et d'extinction de base, $G\lambda$ et μ les paramètres de corrélation, et $\omega\lambda$ et μ les « shrinkage weights » des paramètres de corrélations. Les facteurs environnementaux sont : (0) diversité dépendance, (1) CO₂ atmosphérique (Foster et al., 2017), (2) carbone organique (Falkowski et al., 2005), (3) température moyenne froide (Mosbrugger et al., 2005), (4) fragmentation continentale (Zaffos et al., 2017), (5) diversité AI, (6) niveau marin (Miller et al., 2020), (7) saisonnalité, et (8) température de surface des mers (Westerhold et al., 2020) modifiées par l'équation de Hansen et al., 2013). Pour la légende des couleurs, voir légende Tableau 4.

Parameters		Exponential model (EEA Species)			Exponential model (EEA Genus)		
		95% CI			95% CI		
		Median	lower bound	upper bound	Median	lower bound	upper bound
Baseline rates	λ_0	0.470	0.023	1.414	0.435	0.017	1.310
	μ_0	0.468	6.937E-3	1.424	0.502	0.019	1.449
Correlation parameters to speciation	$g\lambda_0_0$	-6.036	-7.471	-4.600	-2.515	-5.198	0.112
	$g\lambda_0_1$	3.778E-3	-0.001	9.095E-3	9.008E-5	-0.004	5.280E-3
	$g\lambda_0_2$	-0.005	-0.228	0.118	-0.003	-0.171	0.085
	$g\lambda_0_3$	0.295	-0.029	0.515	6.389E-3	-0.092	0.173
	$g\lambda_0_4$	1.965	-19.272	50.601	0.483	-17.184	25.877
	$g\lambda_0_5$	-0.012	-0.212	0.133	-0.207	-0.588	0.072
	$g\lambda_0_6$	2.227E-3	-0.012	0.039	3.394E-3	-0.014	0.054
	$g\lambda_0_7$	-0.022	-0.396	0.127	-0.005	-0.178	0.134
	$g\lambda_0_8$	-0.008	-0.286	0.175	1.630E-3	-0.184	0.222
Correlation parameters to extinction	$g\mu_0_0$	-1.167	-2.844	0.476	3.168	-0.645	8.100
	$g\mu_0_1$	-3.000E-4	-0.005	2.244E-3	2.165E-4	-0.003	5.466E-3
	$g\mu_0_2$	2.549E-3	-0.107	0.151	4.748E-3	-0.111	0.226
	$g\mu_0_3$	-0.085	-0.372	0.066	-0.010	-0.294	0.184
	$g\mu_0_4$	5.260	-12.440	51.366	0.038	-26.044	33.442
	$g\mu_0_5$	-0.279	-0.485	-0.092	-0.053	-0.468	0.155
	$g\mu_0_6$	-0.007	-0.048	8.663E-3	-0.041	-0.099	8.448E-3
	$g\mu_0_7$	0.017	-0.155	0.250	0.070	-0.081	0.361
	$g\mu_0_8$	0.062	-0.109	0.654	-0.053	-0.932	0.179
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0_0$	0.969	0.864	1.000	0.857	0.184	1.000
	$\omega\lambda_0_1$	0.877	0.110	1.000	0.435	8.312E-10	0.971
	$\omega\lambda_0_2$	0.592	5.169E-9	0.990	0.451	1.117E-7	0.981
	$\omega\lambda_0_3$	0.945	0.291	1.000	0.382	4.588E-8	0.960
	$\omega\lambda_0_4$	0.640	8.460E-3	1.000	0.427	2.288E-9	0.974
	$\omega\lambda_0_5$	0.463	5.277E-7	0.970	0.729	0.026	1.000
	$\omega\lambda_0_6$	0.569	1.611E-8	0.985	0.576	1.381E-7	0.988
	$\omega\lambda_0_7$	0.657	1.503E-7	0.988	0.412	2.751E-8	0.963
	$\omega\lambda_0_8$	0.563	5.064E-9	0.987	0.449	1.614E-8	0.974
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0_0$	0.698	0.040	1.000	0.898	0.062	1.000
	$\omega\mu_0_1$	0.506	1.721E-7	0.976	0.469	8.986E-9	0.971
	$\omega\mu_0_2$	0.601	5.563E-8	0.984	0.552	4.689E-7	0.987
	$\omega\mu_0_3$	0.770	0.019	1.000	0.532	1.197E-8	0.980
	$\omega\mu_0_4$	0.731	0.014	1.000	0.478	8.078E-9	0.981
	$\omega\mu_0_5$	0.911	0.554	1.000	0.490	2.657E-7	0.973
	$\omega\mu_0_6$	0.723	0.012	1.000	0.953	0.051	1.000
	$\omega\mu_0_7$	0.591	5.965E-7	0.981	0.687	3.033E-8	0.986
	$\omega\mu_0_8$	0.795	0.018	1.000	0.794	9.907E-3	1.000
Global shrinkage	τ	1.618	0.316	3.865	1.182	0.237	2.913
Hyperprior	η	3.704	2.208	5.928	3.941	2.120	5.829
Parameters		Exponential model (IA Species)			Exponential model (IA Genus)		
		95% CI			95% CI		
		Median	lower bound	upper bound	Median	lower bound	upper bound
Baseline rates	λ_0	0.452	0.025	1.336	0.418	0.013	1.309
	μ_0	0.336	0.012	1.112	0.267	0.013	0.947
Correlation parameters to speciation	$g\lambda_0_0$	-1.878	-4.529	0.180	-2.418	-4.893	0.185
	$g\lambda_0_1$	7.488E-5	-0.002	3.600E-3	2.224E-4	-0.002	4.795E-3
	$g\lambda_0_2$	1.130E-4	-0.056	0.075	8.153E-4	-0.059	0.105
	$g\lambda_0_3$	8.444E-4	-0.196	0.319	4.458E-3	-0.259	0.945
	$g\lambda_0_4$	4.758E-3	-0.055	0.252	2.296E-3	-0.112	0.207
	$g\lambda_0_5$	0.296	-10.499	23.466	0.142	-13.043	20.203
	$g\lambda_0_6$	1.450E-5	-0.014	0.018	1.823E-4	-0.017	0.029
	$g\lambda_0_7$	-1.000E-4	-0.138	0.114	-1.000E-4	-0.159	0.146
	$g\lambda_0_8$	6.610E-4	-0.143	0.210	1.602E-3	-0.172	0.319
Correlation parameters to extinction	$g\mu_0_0$	0.014	-0.969	1.889	0.020	-1.808	3.111
	$g\mu_0_1$	0	-0.003	2.218E-3	0	-0.004	2.998E-3
	$g\mu_0_2$	-1.000E-4	-0.062	0.056	-0.001	-0.101	0.060
	$g\mu_0_3$	-2.000E-4	-0.285	0.226	-0.001	-0.365	0.243
	$g\mu_0_4$	-0.002	-0.208	0.074	-0.001	-0.178	0.160
	$g\mu_0_5$	-0.216	-19.453	13.307	-0.440	-27.283	12.299
	$g\mu_0_6$	0	-0.019	0.016	-1.000E-4	-0.027	0.019
	$g\mu_0_7$	-1.000E-3	-0.113	0.117	-0.001	-0.180	0.141
	$g\mu_0_8$	-2.000E-4	-0.189	0.136	-0.001	-0.252	0.175
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0_0$	0.722	8.997E-10	0.984	0.807	5.158E-8	0.988
	$\omega\lambda_0_1$	0.116	1.582E-11	0.904	0.231	8.862E-10	0.947
	$\omega\lambda_0_2$	0.103	1.169E-10	0.928	0.188	2.296E-10	0.951
	$\omega\lambda_0_3$	0.137	1.431E-9	0.967	0.268	7.001E-9	0.996
	$\omega\lambda_0_4$	0.173	6.993E-9	0.974	0.197	4.688E-10	0.955
	$\omega\lambda_0_5$	0.121	3.718E-8	0.952	0.186	4.436E-10	0.944
	$\omega\lambda_0_6$	0.103	1.328E-9	0.915	0.190	5.056E-10	0.956
	$\omega\lambda_0_7$	0.100	1.639E-10	0.908	0.163	7.388E-8	0.937
	$\omega\lambda_0_8$	0.122	8.613E-10	0.954	0.213	3.510E-8	0.971
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0_0$	0.083	3.325E-10	0.875	0.157	5.221E-9	0.948
	$\omega\mu_0_1$	0.097	1.305E-9	0.900	0.156	1.543E-8	0.926
	$\omega\mu_0_2$	0.098	1.270E-9	0.909	0.179	2.202E-9	0.951
	$\omega\mu_0_3$	0.125	7.683E-9	0.964	0.207	2.883E-9	0.974
	$\omega\mu_0_4$	0.137	6.505E-10	0.962	0.183	6.903E-8	0.954
	$\omega\mu_0_5$	0.115	5.443E-10	0.940	0.190	3.380E-8	0.965
	$\omega\mu_0_6$	0.105	1.890E-9	0.925	0.189	2.265E-9	0.958
	$\omega\mu_0_7$	0.091	2.480E-10	0.900	0.166	1.536E-9	0.940
	$\omega\mu_0_8$	0.116	7.998E-9	0.945	0.201	5.188E-9	0.965
Global shrinkage	τ	0.426	4.912E-4	1.512	0.562	2.137E-3	1.809
Hyperprior	η	4.017	2.111	7.539	4.600	2.155	7.576

environnement (Berglund et al., 2009 ; Ponce-Reyes et al., 2012 ; Leclerc et al., 2020) et sur la robustesse des espèces cosmopolites dans des régions tempérées avec une forte instabilité climatique (Jablonski et al., 2006 ; Weir et Schluter, 2007 ; Rolland et al., 2014). Cette absence de corrélation peut cependant en partie également s'expliquer par un plus petit jeu de données et un intervalle de temps plus court d'analyse pour les espèces immigrantes. Les résultats montrent chez les artiodactyles endémiques une corrélation positive de la spéciation avec le carbone atmosphérique et la moyenne des températures froides ($G\lambda_{\text{température_locale}} = 0,295$, $G\lambda_{\text{carbone_atmosphérique}} = 0,004$; $\omega > 0,5$) (Tableau 5), suggérant des taux de spéciation élevés pendant des périodes chaudes avec un fort effet de serre (Figures 10, S5). Cette corrélation a déjà été mise en évidence à de nombreuses reprises dans la littérature à l'échelle des mammifères [Mammalia, PETM, EECO, MECO : Woodburne et al. (2009) ; Figueirido et al. (2012), Condamine et al., (2019a) ; Ruminantia, fin Oligocène : Cantalapiedra et al. (2014) ; Cainotherioidea, Sparassodonta, début Oligocène : Weppe et al. (2021), Tarquini et al. (2022) ; Borophaginae, milieu du Miocène : Silvestro et al. (2015)]. Contrairement à l'ensemble des artiodactyles européens, l'évolution du carbone organique, de la fragmentation continentale et du niveau marin au cours du temps ne semble pas avoir d'effet sur la spéciation des artiodactyles endémiques (Tableaux 4-5). Pour l'extinction de ces derniers, les résultats montrent comme précédemment une influence de la température au cours du temps ($G\mu_{\text{température_globale}} = -0,062$, $G\mu_{\text{température_locale}} = -0,085$; $\omega > 0,5$), mais aussi une corrélation négative avec le niveau marin ($G\mu_{\text{niveau_marin}} = -0,007$; $\omega > 0,5$) (Tableau 5). Une baisse importante de plus 50 mètres du niveau globale de la mer est en effet enregistrée au moment de la TEO (Miller et al., 2020) et coïncide avec la phase d'extinction majeure des artiodactyles endémiques européens (Figures 10-11). Il a notamment été montré que la baisse du niveau marin pendant cette période avait eu un impact significatif sur la saisonnalité (Toumoulin et al., 2022). Enfin, les changements des variables abiotiques au cours du temps (delta) semblent également avoir un effet important sur la dynamique de diversité des artiodactyles endémiques et ces résultats restent relativement similaires avec ceux obtenus pour l'ensemble des artiodactyles européens (Figures 11, S6, Tableaux 4, 6). La spéciation corrèle positivement avec les changements de carbone organique ($G\lambda_{\text{carbone_organique}} = 14,768$; $\omega > 0,5$) et négativement avec les changements de fragmentation continentale et du niveau marin ($G\lambda_{\text{fragmentation}} = -1684,927$, $G\lambda_{\text{niveau_marin}} = -0,712$; $\omega > 0,5$), tandis que l'extinction corrèle positivement avec les changements de carbone organique et du niveau marin ($G\mu_{\text{carbone_organique}} = 17,795$, $G\mu_{\text{niveau_marin}} = 0,285$; $\omega > 0,5$), et négativement avec les changements de fragmentation

Tableau 6 : Estimations postérieures des paramètres (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95%) selon le modèle MBD appliqué sur l'ensemble des artiodactyles endémiques (EEA) et immigrants (IA) européens, avec λ_0 et μ_0 les taux de spéciation et d'extinction de base, $G\lambda$ et μ les paramètres de corrélation, et $\omega\lambda$ et μ les « shrinkage weights » des paramètres de corrélations. Les deltas des facteurs environnementaux sont : (0) diversité dépendance, (1) delta CO₂ atmosphérique, (2) delta carbone organique, (3) delta fragmentation continentale, (4) delta niveau marin, (5) delta température de surface des mers. Pour la légende des couleurs, voir légende **Tableau 4**.

Parameters		Exponential model (EEA Species, Delta)			Exponential model (EEA Genus, Delta)		
		95% CI			95% CI		
		Median	lower bound	upper bound	Median	lower bound	upper bound
Baseline rates	λ_0	1.130	0.309	2.270	0.214	0.045	0.538
	μ_0	0.363	0.084	0.812	0.123	0.028	0.306
Correlation parameters to speciation	$g\lambda_0$	-1.115	-2.024	6.621E-3	-0.093	-1.570	0.803
	$g\lambda_1$	0.101	-0.089	0.371	9.272E-3	-0.253	0.317
	$g\lambda_2$	14.768	3.695	26.584	21.635	5.330	38.369
	$g\lambda_3$	-1684.927	-3385.350	118.320	-36.401	-1695.534	707.415
	$g\lambda_4$	-0.712	-1.392	-0.052	-0.200	-1.688	0.330
	$g\lambda_5$	0.547	-8.120	14.236	-10.248	-36.853	3.853
Correlation parameters to extinction	$g\mu_0$	-0.626	-1.670	0.238	-0.173	-1.844	0.741
	$g\mu_1$	0.026	-0.176	0.319	2.660E-3	-0.316	0.328
	$g\mu_2$	17.795	2.160	31.403	-0.669	-19.677	11.512
	$g\mu_3$	-358.209	-2215.475	288.203	-0.379	-857.035	945.094
	$g\mu_4$	0.285	-0.060	0.793	0.742	0.232	1.398
	$g\mu_5$	-0.378	-12.951	7.992	-2.558	-21.386	5.765
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0$	0.665	0.116	1.000	0.245	3.604E-9	0.925
	$\omega\lambda_1$	0.393	7.871E-8	0.951	0.233	4.093E-8	0.920
	$\omega\lambda_2$	0.793	0.268	1.000	0.862	0.376	1.000
	$\omega\lambda_3$	0.971	0.310	1.000	0.447	1.203E-3	0.984
	$\omega\lambda_4$	0.902	0.415	1.000	0.658	8.869E-8	0.991
	$\omega\lambda_5$	0.452	2.709E-7	0.968	0.815	0.016	1.000
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0$	0.509	2.269E-8	0.964	0.295	4.860E-8	0.942
	$\omega\mu_1$	0.292	6.675E-9	0.944	0.228	8.396E-11	0.920
	$\omega\mu_2$	0.839	0.314	1.000	0.300	2.113E-9	0.946
	$\omega\mu_3$	0.794	0.017	1.000	0.398	3.460E-8	0.969
	$\omega\mu_4$	0.710	0.051	1.000	0.903	0.545	1.000
	$\omega\mu_5$	0.447	2.051E-7	0.967	0.515	9.435E-8	0.976
Global shrinkage	τ	1.455	0.320	3.490	1.010	0.115	2.622
Hyperprior	η	4.137	2.200	7.381	4.883	2.099	11.294

Parameters		Exponential model (IA Species, Delta)			Exponential model (IA Genus, Delta)		
		95% CI			95% CI		
		Median	lower bound	upper bound	Median	lower bound	upper bound
Baseline rates	λ_0	0.678	0.152	0.173	0.515	0.083	1.601
	μ_0	0.276	0.036	0.818	0.174	0.015	0.691
Correlation parameters to speciation	$g\lambda_0$	-1.117	-3.220	0.217	-0.955	-3.740	0.347
	$g\lambda_1$	1.503E-4	-0.305	0.351	0	-0.504	0.605
	$g\lambda_2$	-0.068	-27.319	19.508	0.020	-27.477	26.994
	$g\lambda_3$	-7.957	-1200.155	634.833	-24.776	-3052.718	671.085
	$g\lambda_4$	2.590E-3	-0.307	0.446	7.061E-3	-0.312	0.579
	$g\lambda_5$	0.276	-7.368	17.287	0.316	-7.499	19.733
Correlation parameters to extinction	$g\mu_0$	-0.007	-1.332	1.100	-0.012	-1.809	1.267
	$g\mu_1$	1.462E-3	-0.305	0.406	1.236E-4	-0.423	0.481
	$g\mu_2$	0.437	-20.014	57.008	-0.001	-30.146	31.889
	$g\mu_3$	0.683	-682.864	788.243	-0.207	-985.456	779.792
	$g\mu_4$	0.054	-1.985	0.304	-0.036	-2.752	0.535
	$g\mu_5$	-0.389	-69.481	12.241	-0.261	-77.706	19.856
Shrinkage weights (speciation)	$\omega\lambda_0$	0.558	1.269E-10	0.970	0.515	4.205E-10	0.974
	$\omega\lambda_1$	0.108	4.414E-9	0.880	0.153	4.663E-15	0.937
	$\omega\lambda_2$	0.153	4.430E-11	0.947	0.183	5.200E-10	0.961
	$\omega\lambda_3$	0.175	4.587E-11	0.967	0.283	1.288E-10	0.994
	$\omega\lambda_4$	0.127	1.161E-9	0.901	0.162	5.358E-11	0.929
	$\omega\lambda_5$	0.177	1.802	0.950	0.207	7.579E-11	0.960
Shrinkage weights (extinction)	$\omega\mu_0$	0.106	1.365E-8	0.867	0.132	1.049E-11	0.902
	$\omega\mu_1$	0.111	5.255E-9	0.885	0.141	3.899E-12	0.920
	$\omega\mu_2$	0.202	4.236E-9	0.982	0.185	4.663E-14	0.966
	$\omega\mu_3$	0.155	5.151E-8	0.946	0.176	3.632E-10	0.965
	$\omega\mu_4$	0.300	1.124E-11	0.989	0.295	2.921E-10	0.994
	$\omega\mu_5$	0.225	2.025E-9	0.994	0.245	8.718E-11	0.995
Global shrinkage	τ	0.514	6.097E-4	1.788	0.571	3.201E-5	2.101
Hyperprior	η	3.890	1.792	6.698	4.748	1.867	11.737

continentale ($G\mu_{\text{fragmentation}} = -358,209$; $\omega > 0,5$) (**Tableau 6**). L'ensemble de ces résultats souligne ainsi la sensibilité des espèces d'artiodactyles endémiques aux variations de leur environnement, et qui au moment des bouleversements tectoniques et climatiques majeurs de

la TEO (Coxall et Pearson, 2007 ; Liu et al., 2009 ; Liebrand et al., 2017 ; Miller et al., 2020 ; Westerhold et al., 2020), subissent une phase d'extinction massive participant au renouvellement faunique de la *Grande Coupure*. Les résultats obtenus au niveau générique corroborent ces conclusions, mais diffèrent néanmoins du niveau spécifique sur quelques corrélations et par un effet global des variables abiotiques moins important sur la diversité (**Tableaux 4-6**). Comme discuté précédemment avec les résultats des analyses ADE, ces différences peuvent s'expliquer notamment par une sensibilité moins importante des genres à de faibles changements abiotiques et sur des courtes périodes de temps (voir Benton, 2009 ; Condamine et al., 2019b).

2.4.2 - c) Diversité-dépendance inter- et intra- clades

L'effet de la diversité-dépendance sur la diversification des artiodactyles européens est étudié à l'aide du modèle MCDD de PyRate (Silvestro et al., 2015) (**Figures 12-13, Tableaux S1-S2**). A l'échelle des espèces d'artiodactyles endémiques (AEE) et immigrants (AI) européens, les résultats du MCDD montrent tout d'abord que la diversité-dépendance intra-clade (ou ici compétition intra-clade) a joué un rôle important dans la diversification de ces deux groupes au cours du temps (**Figure 12**). Les résultats indiquent en effet une corrélation positive entre la spéciation et la diversité des AEE et des AI ($g\lambda_{AEE_diversitéAEE} = 0,041$, $g\lambda_{AI_diversitéAI} = 0,063$), suggérant que les taux de spéciation des AEE et des AI ont diminué à mesure qu'ils se diversifiaient dans le temps (**Figure 12, Tableau S1**). Ceci peut s'expliquer notamment par des contraintes écologiques causées par la compétition pour les ressources ou la disponibilité des niches écologiques (un phénomène classique en macroévolution, exemple du « Slow down » ; Phillimore et Price, 2008 ; Moen et Morlon, 2014 ; Condamine et al., 2019a), qui ont probablement limité la diversité spécifique de ces groupes. Cette relation négative entre la spéciation d'un clade et sa diversité a déjà été montrée à de nombreuses reprises à l'échelle des vertébrés [familles de Carnivora, Silvestro et al. (2015), Pires et al. (2017) ; Carcharhiniformes et Lamniformes, Condamine et al. (2019b) ; Cainotherioidea, Weppe et al. (2021) ; Sparassodonta, Tarquini et al. (2022)]. Les résultats du MBD corroborent ces résultats ($G\lambda_{diversité_dependance_AEE} = -6,036$, $G\lambda_{diversité_dependance_AI} = -1,878$; $\omega > 0,5$; **Tableau 5**, voir également **Tableau 6**) mais semblent montrer cependant également une corrélation négative des taux d'extinction des AEE avec leur diversité ($G\mu_{diversité_dependance_AEE} = -1,167$; $\omega > 0,5$; **Tableau 5**, voir également **Tableau 6**), impliquant une diminution des taux d'extinction à mesure que la diversité augmente. Cette relation positive peut s'expliquer par le rôle important des espèces d'herbivores dans le réseau

trophique et la structuration des milieux (végétation, condition environnementale) (Huntly, 1991 ; Olff et Ritchie, 1998 ; Hopcraft et al., 2010 ; Malhi et al., 2016 ; Hyvarinen et al., 2021), la diversité importante des espèces d'AEE au cours de l'Eocène ayant pu ainsi faciliter leur survie. Les résultats du MCDD montrent également que la diversité des artiodactyles immigrants a influencé significativement la diversification des artiodactyles endémiques, et inversement (**Figure 12**). En effet, la diversité des AI semble affecter négativement la spéciation des AEE au cours du temps, avec une corrélation positive entre les taux de spéciation des AEE et la diversité des AI ($g\lambda_{AEE_diversitéAI} = 0,063$) (**Figure 12, Tableau S1**). Ce résultat indique que l'augmentation d'une espèce dans la diversité des AI, diminue le taux de

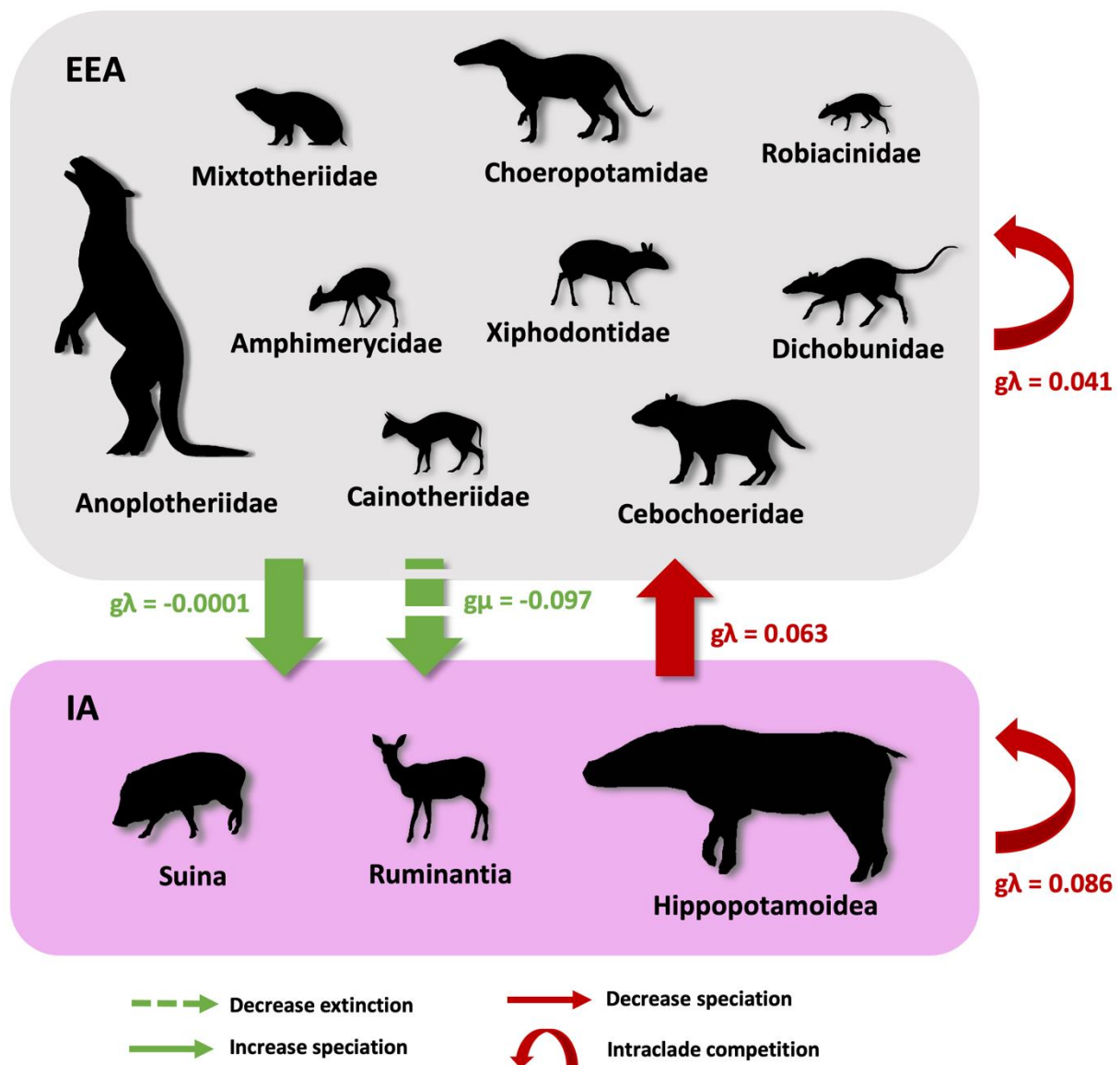


Figure 12 : Interactions entre les diversités et les taux de diversification des artiodactyles endémiques (EEA) et immigrants (IA) européens, à partir du registre fossile quercynois (Sud-Ouest, France). Estimations postérieures des paramètres (médiane) selon le modèle MCDD, avec $g\lambda$ et μ les paramètres de corrélation diversité dépendance, ces derniers étant également fournis dans les **Tableaux S1-S2**.

spéciation de base des AEE de 6%. Ceci met en évidence le rôle important des artiodactyles immigrants sur la spéciation des AEE, cette dernière n'étant ainsi pas uniquement influencée par les fluctuations environnementales (la compétition intra-clade ayant également joué un rôle). De plus, l'absence de corrélation entre les taux d'extinction des AEE et la diversité des AI (**Tableau S1**) semble suggérer que l'arrivée des espèces d'artiodactyles immigrants n'est pas le facteur responsable de l'extinction massive des AEE au moment de la TEO. Ces conclusions sont d'ailleurs bien mises en évidence par les résultats du BDCS (**Figures 8-9**), l'augmentation significative en diversité des AI précèdent largement la baisse importante en diversité des AEE pendant la crise, suggérant un remplacement passif ou opportuniste des espèces d'AI sur les espèces d'AEE (voir [Benton, 1987](#)). Au contraire, selon les résultats du MBD, la diversité des AI semble diminuer les taux d'extinction des AEE au cours du temps ($G\mu_{AEE_diversité_dependanceAI} = -0,279$; $\omega > 0,5$; **Tableau 5**). Ceci s'explique peut-être en partie par la diminution, avec l'arrivée des immigrants, de la pression de prédation sur les espèces endémiques, un phénomène déjà évoqué chez les dinosaures herbivores dans [Condamine et al. \(2021\)](#). Enfin, de manière surprenante, la diversité des AEE semble quant à elle affecter positivement la diversification des AI, avec une corrélation négative des taux de spéciation et d'extinction avec la diversité des AEE ($g\lambda_{AI_diversitéAEE} = -0,0001$, $g\mu_{AI_diversitéAEE} = -0,097$) (**Figure 12, Tableau S1**). Bien que l'impact de la diversité des AEE sur la spéciation des AI soit faible, les AEE semblent avoir cependant une influence relativement importante sur l'extinction des artiodactyles immigrants (une espèce en plus de AEE diminue de 10% l'extinction de base des AI). Ceci peut une nouvelle fois s'expliquer par le rôle structurant des espèces endémiques survivantes, déjà en place au moment de l'arrivée massive des espèces immigrantes au début de l'Oligocène inférieur. En effet, les Cainotheriidae réalisent pendant cette période une importante radiation adaptative (voir [Weppe et al., 2020a, 2021](#) et **Figures 9, S4**).

A l'échelle familiale et ordinale, les résultats du MCDD montrent des interactions complexes entre les différents groupes d'artiodactyles européens au cours du temps (**Figure 13**). Comme déjà évoqué plus haut, la diversité-dépendance intra-clade semble avoir un rôle important sur la diversification des différents groupes d'artiodactyles en Europe. Elle concerne pour la spéciation, les familles endémiques des Cainotheriidae, Amphimerycidae, Anoplotheriidae, Cebochoeridae, Dichobunidae et Xiphodontidae ($g\lambda_{Caino_diversitéCaino} = 0,190$, $g\lambda_{Amphi_diversitéAmphi} = 0,225$, $g\lambda_{Ano_diversitéAno} = 0,087$, $g\lambda_{Cebo_diversitéCebo} = 0,198$, $g\lambda_{Dicho_diversitéDicho} = 0,253$, $g\lambda_{Xipho_diversitéXipho} = 0,156$), et les ordres immigrants des Ruminantia et Suina ($g\lambda_{Rumi_diversitéRumi} = 0,181$,

$g\lambda_{\text{Suina_diversitéSuina}} = 0,242$) (Figure 13, Tableau S2). Ces groupes réalisent en effet d'importantes radiations adaptatives au cours de l'Eocène et/ou de l'Oligocène en Europe, qui ont probablement limité ensuite leur diversité spécifique. De plus, la diversité-dépendance intra-clade semble avoir également un effet sur l'extinction de certains groupes, les résultats montrant une corrélation positive des taux d'extinction des Cebochoeridae, Choeropotamidae et Ruminantia avec leur diversité au cours du temps ($g\mu_{\text{Cebo_diversitéCebo}} = 0,116$, $g\mu_{\text{Choero_diversitéChoero}} = 0,020$, $g\mu_{\text{Rumi_diversitéRumi}} = 0,013$) (Figure 13, Tableau S2). L'ensemble de ces résultats met ainsi en évidence le partitionnement important des niches écologiques occupées par les artiodactyles européens notamment à l'Eocène. Ces espèces présentaient en effet une incroyable diversité de spécialisations écologiques et morphologiques (voir partie BDCS et dans Hürzeler, 1936 ; Sudre, 1978 ; Hooker, 2007 ; Orliac et al., 2017 ; Weppe et al., 2020b, 2021) (Figure 14). En revanche, la relative homogénéité morphologique au sein des familles a probablement contraint en partie leur répartition écologique et favorisé le

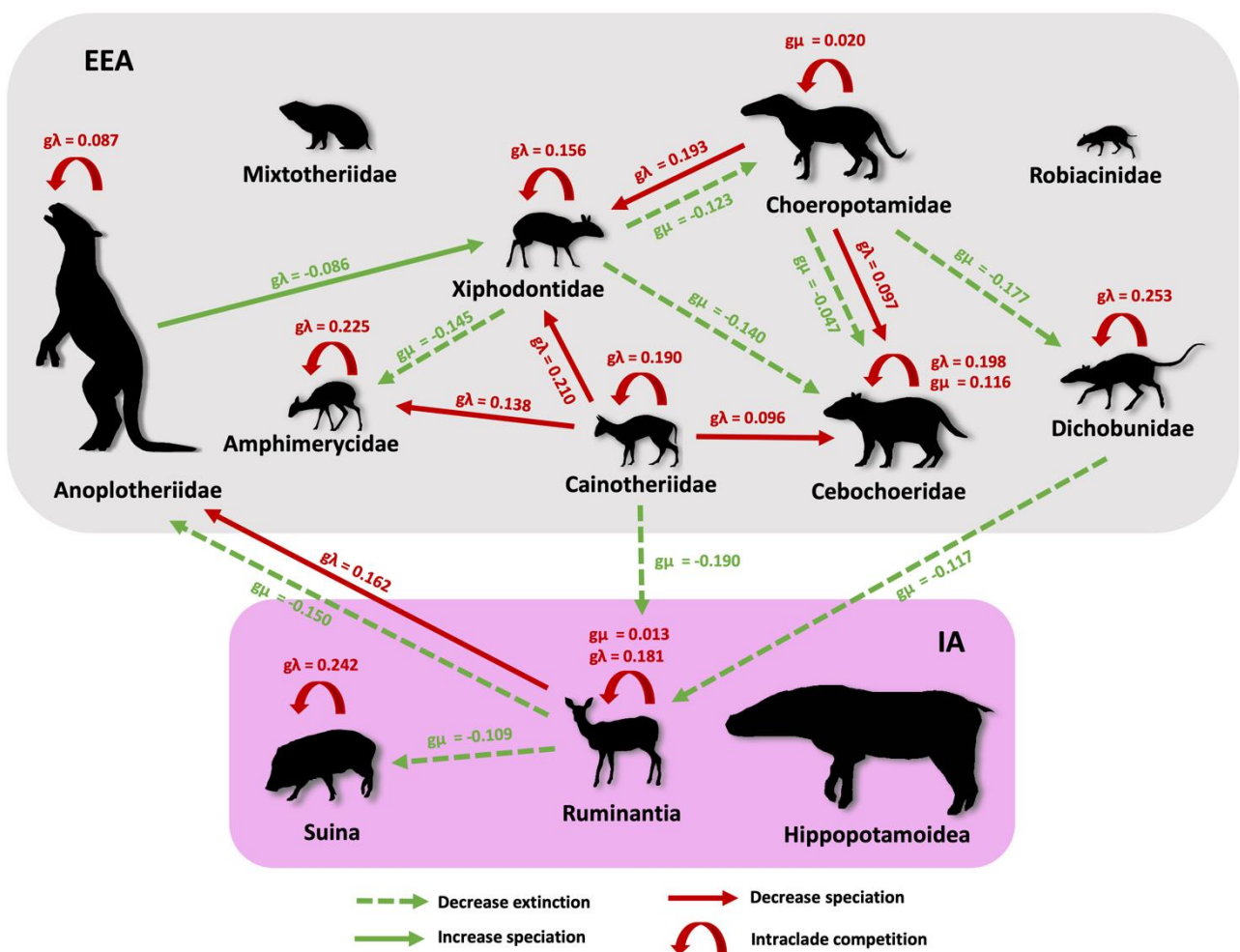


Figure 13 : Interactions entre les diversités et les taux de diversification des groupes d'artiodactyles européens, à partir du registre fossile quercynois (Sud-Ouest, France). Estimations postérieures des paramètres (médiane) selon le modèle MCDD avec $g\lambda$ et $g\mu$ les paramètres de corrélation diversité dépendance, ces derniers étant également fournis dans les Tableaux S1-S2.

processus de diversité-dépendance intra-clade [voir dans [Condamine et al. \(2019b, 2021\)](#), [Pires et al. \(2017\)](#) et également section 2.4.3 - *Évolution des caractères morphologiques de part et d'autre de la TEO*]. Les résultats des analyses MCDD soulignent également la complexité et le rôle important des interactions inter-clade sur la diversification des artiodactyles européens au cours du temps (**Figure 13**). Ils mettent tout d'abord évidence le rôle prépondérant des familles endémiques des Xiphodontidae, Choeropotamidae et Anoplotheriidae sur le maintien des autres familles au cours de l'Eocène. L'augmentation de la diversité des Xiphodontidae semble en effet diminuer les taux d'extinction des Amphimerycidae, Cebochoeridae et Choeropotamidae ($g\mu_{\text{Amphi_diversitéXipho}} = -0,145$, $g\mu_{\text{Cebo_diversitéXipho}} = -0,140$, $g\mu_{\text{Choero_diversitéXipho}} = -0,123$), tandis que l'augmentation de la diversité des Choeropotamidae semble diminuer les taux d'extinction des Dichobunidae et Cebochoeridae ($g\mu_{\text{Dicho_diversitéChoero}} = -0,177$, $g\mu_{\text{Cebo_diversitéChoero}} = -0,047$) (**Figure 13, Tableau S2**). L'impact positif de la diversité d'un clade sur l'extinction d'un autre clade (diminution de l'extinction) au cours du temps a déjà été mis en évidence chez d'autres groupes de vertébrés (Amphicyonidae sur Ursidae et Percrocutidae, [Pires et al., 2017](#) ; petits Lamniformes sur petits Carcharhiniformes, [Condamine et al., 2019b](#) ; Ankylosauridae sur Dromaeosauridae, [Condamine et al., 2021](#) ; Astrapotheria, Other Metatheria sur Sparassodonta, [Tarquini et al., 2022](#)) et peut s'expliquer chez les espèces herbivores, comme développé plus haut, par une diminution de la prédation ou par une structuration des milieux plus favorable ([Huntly, 1991](#) ; [Olf et Ritchie, 1998](#) ; [Malhi et al., 2016](#) ; [Condamine et al., 2021](#)). L'augmentation de la diversité des Anoplotheriidae semble quant à elle augmenter le taux de spéciation des Xiphodontidae ($g\lambda_{\text{Xipho_diversitéAno}} = -0,086$) (**Figure 13, Tableau S2**), et pourrait être un exemple d'influence positive de larges espèces d'herbivores sur la diversité d'autres taxons [voir mégafaune dans [Malhi et al. \(2016\)](#) et [Hyvarinen et al. \(2021\)](#)]. Les anoplothères *Diplobune secundaria* et *Anoplotherium commune* sont en effet respectivement estimés à un poids d'environ 130 et 360 kg [selon formule masse corporelle (LMRL) de [Janis, 1990](#)] et constituent les plus grandes espèces d'artiodactyles de l'Eocène en Europe. Ces résultats peuvent laisser ainsi supposer que l'impact des changements environnementaux sur la diversité des familles des Xiphodontidae, Choeropotamidae et Anoplotheriidae au moment de la TEO, a pu précipiter le déclin des autres familles endémiques européennes. Il faut cependant rester relativement prudent sur ces interprétations, les corrélations significatives pouvant s'expliquer parfois également par une réponse synchrone des clades aux changements de leur environnement ([Condamine et al., 2019b](#) ; [Pires et al., 2017](#)). Les résultats MCDD semblent également montrer que les familles des Choeropotamidae et des Cainotheriidae ont influencé

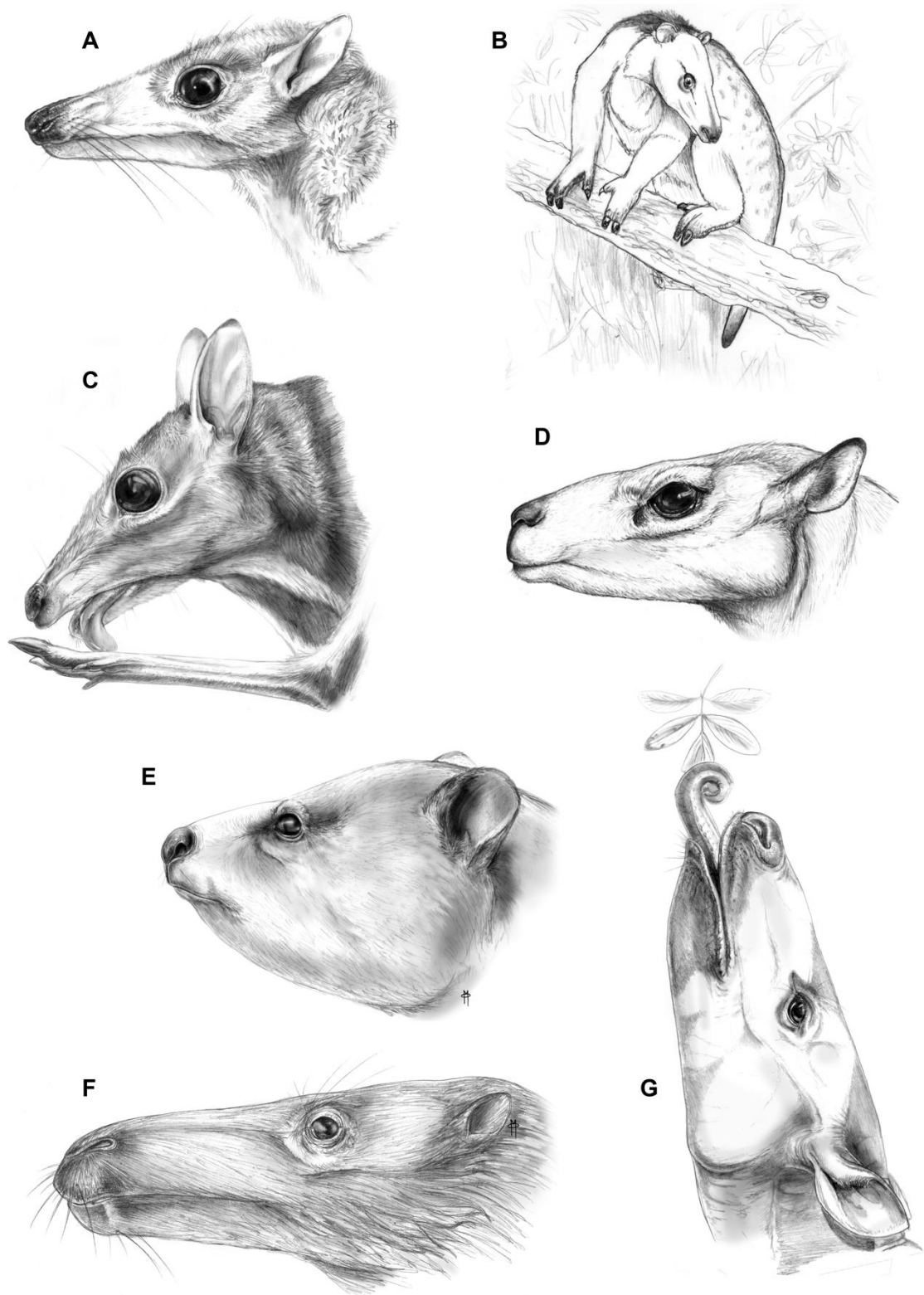


Figure 14 : Illustration de la diversité des espèces d'artiodactyles endémiques européens pendant le Paléogène en Europe occidentale. **A-** *Mouillacitherium elegans* (Dichobunidae) ; **B-** *Diplobune minor* (Anoplotheriidae) ; **C-** *Paroxacron valdense* (Cainotheriidae) ; **D-** *Dacrytherium ovinum* (Anoplotheriidae) ; **E-** *Mixtotherium cuspidatum* (Mixtotheriidae) ; **F-** *Choeropotamus depereti* (Choeropotamidae) ; **G-** *Anoplotherium commune* (Anoplotheriidae). Dessins réalisés par Maëva Orliac.

négativement la diversification des autres familles endémiques européennes. En effet, l'augmentation en diversité de ces dernières semblent diminuer les taux de spéciation des familles des Amphimerycidae, Cebochoeridae et Xiphodontidae ($g\lambda_{\text{Amphi_diversitéCaino}} = 0,138$; $g\lambda_{\text{Cebo_diversitéChoero}} = 0,097$, $g\lambda_{\text{Cebo_diversitéCaino}} = 0,096$; $g\lambda_{\text{Xipho_diversitéChoero}} = 0,193$, $g\lambda_{\text{Xipho_diversitéCaino}} = 0,210$) (**Figure 13, Tableau S2**). Ceci peut s'expliquer notamment par des niches écologiques relativement proches entre ces différentes familles, mis en évidence par la répartition des caractères mesurés dans cette étude (**Figures 15, 16**). Les Cebochoeridae semblent cependant tout de même se distinguer des autres familles endémiques par une écologie très particulière (**Figures 15, 16**), les signaux de compétition pouvant peut-être s'expliquer dans ce cas précis par une réaction synchrone des Cebochoeridae, Cainotheriidae et Choeropotamidae à leur changement d'environnement. De plus, les Cainotheriidae et Choeropotamidae (avec le genre *Tapirulus*) sont particulièrement abondants dans le registre fossile quercynois (en nombre d'individus, voir **Jeu de données S1**), et il n'est en fait pas surprenant que ces familles aient exercé une pression de sélection importante sur les autres familles endémiques européennes. Ceci est notamment bien visible entre les familles des Amphimerycidae et Cainotheriidae, où en termes d'abondance relative, la faune d'artiodactyles européens est majoritairement dominée par des restes d'Amphimerycidae pendant le début de l'Eocène supérieur, puis largement dominée ensuite par des restes de Cainotheriidae au moment de leur apparition à la fin de l'Eocène supérieur (**Jeu de données S1**). Comme développé plus haut, il semble que la diversité des AEE ait affecté positivement la diversification des AI (**Figure 13**). Cette relation est expliquée ici par une corrélation négative de la diversité des familles endémiques des Cainotheriidae et Dichobunidae avec les taux d'extinction des Ruminantia ($g\mu_{\text{Rumi_diversitéCaino}} = -0,190$; $g\mu_{\text{Rumi_diversitéDicho}} = -0,117$) (**Figure 13, Tableau S2**) suggérant que l'augmentation d'une espèce dans la diversité des Cainotheriidae et Dichobunidae, diminue respectivement le taux d'extinction de base des Ruminantia d'environ 19% et 12%. Ces résultats mettent ainsi en évidence le rôle majeur qu'ont joué ces deux familles endémiques dans l'arrivée et le succès évolutif des Ruminantia en Europe occidentale. Celles-ci, comme en témoignent leur diversité et l'incroyable abondance des restes de Cainotheriidae dans le registre fossile quercynois ([Blondel, 2005](#); [Weppe et al., 2020a, 2021](#)), ont pu en effet avoir un impact important sur la structure des écosystèmes à l'Oligocène. Il en est de même pour les Ruminantia, qui de par leur diversité importante, semble avoir influencé la diversité des Anoplotheriidae et des Suina au cours du temps ($g\lambda_{\text{Ano_diversitéRumi}} = 0,162$, $g\mu_{\text{Ano_diversitéRumi}} = -0,150$; $g\mu_{\text{Suina_diversitéRumi}} = -0,109$) (**Figure 13, Tableau S2**). Ces résultats suggèrent notamment

que la diversité des Ruminantia pourraient être un des facteurs responsables de l'extinction des Anoplotheriidae à la fin de l'Oligocène inférieur (**Figure 9, S4**). Enfin, l'absence totale de corrélation significative entre les taux de diversification des familles des Robiacinidae et Mixtotheriidae avec la diversité des autres groupes d'artiodactyles endémiques et immigrants européens (**Figure 13, Tableau S2**), peut s'expliquer par l'histoire évolutive relativement courte de ces dernières durant l'Eocène supérieur. En effet, en lien avec les résultats des analyses BDCS et MBD, ces familles s'éteignent en Europe occidentale au milieu de l'Eocène supérieur probablement en raison de changements environnementaux importants (voir aussi [Legendre, 1987a](#) ; [Falkowski et al., 2005](#); [Westerhold et al., 2020](#)) L'absence de corrélation pourrait également s'expliquer chez les Mixtotheriidae par leur écologie atypique (**Figures 14-16**), le genre *Mixtotherium* présentant de nombreuses convergences crâniennes avec les Adapidae européens (crête sagittale et barre post-orbitaire développée, orbites orientées vers l'avant) et une morphologie mandibulaire similaire à celle des Procaviidae actuels (angle mandibulaire très développé) ([Orliac et al., 2021](#)).

2.4.3 - Évolution des caractères morphologiques de part et d'autre de la TEO

Dans le but de tester l'influence de la morphologie mandibulaire et dentaire (proxy de la masse corporelle et du régime alimentaire) sur la dynamique de diversification des artiodactyles européens (AQA, AEE et AI) au cours du temps, j'ai utilisé le modèle COVAR de PyRate (voir section 2.3 – *Méthodes* et [Silvestro et al., 2014b](#)) (**Tableaux S3-S4**). Les résultats indiquent qu'aucun des caractères testés n'a un effet significatif sur les taux de spéciation et d'extinction des artiodactyles européens sur l'intervalle de temps considéré (**Tableaux S3-S4**). Ces résultats sont similaires avec ceux obtenus pour les espèces de Cainotherioidea du Quercy dans [Weppe et al. \(2021\)](#) et peuvent s'expliquer notamment par la grande disparité morphologique et écologique des espèces d'artiodactyles européens, en particulier chez les espèces endémiques (**Figures 15-16**). Chaque groupe possède en effet une histoire évolutive unique et complexe ((voir résultats BDCS, MBD et MBD), et ne doit probablement pas répondre de la même manière aux changements de leurs traits morphologiques au cours du temps (voir [Condamine et al., 2019b](#)). De plus, nos résultats mettent clairement en évidence, en analysant l'évolution des caractères au cours du temps, le partitionnement évident des niches écologiques occupées par les artiodactyles européens notamment à l'Eocène (**Figures 15-16**), ce qui aurait ainsi favorisé le processus de diversité-dépendance intra-clade (voir résultats MCDD). On constate que cette tendance est retrouvée

pour les quatre caractères continus étudiés (LMRL, HCM3, LCM3, LP3 ; **Figures 15-16**), ces derniers montrant des répartitions morphologiques très similaires entre les groupes au cours du temps. Cette diversité de formes chez les espèces endémiques diminue cependant fortement au moment des bouleversements environnementaux de la TEO (Liu et al., 2009 ; Miller et al., 2020 ; Westerhold et al., 2020), et les niches écologiques laissées vacantes sont comblées en grande partie par les nouvelles espèces d'artiodactyles immigrants en Europe. Les résultats montrent en effet que la gamme morphologique disparue des espèces endémiques est remplacée par celle des autres espèces immigrantes (**Figures 15B, 15D, 16B, 16D**), et illustre ainsi

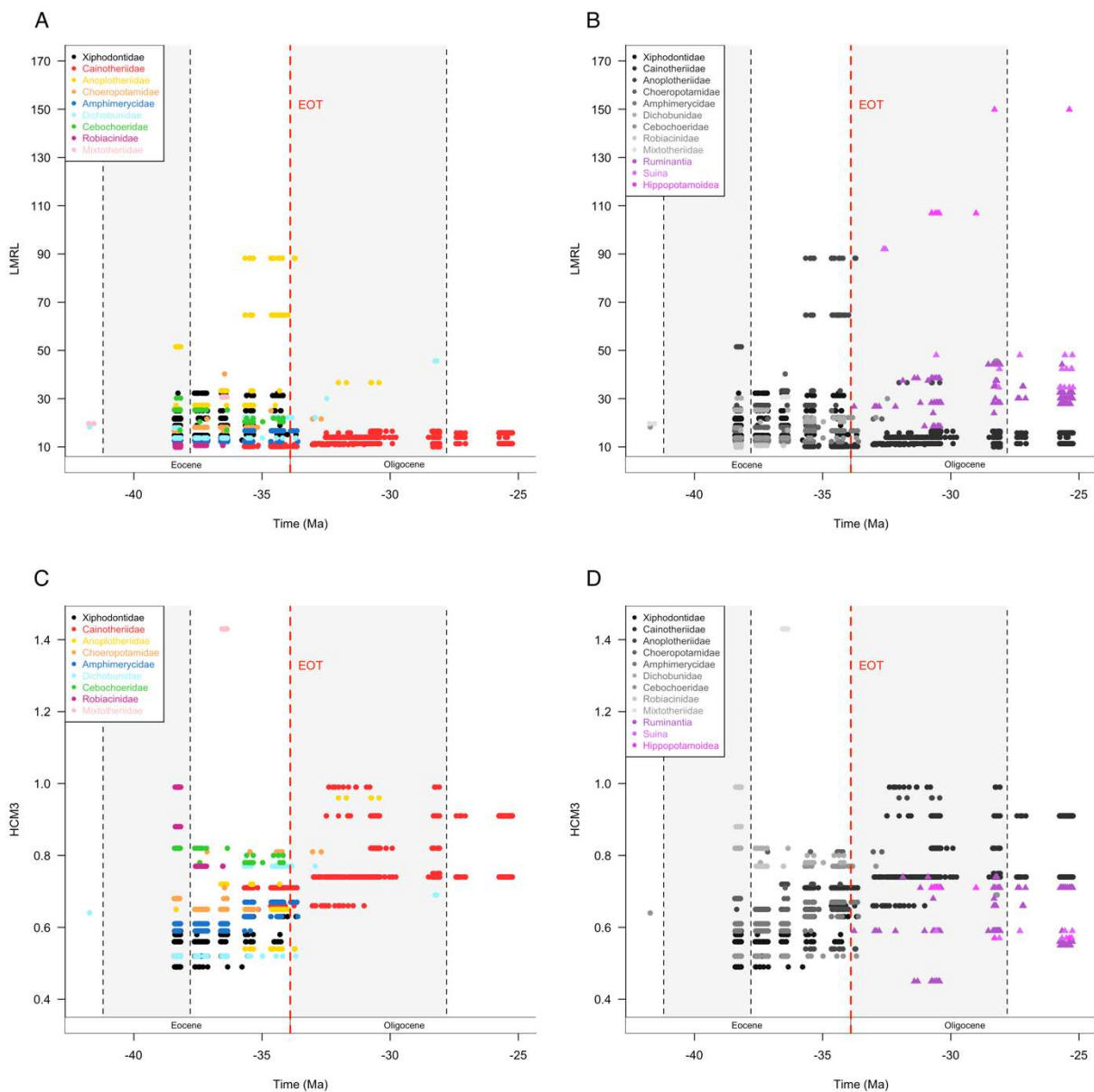


Figure 15 : Évolution des caractères mandibulaires et dentaires chez les groupes d'artiodactyles européens de part et d'autre de la transition Eocène-Oligocène (EOT). LMRL, longueur de la rangée de molaires inférieures (approximation de la masse corporelle) ; HCM3, hauteur du corpus mandibulaire au niveau de la M/3 (marqueur du régime alimentaire, gracilité/robustesse du corpus).

parfaitement les résultats précédemment obtenus par les analyses BDCS et MCDD. Il est intéressant de noter également que la crise de la TEO semble affecter l'ensemble de la gamme morphologique des artiodactyles endémiques européens et non pas seulement une en particulier (Figures 15A, 15C, 16A, 16C), ce qui souligne un peu plus le caractère global de l'extinction pendant cette crise [extinction massive, Hoyal Cuthill et al. (2020) ; Condamine et al. (2021)]. Enfin, parmi les quatre familles endémiques qui traversent la TEO (Anoplotheriidae, Cainotheriidae, Choeropotamidae, Dichobunidae ; voir BDCS), il est clair que ce sont les Cainotheriidae qui tirent le plus avantage des changements environnementaux de la transition Eocène-Oligocène. Ils connaissent en effet, en lien avec les résultats des analyses BDCS et ceux

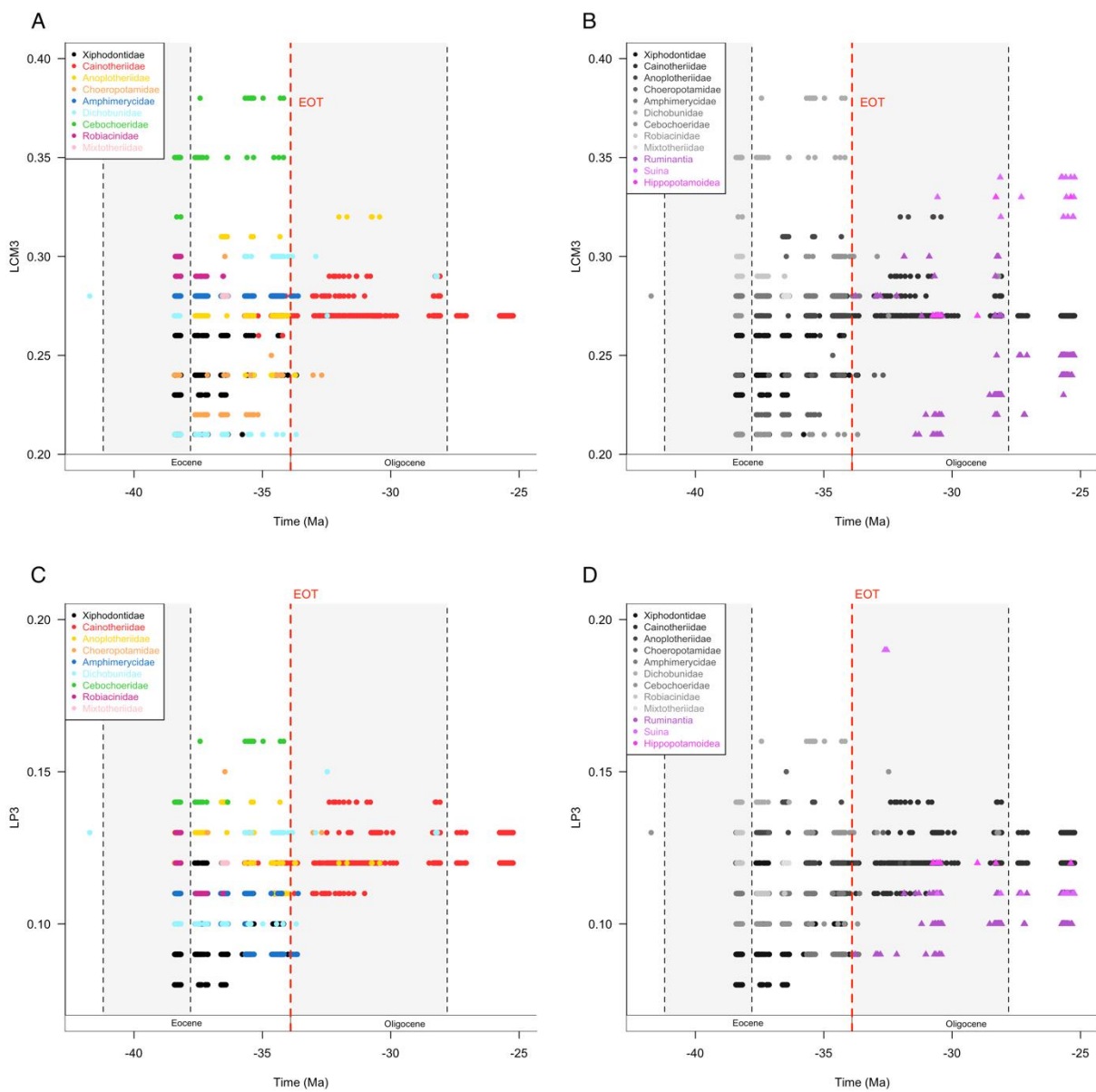


Figure 16 : Évolution des caractères mandibulaires et dentaires chez les groupes d'artiodactyles européens de part et d'autre de la transition Eocène-Oligocène (EOT). LCM3, largeur du corpus mandibulaire au niveau de la M/3 (marqueur du régime alimentaire, gracilité/robustesse du corps) ; LP3, largeur de la P/3 (marqueur du régime alimentaire, surface masticatrice).

déjà obtenus par [Weppe et al. \(2021\)](#), un incroyable succès adaptatif au cours de l'Oligocène, que ce soit en termes d'abondance ou de diversité morphologique (**Figures 15-16**). Les résultats soulignent de plus leur capacité de réponse rapide aux changements de l'environnement, avec une niche écologique suffisamment atypique pour ne pas être en compétition durant l'Oligocène avec d'autres groupes d'artiodactyles comme celui des Ruminantia (**Figures 15-16** ; voir aussi résultats MCDD). Par ces différents résultats, on peut se poser la question de pourquoi certaines espèces des familles endémiques des Anoplotheriidae, Cainotheriidae, Choeropotamidae et Dichobunidae traversent la TEO et non pas les autres. De manière surprenante, ce sont ici les espèces avec la morphologie et/ou l'écologie les plus dérivées qui vont survivre à cette crise : *Diplobune minor* (Anoplotheriidae) présente en effet des caractéristiques morphologiques proches de celles d'animal arboricole, visibles au niveau de sa scapula et de son fémur et par sa main tridactyle (**Figure 14** ; [Orliac et al. \(2017\)](#)) ; les espèces de Cainotheriidae (sélénodontes) et de Dichobunidae (bunosélénodontes) possèdent des schémas dentaires particuliers avec une large cuspidé distale supplémentaire sur les molaires supérieures comparés aux autres espèces d'artiodactyles (respectivement protocône et hypocône ; **Figure 17A, 17B**), les Cainotheriidae présentant également une cuspidé surnuméraire sur les molaires inférieures [« plan *Cainotherium* » ; [Stehlin \(1906\)](#) ; [Weppe et al. \(2020b\)](#)] ; et *Tapirulus hyracinus* (Choeropotamidae) qui présente quant à lui une morphologie dentaire bilophodonte et convergente avec les Tapiridae actuels (**Figure 17C**). Ces caractéristiques morphologiques peuvent être donc considérées ici comme des caractères « clés » ou « innovants » (voir [Hunter, 1998](#)) qui ont probablement permis la survie de ces espèces pendant et après la crise. [Hunter et Jernvall \(1995\)](#) ont notamment mis en évidence le rôle clé de l'hypocône dans l'évolution des mammifères au cours du temps, tout comme le laisse suggérer [Sudre \(1977\)](#) et [Weppe et al.](#)

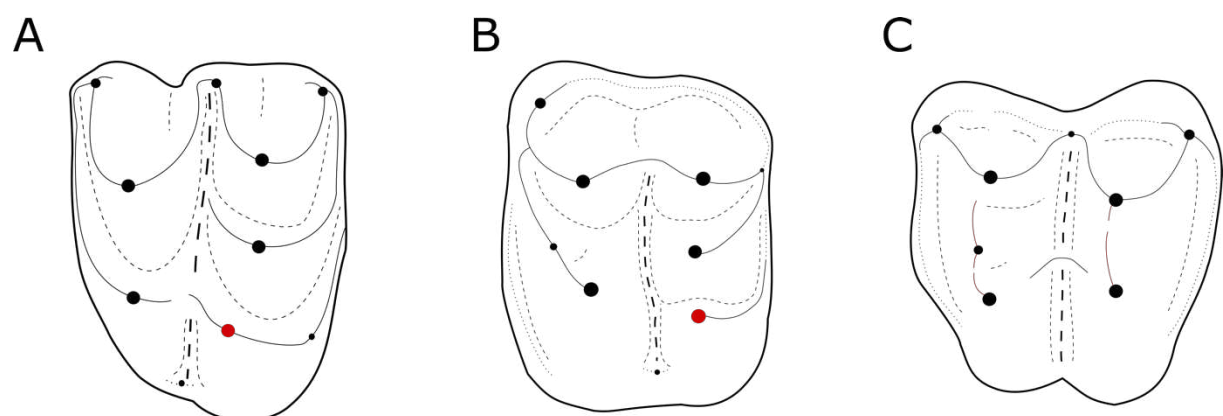


Figure 17 : Schémas morphologiques des molaires gauches supérieures de **A-** *Paroxacron valdense* (Cainotheriidae), **B-** *Dichobune leporina* (Dichobunidae), et **C-** *Tapirulus hyracinus* (Choeropotamidae). La légende est la suivante : rond plein, cuspidé ; trait plein, crête ; tiret, vallée ; tiret en gras, vallée centrale ; pointillé, cingulum. En rouge : A, protocône ; B, hypocône ; C, crêtes lophodontes.

(2020a, 2020b, 2021) sur le « plan *Cainotherium* » dans l'évolution des Cainotheriidae. L'acquisition d'une large cuspside supplémentaire permet en effet notamment d'augmenter la surface occlusale et ainsi la surface consacrée à l'écrasement des aliments (Hunter et Jernvall, 1995). Cette caractéristique a pu ainsi être sélectivement avantageuse lors de la détérioration des conditions environnementales et l'ouverture des milieux pendant la TEO. L'ensemble de ces résultats permet ainsi de caractériser le remplacement passif des espèces endémiques par les espèces immigrantes au cours de la *Grande Coupure*, et de définir un profil des espèces « victimes » et « survivantes » à la crise de la TEO.

2.5 – Conclusions

L'ensemble des résultats obtenu dans ce second chapitre permet de mieux comprendre l'histoire évolutive complexe des artiodactyles du Paléogène d'Europe occidentale. La révision systématique des occurrences fossiles des artiodactyles provenant des localités quercynaises et les nouvelles méthodes utilisées, permettent en effet de disséquer avec précision la dynamique de diversification des artiodactyles européens et de déterminer les moteurs évolutifs qui lui sont associés. Les résultats des analyses BDCS soulignent tout d'abord un peu plus la qualité exceptionnelle du registre fossile du Quercy, avec un taux de préservation estimé en moyenne à 14 occurrences par espèces par millions d'années (17 pour les genres). Ce dernier est comparable à celui retrouvé pour les espèces de Cainotherioidea du Quercy, obtenu dans les résultats du premier chapitre. Les résultats montrent également une diversification nette des artiodactyles européens complexe au cours du temps, avec plusieurs phases d'extinction et de spéciation qui se sont succédées. Parmi les événements majeurs, on peut retenir notamment la phase d'extinction massive au moment de la transition Eocène-Oligocène, avec la disparition de plus de 80% des espèces d'artiodactyles européens, ou encore les importants événements de spéciation au début l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur, bien qu'il soit difficile de distinguer pour ce dernier l'évènement de spéciation de l'évènement d'immigration. Deux histoires évolutives distinctes semblent ainsi se distinguer de part et d'autre de la crise de la TEO marquant le renouvellement majeur de la *Grande Coupure*, avec une faune d'artiodactyles de l'Eocène composée exclusivement d'espèces endémiques et qui connaît une véritable explosion de sa diversité avec plus d'une vingtaine d'espèces qui coexistent pendant tout l'Eocène supérieur, comparable aux paléosavanes ou savanes africaines actuelles ; et une faune d'artiodactyles de l'Oligocène composée à la fois d'espèces endémiques survivantes et

d'espèces immigrantes, et qui atteint aussi jusqu'à une vingtaine d'espèces à la fin de l'Oligocène inférieur.

Différentes approches ont été ensuite utilisées pour essayer de déterminer les moteurs évolutifs associés à la diversification des artiodactyles européens. Les analyses ADE ont permis tout d'abord de caractériser le comportement des faunes d'artiodactyles de part et d'autre de la crise de la TEO. Les résultats au niveau spécifique mettent en effet en évidence, que la faune d'artiodactyles de l'Eocène présente une probabilité d'extinction plus importante pour les espèces jeunes que pour les espèces anciennes, tandis que pour la faune d'artiodactyles de l'Oligocène, les espèces jeunes et anciennes semblent avoir la même probabilité de s'éteindre. La longévité des espèces entre les deux faunes est également très différente, avec une longévité des espèces de l'Eocène largement inférieure à celle des espèces de l'Oligocène (1,5 Ma contre 3,2 Ma). Ces résultats soulignent ainsi les différences de caractéristiques des milieux et des espèces qui composent ces faunes. En effet, l'environnement plus propice et plus stable des régions tropicales de l'Eocène permettrait un taux d'apparition des espèces plus important, mais celles-ci auraient du mal à s'installer face à des espèces anciennes déjà bien en place ; tandis que les espèces cosmopolites et continentales de l'Oligocène seraient dans des conditions plus instables avec un taux d'extinction plus important, mais qui permettraient aux espèces jeunes d'être sous une pression de sélection moins importante par les espèces anciennes. De plus, les espèces Oligocènes seraient probablement plus tolérantes aux changements de condition du milieu, contrairement aux espèces endémiques, qui lors des changements environnementaux de la TEO, ont libéré les niches écologiques et vraisemblablement permis aux nouvelles espèces de l'Oligocène de s'installer avec un risque d'extinction moins fort. Les analyses MBD ont permis ensuite d'estimer l'impact des variations environnementales sur les taux de spéciation et d'extinction des artiodactyles européens. Parmi elles, les fluctuations de la température, de la fragmentation continentale, du niveau marin et du carbone organique semblent avoir eu une influence importante. Au niveau spécifique, on constate que la quasi-totalité des corrélations avec les variables abiotiques au cours du temps est imputée à la dynamique de diversité des artiodactyles endémiques, aucune ne semblant affecter significativement la diversité des artiodactyles immigrants au cours du temps. Ces résultats soulignent ainsi une nouvelle fois la sensibilité des espèces d'artiodactyles endémiques aux variations de leur environnement, et d'autant plus pendant des périodes de changements importants des conditions du milieu, notamment au milieu de l'Eocène supérieur et au moment de la TEO. Les résultats obtenus au niveau générique corroborent ces conclusions, mais diffèrent néanmoins par un effet global des variables abiotiques moins important sur la diversité. Ces différences peuvent s'expliquer

notamment par une sensibilité moindre des genres à de faibles changements abiotiques et sur des courtes périodes de temps. Les analyses MCDD ont permis quant à elles d'estimer l'effet de la diversité-dépendance sur la diversification des artiodactyles européens au cours du temps. Les résultats mettent tout d'abord en évidence le rôle marquant de la diversité-dépendance intra-clade dans la diversification des groupes d'artiodactyles en Europe, soulignant notamment le partitionnement important des niches écologiques occupées par les artiodactyles endémiques au cours de l'Eocène. Les résultats soulignent également la complexité et le rôle majeur des interactions inter-clade sur la diversification des artiodactyles européens. Ils mettent tout d'abord en évidence le rôle prépondérant des familles endémiques des Xiphodontidae, Choeropotamidae et Anoplotheriidae sur le maintien des autres familles endémiques au cours de l'Eocène, s'expliquant probablement par un impact positif de leur diversité sur la prédation ou sur la structuration des milieux. Les résultats montrent cependant que les familles des Choeropotamidae et Cainotheriidae ont influencé négativement la diversification des autres familles endémiques européennes, notamment en raison de leur grande abondance dans le registre fossile quercynois et par le partage de niches écologiques relativement proches. Les résultats du MCDD montrent également que la diversité des artiodactyles immigrants a influencé significativement la diversification des artiodactyles endémiques, en diminuant notamment leurs taux de spéciation au cours de l'Oligocène. Cependant, l'absence de corrélation entre les taux d'extinction des AEE et la diversité des AI semble suggérer que l'arrivée des espèces d'artiodactyles immigrants n'est pas le facteur responsable de l'extinction massive des taxons endémiques au moment de la TEO, leur diversité semblant au contraire diminuer les taux d'extinction des AEE au cours du temps. De manière surprenante, la diversité des AEE semble quant à elle affecter positivement la diversification des AI, avec notamment une corrélation négative de la diversité des familles endémiques des Cainotheriidae et Dichobunidae avec les taux d'extinction des Ruminantia. Il est en effet probable, par leur abondance et leur diversité, que ces deux familles endémiques aient pu avoir un impact important sur la structure des écosystèmes durant l'Oligocène, et ainsi pu faciliter l'arrivée et le succès évolutif des Ruminantia en Europe occidentale. Enfin, les analyses COVAR ont permis de tester l'influence de la morphologie mandibulaire et dentaire sur la diversification des artiodactyles européens au cours du temps. Cependant, les résultats indiquent qu'aucun des caractères testés n'a un effet significatif sur les taux de spéciation et d'extinction des artiodactyles en Europe, s'expliquant notamment par la disparité morphologique et écologique importante de ces derniers, en particulier chez les espèces endémiques. Cette disparité est en effet clairement mise en évidence en regardant l'évolution des caractères au cours du temps,

mais diminue fortement chez les espèces endémiques au moment des changements environnementaux de la TEO. Les niches écologiques laissées vacantes sont ensuite comblées en grande partie par les nouvelles espèces d'artiodactyles immigrants en Europe, mais également par d'autres espèces de familles endémiques européennes et en particulier celle des Cainotheriidae. Les résultats montrent en effet que cette famille connaît un important succès adaptatif au cours de l'Oligocène, que ce soit en termes d'abondance ou de diversité morphologique. La morphologie et/ou l'écologie très dérivées des espèces de Cainotheriidae, tout comme celles des Anoplotheriidae, Choeropotamidae et Dichobunidae, ont probablement joué un rôle clé dans leur survie pendant et après la crise de la TEO.

2.6 – Limites et perspectives

Le travail réalisé dans cette partie repose exclusivement sur le matériel fossile des phosphorites du Quercy. Cette zone fossilifère, comme déjà développé à plusieurs reprises, donne accès à un registre fossile sans précédent et sur un intervalle de temps continu allant du début l'Eocène supérieur à la fin de l'Oligocène supérieur (Escarguel et al., 2008). L'accent mis sur ce registre fossile exceptionnel permet ainsi de se concentrer sur une zone géographique restreinte et de réduire le nombre d'effets confondants, comme les différences de préservation, de conditions climatiques et d'interactions biologiques entre les régions, notamment en Europe (Legendre, 1987a ; Baciú et Hartenberger, 2001 ; Badiola et al., 2009 ; Kvaček et al., 2014 ; Pound et Salzmann, 2017 ; Licht et al., 2022). Cependant, cette approche biaise de manière certaine les connaissances sur la diversité des artiodactyles à l'échelle européenne. En effet, bien que le Quercy représente un échantillon détaillé de la diversité passée en Europe occidentale, de nombreux autres sites [provenant de Mormont (Enteroches, Eclépens) en Suisse (Eocène supérieur ; Hooker et Weidmann, 2000) ; de la formation d'Headon Hill dans le Sud de l'Angleterre (fin Eocène ; Hooker et Thomas, 2001) ; de la formation de Bohnerz (Frohnstetten) dans le Sud de l'Allemagne (fin Eocène, début Oligocène ; Hooker et Thomas, 2001) ; de la formation de Borgloon (Hoogbutsel, Hoeleden) en Belgique (début Oligocène ; Smith et al. (2003) ; de Robiac, Fons et La Débruge dans le Sud de la France (fin Eocène moyen, début Eocène supérieur ; Gervais, 1852 ; Sudre, 1969, 1973, 1978) ; ou encore du bassin parisien (Eocène, Oligocène ; Stehlin, 1908, 1909, 1910)], documentent également des espèces qui ne sont pas référencées dans le registre fossile quercynois. Des différences sont aussi observées au sein du même des phosphorites du Quercy, avec des espèces uniquement décrites

et/ou documentées à partir des anciennes collections (ACQ) et donc sans référencement stratigraphique [e.g. *Anoplotherium laurillardii* (Anoplotheriidae) [Pomel, 1851](#) ; *Diplobune quercyi* (Anoplotheriidae) [Filhol, 1877](#) ; *Entelodon deguilhemi* (Entelodontidae) [Repelin, 1918](#); *Mixtotherium quercyi* (Mixtotheriidae) [Filhol, 1884](#) ; *Thaumastognathus quercyi* (Choeropotamidae) [Filhol, 1890](#)]. Il serait ainsi très intéressant d'étendre cette étude à l'échelle de l'Europe occidentale (comme dans [Blondel, 2001](#)), afin de compléter au mieux la liste des occurrences des espèces d'artiodactyles fossiles du Paléogène. Ceci impliquerait cependant une vaste révision systématique des occurrences fossiles au préalable. De plus, il serait également intéressant de comparer la dynamique de diversité observée en Europe occidentale avec celle de l'Europe orientale. Comme précédemment développé dans l'introduction générale, la *Grande Coupure* en Europe est un événement complexe avec des histoires biogéographiques différentes ([Legendre, 1987b](#) ; [Baciu et Hartenberger, 2001](#) ; [Kocsis et al., 2014](#) ; [Kaya et al., 2019](#) ; [Licht et al., 2022](#)). Contrairement à l'Europe occidentale, les phases d'immigrations des espèces venues d'Asie en Europe orientale précèdent largement les événements d'extinctions de la transition Eocène-Oligocène ([Legendre, 1987b](#) ; [Baciu et Hartenberger, 2001](#) ; [Mennecart et al., 2018, 2021](#) ; [Licht et al., 2022](#)). Les interactions entre la faune d'espèces immigrantes et la faune européenne déjà en place seraient ainsi fondamentalement différentes de celles observées en Europe occidentale, et il est probable que la faune immigrante ait exercé une pression de sélection relativement importante. Enfin, la description récente d'une nouvelle province biogéographique en Europe nommée « *Balkanatolia* » par [Licht et al. \(2022\)](#) complexifie encore un peu plus notre compréhension de l'histoire biogéographique de l'Europe au Paléogène et ainsi celle des faunes qui y sont associées.

Enfin, certaines limites sur les méthodes utilisées doivent également être évoquées dans cette étude. Elles se focalisent tout d'abord sur le choix des facteurs de diversification, avec une majorité des variables abiotiques étant compilées à l'échelle globale et non locale. Des différences importantes des conditions du milieu peuvent en effet être présentes en fonction des régions du globe, et ainsi impacter de manière significative la diversité (mis en évidence notamment dans cette étude avec les analyses MBD, cf. [Weppe et al. 2021](#) sur les limites du modèle MBD). Cependant, le nombre de variables abiotiques focalisées à l'échelle européenne est faible (température, précipitation ; [Mosbrugger et al., 2005](#)) et restent beaucoup moins bien documentées que pour des variables abiotiques à grande échelle. Une autre limite concerne également la méthode de datation des localités fossilifères quercynaises, qui repose sur l'approche de [Legendre et Lévêque \(1997\)](#) et qui consiste à estimer l'âge d'une localité à partir de la faune qui la compose (méthodes des âges numériques) et de recalibrer l'âge obtenu par la

magnétostratigraphie. Cette méthode permet ainsi de corriger certains problèmes de datation, notamment autour de la limite Eocène-Oligocène pour les localités quercynaises (voir [Escarguel et al., 1997](#) ; [Weppe et al., 2021](#)), mais reste tout de même beaucoup moins satisfaisante que les méthodes de datation par âge absolu classiques, étant complètement indépendantes de la faune fossile associée. Cependant, l'histoire complexe de la remobilisation des phosphates et l'absence de contexte stratigraphique (réseau karstique) et de traces de volcanismes notamment dans la région quercynaise, ne permet pas d'appliquer ces méthodes de datation pour les localités fossilifères étudiées. L'approche de [Legendre et Lévêque \(1997\)](#) reste ainsi pour le moment la méthode de datation la plus adaptée, mais il faut rester relativement prudent quant au potentiel impact de cette dernière sur les résultats des analyses de diversité.

Bibliographies

- Aguilar, J.-P., S. Legendre, et J. Michaux. 1997. Actes Du Congrès BiochroM'97, Sur La "Biochronologie Mammalienne Du Cénozoïque En Europe et Domaines Reliés" (J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.)). Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 1–818 pp.
- Akhmetiev, M. A., et V. N. Beniamovski. 2009. Paleogene floral assemblages around epicontinental seas and straits in Northern Central Eurasia: Proxies for climatic and paleogeographic evolution. *Geologica Acta* 7:297–309.
- Astre, G. 1934. Un Suidé des marnes ludiennes de Pont d'Assou. *Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 66:197–204.
- Baciu, C., et J.-L. Hartenberger. 2001. Un exemple de corrélation marin–continental dans le Priabonien de Roumanie. Remarques sur la Grande Coupure. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 333:441–446.
- Badiola, A., L. Checa, M. A. Cuesta, R. Quer, J. J. Hooker, et H. Astibia. 2009. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta* 7:243–258.
- Benton, M. J. 1987. Progress and competition in macroevolution. *Biological Reviews* 62:305–338.
- Benton, M. J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science* 323:728–732.
- Berggren, W. A., D. V. Kent, C. C. Swisher, et M. P. Aubry. 1995. A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. 129–212 pp.
- Berglund, H., J. Järemo, et G. Bengtsson. 2009. Endemism Predicts Intrinsic Vulnerability to Nonindigenous Species on Islands. *The American Naturalist* 174:94–101.
- Blondel, C. 2001. The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168:125–139.
- Blondel, C. 2005. New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144:145–166.
- Boschman, L. M., et F. L. Condamine. 2022. Mountain radiations are not only rapid and recent: Ancient diversification of South American frog and lizard families related to Paleogene Andean orogeny and Cenozoic climate variations. *Global and Planetary Change* 208:103704.
- Brunet, M. 1974. Les Entelodontes des Phosphorites du Quercy. *Paleovertebrata* 6:87–108.
- Brunet, M., et J. Sudre. 1980. Deux nouveaux Dichobunidés (Artiodactyla, Mammalia) de l'Oligocène inférieur d'Europe. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 83:121–143.
- Brunet, M., et J. Sudre. 1987. Evolution et systematique du genre *Lophiomeryx* Pomel 1853 (Mammalia,

- Artiodactyla). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:225–242.
- Cantalapiedra, J. L., R. G. FitzJohn, T. S. Kuhn, M. H. Fernández, D. DeMiguel, B. Azanza, J. Morales, et A. Ø. Mooers. 2014. Dietary innovations spurred the diversification of ruminants during the Cenozoic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20132746.
- Cantalapiedra, J. L., M. Hernández Fernández, B. Azanza, et J. Morales. 2015. Congruent phylogenetic and fossil signatures of mammalian diversification dynamics driven by Tertiary abiotic change. *Evolution* 69:2941–2953.
- Cantalapiedra, J. L., M. S. Domingo, et L. Domingo. 2018. Multi-scale interplays of biotic and abiotic drivers shape mammalian sub-continental diversity over millions of years. *Scientific Reports* 8:1–8.
- Cavagnetto, C., et P. Anadón. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92:281–305.
- Codron, D., R. R. Hofmann, et M. Clauss. 2019. Morphological and Physiological Adaptations for Browsing and Grazing; pp. 81–125 in I. J. Gordon et H. T. Prins (eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing II*. vol. 239. Springer, Cham.
- Condamine, F. L., J. Rolland, et H. Morlon. 2019a. Assessing the causes of diversification slowdowns: temperature-dependent and diversity-dependent models receive equivalent support. *Ecology Letters* 22:1900–1912.
- Condamine, F. L., J. Romieu, et G. Guinot. 2019b. Climate Cooling and Clade Competition Likely Drove the Decline of Lamniform Sharks. 20584–20590 pp.
- Condamine, F. L., G. Guinot, M. J. Benton, et P. J. Currie. 2021. Dinosaur biodiversity declined well before the asteroid impact, influenced by ecological and environmental pressures. *Nature Communications* 12.
- Costeur, L., et S. Legendre. 2008. Spatial and temporal variation in European Neogene large mammals diversity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261:127–144.
- Coxall, H. K., et P. N. Pearson. 2007. The Eocene-Oligocene Transition; pp. 351–387 in M. Williams, A. M. Haywood, F. J. Gregory, et D. N. Schmidt (eds.), *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies*. The Geological Society, London.
- Dubost, G. 1979. The size of African forest artiodactyls as determined by the vegetation structure. *African Journal of Ecology* 17:1–17.
- Dynesius, M., et R. Jansson. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:9115–9120.
- Erfurt, J., et G. Métais. 2007. Endemic European Paleogene artiodactyls: Cebochoeridae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Cainotheriidae, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, and

- Amphimerycidae; pp. 59–84 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Escarguel, G., B. Marandat, et S. Legendre. 1997. Sur l'âge Numérique des Faunes de Mammifères du Paléogène d'Europe Occidentale, en particulier celle de l'Éocène Inférieur et Moyen; pp. 443–460 in J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.), *Actes du congrès BiochroM'97, sur la "Biochronologie Mammalienne du Cénozoïque en Europe et Domaines reliés"*. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Escarguel, G., et S. Legendre. 2006. New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Strata* 13:245–273.
- Escarguel, G., S. Legendre, et B. Sigé. 2008. Unearthing deep-time biodiversity changes: The Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Comptes Rendus - Geoscience* 340:602–614.
- Falkowski, P. G., M. E. Katz, A. J. Milligan, K. Fennel, B. S. Cramer, M. P. Aubry, R. A. Berner, M. J. Novacek, et W. M. Zapol. 2005. The Rise of Oxygen over the Past 205 Million Years and the Evolution of Large Placental Mammals. *Science* 309:2202–2204.
- Figueirido, B., C. M. Janis, J. A. Pérez-Claros, M. De Renzi, et P. Palmqvist. 2012. Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109:722–727.
- Filhol, H. 1877. *Recherches Sur Les Phosphorites Du Quercy: Étude Des Fossiles Qu'on y Rencontre et Spécialement Des Mammifères* (G. Masson (ed.)). Paris, 561 pp.
- Filhol, H. 1884. *Descriptions de Quelques Mammifères Fossiles Des Phosphorites Du Quercy*. Imprimerie Viaelle et Cie, Toulouse, 43 pp.
- Filhol, H. 1890. Description d'un nouveau genre de mammifères. *Bulletin de La Société Philomathique de Paris* 2:34–38.
- Finarelli, J. A., et C. Badgley. 2010. Diversity dynamics of Miocene mammals in relation to the history of tectonism and climate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:2721–2726.
- Finnegan, S., J. L. Payne, et S. C. Wang. 2008. The Red Queen revisited: reevaluating the age selectivity of Phanerozoic marine genus extinctions. *Paleobiology* 34:318–341.
- Foster, G. L., D. L. Royer, et D. J. Lunt. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications* 8:1–8.
- Gervais, P. 1852. *Zoologie et Paléontologie Françaises (Animaux Vertébrés) Ou Nouvelles Recherches Sur Les Animaux Vivants et Fossiles de La France*. Arthus Bertrand, Paris, 271 pp.
- Ghezzi, E., et L. Giusberti. 2016. New insights on *Anthracotherium Monsvialense* de Zigno, 1888 (Mammalia, Cetartiodactyla) from the lower Oligocene of Monteviale (Vicenza, Northeastern Italy). *Rivista Italiana Di Paleontologia e Stratigrafia* 122:119–140.

- Gilinsky, N. L., et R. K. Bambach. 1987. Asymmetrical patterns of origination and extinction in higher taxa. *Paleobiology* 13:427–445.
- Ginsburg, L. 1974. Les Tayassuidés des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata* 6:55–85.
- Hagen, O., T. Andermann, T. B. Quental, A. Antonelli, et D. Silvestro. 2018. Estimating Age-Dependent Extinction: Contrasting Evidence from Fossils and Phylogenies. *Systematic Biology* 67:458–474.
- Hansen, J., M. Sato, G. Russell, et P. Kharecha. 2013. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 371.
- Hooker, J. J., et M. Weidmann. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland: systematic revision and resolutions of dating problems. *Kommission Der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen* 120:1–143.
- Hooker, J. J., et K. M. Thomas. 2001. A new species of Amphirhagatherium (Choeropotamidae, Artiodactyla, Mammalia) from the late eocene Headeon Hill formation of Southern England and phylogeny of endemic European “Anthracotherioids.” *Palaeontology* 44:827–853.
- Hooker, J. J. 2007. Bipedal browsing adaptations of the unusual Late Eocene–earliest Oligocene tylopod Anoplotherium (Artiodactyla, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 151:609–659.
- Hopcraft, J. G. C., H. Olf, et A. R. E. Sinclair. 2010. Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25:119–128.
- Hoyal Cuthill, J. F., N. Guttenberg, et G. E. Budd. 2020. Impacts of speciation and extinction measured by an evolutionary decay clock. *Nature* 588:636–641.
- Huestis, S. P., et G. D. Acton. 1997. On the construction of geomagnetic timescales from non-prejudicial treatment of magnetic anomaly data from multiple ridges. *Geophysical Journal International* 129:176–182.
- Hunter, J. P., et J. Jernvall. 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92:10718–10722.
- Hunter, J. P. 1998. Key innovations and the ecology of macroevolution. *Trends in Ecology & Evolution* 13:31–36.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477–503.
- Hürzeler, J. 1936. Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 58–59:1–111.
- Hyvarinen, O., M. Te Beest, E. le Roux, G. Kerley, E. de Groot, R. Vinita, et J. P. G. M. Cromsigt. 2021. Megaherbivore impacts on ecosystem and Earth system functioning: the current state of the science. *Ecography* 44:1579–1594.
- Jablonski, D., R. Kaustuv, et J. W. Valentine. 2006. Out of the Tropics : Evolutionary Diversity

- Gradient. *Science* 314:102–106.
- Janis, C. M. 1987. Grades et Clades in Hornless Ruminant Evolution : The Reality of the Gelocidae and the Systematic Position of Lophiomeryx and Bachitherium. *The Society of Vertebrate Paleontology* 7:200–216.
- Janis, C. M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of macropodoids and ungulates. *Memoirs - Queensland Museum* 28:349–366.
- Janis, C. M. 1993. Tertiary Mammal Evolution in the Context of Changing Climates, Vegetation, and Tectonic Events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:467–500.
- Jobbágy, E. G., et R. B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10:423–436.
- Kaya, M. Y., G. Dupont-Nivet, J. Proust, P. Roperch, L. Bougeois, N. Meijer, J. Frieling, C. Fioroni, S. Özkan Altner, E. Vardar, N. Barbolini, M. Stoica, J. Aminov, M. Mamtimin, et G. Zhaojie. 2019. Paleogene evolution and demise of the proto-Paratethys Sea in Central Asia (Tarim and Tajik basins): Role of intensified tectonic activity at ca. 41 Ma. *Basin Research* 31:461–486.
- Knobloch, E., Z. Kvaček, Č. Bůžek, D. H. Mai, et D. J. Batten. 1993. Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 78:41–54.
- Kocsis, L., P. Ozsvárt, D. Becker, R. Ziegler, L. Scherler, et V. Codrea. 2014. Orogeny forced terrestrial climate variation during the late Eocene-early Oligocene in Europe. *Geology* 42:727–730.
- Kohn, M. J., et T. J. Fremd. 2008. Miocene tectonics and climate forcing of biodiversity, western United States. *Geology* 36:783–786.
- Kvaček, Z., V. Teodoridis, K. Mach, T. Příkryl, et Z. Dvořák. 2014. Tracing the Eocene–Oligocene transition: a case study from North Bohemia. *Bulletin of Geosciences* 89:1411.
- Lazagabaster, I. A., J. Rowan, J. M. Kamilar, et K. E. Reed. 2016. Evolution of Craniodental Correlates of Diet in African Bovidae. *Journal of Mammalian Evolution* 23:385–396.
- Leclerc, C., F. Curchamp, et C. Bellard. 2020. Future climate change vulnerability of endemic island mammals. *Nature Communications* 11:4943.
- Legendre, S. 1987a. Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène : structures et milieux. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:301–312.
- Legendre, S. 1987b. Les immigrations de la “Grande Coupure” sont-elles contemporaines en Europe occidentale ? *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:141–148.
- Legendre, S., J. Y. Crochet, M. Godinot, J. L. Hartenberger, B. Marandat, J. A. Remy, B. Sige, J. Sudre, et M. Vianey-Liaud. 1991. Evolution de la diversité des faunes de Mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP 11 à MP 30). *Bulletin de La Société Géologique de France* 162:867–874.
- Legendre, S., et J. L. Hartenberger. 1992. Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene; pp. 516–528 in D. R. Prothero et W. Berggren (eds.), *Eocene/Oligocene climatic*

- and biotic evolution. Princeton University Press.
- Legendre, S., et B. Bachelet. 1993. The numerical ages: A new method of datation applied to Paleogene mammalian localities from Southern France. *Newsletters on Stratigraphy* 29:137–158.
- Legendre, S., et F. Lévêque. 1997. Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale: vers une intégration à l'échelle globale; pp. 461–473 in J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.), *Actes du congrès Biochrom'97, sur la "Biochronologie Mammalienne du Cénozoïque en Europe et Domaines reliés"*. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Lehtonen, S., D. Silvestro, D. N. Karger, C. Scotese, H. Tuomisto, M. Kessler, C. Peña, N. Wahlberg, et A. Antonelli. 2017. Environmentally driven extinction and opportunistic origination explain fern diversification patterns. *Scientific Reports* 7:1–12.
- Lévêque, F. 1992. Confrontation Des Données Biochronologiques et Magnétostratigraphiques Dans Les Gisements Continentaux Du Paléogène Européen. Etalonnage Temporel de l'échelle Biochronologique Mammalienne. Unpublished PhD, Montpellier, 249 pp.
- Lévêque, F. 1993. Correlating the Eocene Oligocene mammalian biochronological scale from SW Europe with the marine magnetic anomaly sequence. *Journal of the Geological Society* 150:661–664.
- Licht, A., G. Métais, P. Coster, D. İbilioglu, F. Oçakoğlu, J. Westerweel, M. Mueller, C. Campbell, S. Mattingly, M. C. Wood, et K. C. Beard. 2022. Balkanatolia: The insular mammalian biogeographic province that partly paved the way to the Grande Coupure. *Earth-Science Reviews* 226:103929.
- Liebrand, D., A. T. M. De Bakker, H. M. Beddow, P. A. Wilson, S. M. Bohaty, G. Ruessink, H. Pälike, S. J. Batenburg, F. J. Hilgen, D. A. Hodell, C. E. Huck, D. Kroon, I. Raffi, M. J. M. Saes, A. E. Van Dijk, et L. J. Lourens. 2017. Evolution of the early Antarctic ice ages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114:3867–3872.
- Lim, J. Y., et C. R. Marshall. 2017. The true tempo of evolutionary radiation and decline revealed on the Hawaiian archipelago. *Nature* 543:710–713.
- Liow, L. H., T. Reitan, et P. G. Harnik. 2015. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night. *Ecology Letters* 18:1030–1039.
- Liu, Z., M. Pagani, D. Zinniker, R. M. Deconto, M. Huber, H. Brinkhuis, S. R. Shah, R. M. Leckie, et A. Pearson. 2009. Eocene-Oligocene Climate Transition. *Science (New York, N.Y.)* 323:1187–1190.
- Malhi, Y., C. E. Doughty, M. Galetti, F. A. Smith, J.-C. Svenning, et J. W. Terborgh. 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:838–846.
- Marx, F. G., et M. D. Uhen. 2010. Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic Drivers of the Evolution of Modern Whales. *Science* 327:993–996.
- Maugoust, J. 2020. ULT: Useful Little Things.

- Mayhew, P. J., M. A. Bell, T. G. Benton, et A. J. McGowan. 2012. Biodiversity tracks temperature over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:15141–15145.
- Mendoza, M., C. M. Janis, et P. Palmqvist. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: A multivariate approach. *Journal of Zoology* 258:223–246.
- Mennecart, B., D. Becker, et J.-P. Berger. 2011. *Iberomeryx minor* (Mammalia, Artiodactyla) from the Early Oligocene of Souce (Canton Jura, NW Switzerland): systematics and palaeodiet. *Swiss Journal of Geosciences* 104:115–132.
- Mennecart, B., D. Geraads, N. Spassov, et I. Zagorchev. 2018. Discovery of the oldest European ruminant in the late Eocene of Bulgaria: Did tectonics influence the diachronic development of the Grande Coupure? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 498:1–8.
- Mennecart, B., M. Aiglstorfer, Y. Li, C. Li, et S. Wang. 2021. Ruminants reveal Eocene Asiatic palaeobiogeographical provinces as the origin of diachronous mammalian Oligocene dispersals into Europe. *Scientific Reports* 11:17710.
- Miller, K. G., J. V. Browning, W. John Schmelz, R. E. Kopp, G. S. Mountain, et J. D. Wright. 2020. Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Science Advances* 6.
- Moen, D., et H. Morlon. 2014. Why does diversification slow down? *Trends in Ecology and Evolution* 29:190–197.
- Moharrek, F., P. D. Taylor, D. Silvestro, H. L. Jenkins, D. P. Gordon, et A. Waeschenbach. 2022. Diversification dynamics of cheilostome bryozoans based on a Bayesian analysis of the fossil record. *Palaeontology* 1–21.
- Morales-García, N. M., L. K. Säilä, et C. M. Janis. 2020. The Neogene Savannas of North America: A Retrospective Analysis on Artiodactyl Faunas. *Frontiers in Earth Science* 8:1–24.
- Mosbrugger, V., T. Utescher, et D. L. Dilcher. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:14964–14969.
- Neubauer, T. A., et M. Harzhauser. 2022. Onset of Late Cretaceous diversification in Europe's freshwater gastropod fauna links to global climatic and biotic events. *Scientific Reports* 12:2684.
- Nordt, L. C., T. W. Boutton, C. T. Hallmark, et M. R. Waters. 1994. Late Quaternary Vegetation and Climate Changes in Central Texas Based on the Isotopic Composition of Organic Carbon. *Quaternary Research* 41:109–120.
- Olf, H., et M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13:261–265.
- Orliac, M., H. Bouaziz, et R. Weppe. 2021. Brain damage: the endocranial cast of *Mixtotherium cuspidatum* (Mammalia, Artiodactyla) from the Victor Brun Museum (Montauban, France). *MorphoMuseuM* 7:e158.
- Orliac, M. J., R. Araújo, et F. Lihoreau. 2017. The petrosal and bony labyrinth of *Diplobune minor*, an enigmatic Artiodactyla from the Oligocene of Western Europe. *Journal of Morphology* 278:1168–

1184.

- Orsini, J. B., C. Coulon, et T. Cocozza. 1980. La dérive cénozoïque de la Corse et de la Sardaigne. *Géologie Alpine* 56:169–202.
- Payne, J. L., et S. Finnegan. 2007. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:10506–10511.
- Perru, O. 2011. Le mutualisme biologique, concepts et modèles. *History and Philosophy of the Life Sciences* 33:223–248.
- Phillimore, A. B., et T. D. Price. 2008. Density-Dependent Cladogenesis in Birds. *PLoS Biology* 6:e71.
- Phillips, N. 2017. yarr: A Companion to the e-Book “YaRrr!: The Pirate’s Guide to R.” .
- Pictet, F. J., C. Gaudin, et P. De la Harpe. 1857. Mémoire Sur Les Animaux Vertébrés: Trouvés Dans Le Terrain Sidérolitique Du Canton de Vaud et Appartenant a La Faune Éocène. Kessmann, Genève, 120 pp.
- Pires, M. M., D. Silvestro, et T. B. Quental. 2017. Interactions within and between clades shaped the diversification of terrestrial carnivores. *Evolution* 71:1855–1864.
- Pomel, A. 1851. Nouvelles observations sur la structure des pieds dans les animaux de la famille des Anoplotherium et dans le genre Hyaemoschus. *Comptes Rendus de l’Académie Des Sciences de Paris* 33:16–18.
- Ponce-Reyes, R., V.-H. Reynoso-Rosales, J. E. M. Watson, J. VanDerWal, R. A. Fuller, R. L. Pressey, et H. P. Possingham. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change* 2:448–452.
- Pound, M. J., et U. Salzmann. 2017. Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Scientific Reports* 7:1–12.
- Prothero, D. R. 2014. Species longevity in North American fossil mammals. *Integrative Zoology* 9:383–393.
- Quental, T. B., et C. R. Marshall. 2013. How the red queen drives terrestrial mammals to extinction. *Science* 341:290–292.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. .
- Raia, P., F. Passaro, D. Fulgione, et F. Carotenuto. 2012. Habitat tracking, stasis and survival in Neogene large mammals. *Biology Letters* 8:64–66.
- Rambaut, A., A. J. Drummond, D. Xie, G. Baele, et M. A. Suchard. 2018. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67:901–904.
- Rémy, J. A., J.-Y. Crochet, B. Sigé, J. Sudre, L. de Bonis, M. Vianey-Liaud, M. Godinot, J. L. Hartenberger, B. Lange-Badré, et B. Comte. 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:169–188.

- Rolland, J., F. L. Condamine, F. Jiguet, et H. Morlon. 2014. Faster Speciation and Reduced Extinction in the Tropics Contribute to the Mammalian Latitudinal Diversity Gradient. *PLoS Biology* 12:e1001775.
- Rolland, J., et F. L. Condamine. 2019. The contribution of temperature and continental fragmentation to amphibian diversification. *Journal of Biogeography* 46:1857–1873.
- S. Meseguer, A., et F. L. Condamine. 2020. Ancient tropical extinctions at high latitudes contributed to the latitudinal diversity gradient*. *Evolution* 74:1966–1987.
- Scherler, L., F. Lihoreau, et D. Becker. 2018. To split or not to split *Anthracotherium*? A phylogeny of Anthracotheriinae (Cetartiodactyla: Hippopotamoidea) and its palaeobiogeographical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 1–24.
- Schettino, A., et E. Turco. 2011. Tectonic history of the western Tethys since the Late Triassic. *Geological Society of America Bulletin* 123:89–105.
- Schmidt-Kittler, N., M. Brunet, M. Godinot, J. L. Franzen, J. J. Hooker, et S. Legendre. 1987. European reference levels and correlation tables. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10:13–31.
- Silvestro, D., N. Salamin, et J. Schnitzler. 2014a. PyRate: A new program to estimate speciation and extinction rates from incomplete fossil data. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1126–1131.
- Silvestro, D., J. Schnitzler, L. H. Liow, A. Antonelli, et N. Salamin. 2014b. Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data. *Systematic Biology* 63:349–367.
- Silvestro, D., A. Antonelli, N. Salamin, et T. B. Quental. 2015. The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:8684–8689.
- Smith, R., R. Un, et D. Hoogbutsel. 2003. Les vertébrés terrestres de l'Oligocène inférieur de Belgique (Formation de Borgloon, MP 21): inventaire et interprétation des données actuelles. *Coloquios de Paleontología* 1:647–657.
- Speijer, R. P., H. Pälike, C. J. Hollis, J. J. Hooker, et J. G. Ogg. 2020. The Paleogene Period; pp. 1087–1140 in *Geologic Time Scale 2020*. Elsevier.
- Spencer, L. M. 1995. Morphological Correlates of Dietary Resource Partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammalogy* 76:448–471.
- Stehli, F. G., R. G. Douglas, et N. D. Newell. 1969. Generation and Maintenance of Gradients in Taxonomic Diversity. *Science* 164:947–949.
- Stehlin, H. G. 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Vierter Teil: *Dichobune-Mouillacitherium-Meniscodon-Oxacron*. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 33:596–690.
- Stehlin, H. G. 1908. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T.5. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 35:691–837.
- Stehlin, H. G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifère des couches éocènes et oligocènes du

- Bassin de Paris. *Bulletin de La Société Géologique de France* 19:488–520.
- Stehlin, H. G. 1910. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, *Cristischer Catalog der Materialien*, T.6. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 36:839–1163.
- Sudre, J. 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de mammifères. *Palaeovertebrata* 2:95–156.
- Sudre, J. 1973. Un *Dichodon* géant de La Débruge et une nouvelle interprétation phylétique du genre. *Bulletin Du Muséum National d'histoire Naturelle: Sciences de La Terre* 73.
- Sudre, J. 1977. L'Évolution du genre *Robiacina* Sudre 1969, et l'origine des *Cainotheriidae*; Implications systématiques. *Geobios* 10:213–231.
- Sudre, J. 1978. Les Artiodactyles de l'Éocène Moyen et Supérieur d'Europe Occidentale (Systématique et Évolution). *Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier*, 229 pp.
- Tarquini, S. D., S. Ladevèze, et F. J. Prevosti. 2022. The multicausal twilight of South American native mammalian predators (Metatheria, Sparassodonta). *Scientific Reports* 12:1224.
- Tennant, J. P., P. D. Mannion, et P. Upchurch. 2016. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nature Communications* 7.
- Theodor, J. M., J. Erfurt, et G. Métais. 2007. The Earliest Artiodactyls: *Diacodexidae*, *Dichobunidae*, *Homacodontidae*, *Leptochoeridae*, and *Raoellidae*; pp. 32–58 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Du Toit, J. T., et D. H. M. Cumming. 1999. Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. *Biodiversity and Conservation* 8:1643–1661.
- Toumoulin, A., D. Tardif, Y. Donnadieu, A. Licht, J.-B. Ladant, L. Kunzmann, et G. Dupont-Nivet. 2022. Evolution of continental temperature seasonality from the Eocene greenhouse to the Oligocene icehouse – a model–data comparison. *Climate of the Past* 18:341–362.
- Utescher, T., O. V. Bondarenko, et V. Mosbrugger. 2015. The Cenozoic Cooling – continental signals from the Atlantic and Pacific side of Eurasia. *Earth and Planetary Science Letters* 415:121–133.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theor.* 1:1–30.
- Vianey-Liaud, M., et L. Marivaux. 2016. Autopsie d'une radiation adaptative: Phylogénie des *Theridomorpha*, rongeurs endémiques du Paléogène d'Europe - histoire, dynamique évolutive et intérêt biochronologique. *Palaeovertebrata* 40:e1.
- Weir, J. T., et D. Schluter. 2007. The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals. *Science* 315:1574–1576.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, G. Escarguel, T. Pélissié, P.-O. Antoine, et M. Judith Orliac. 2020a. *Cainotheriidae* (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *Journal of Systematic Palaeontology* 18:541–572.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, T. Pélissié, et M. J. Orliac. 2020b. A new cainotherioidea

- (Mammalia, artiodactyla) from palembert (quercy, sw france): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of cainotheriidae. *Palaeontologia Electronica* 23:1–20.
- Weppe, R., M. J. Orliac, G. Guinot, et F. L. Condamine. 2021. Evolutionary drivers, morphological evolution and diversity dynamics of a surviving mammal clade: cainotherioids at the Eocene–Oligocene transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288:20210173.
- Westerhold, T., N. Marwan, A. J. Drury, D. Liebrand, C. Agnini, E. Anagnostou, J. S. K. Barnet, S. M. Bohaty, D. De Vleeschouwer, F. Florindo, T. Frederichs, D. A. Hodell, A. E. Holbourn, D. Kroon, V. Laurentino, K. Littler, L. J. Lourens, M. Lyle, H. Pälike, U. Röhl, J. Tian, R. H. Wilkens, P. A. Wilson, et J. C. Zachos. 2020. An astronomically dated record of Earth’s climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* 369:1383–1388.
- Wickham, H., et D. Seidel. 2020. scales: Scale Functions for Visualization.
- Woodburne, M. O., G. F. Gunnell, et R. K. Stucky. 2009. Climate directly influences Eocene mammal faunal dynamics in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:13399–13403.
- Zaffos, A., S. Finnegan, et S. E. Peters. 2017. Plate tectonic regulation of global marine animal diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114:5653–5658.

Annexes Chapitre 2

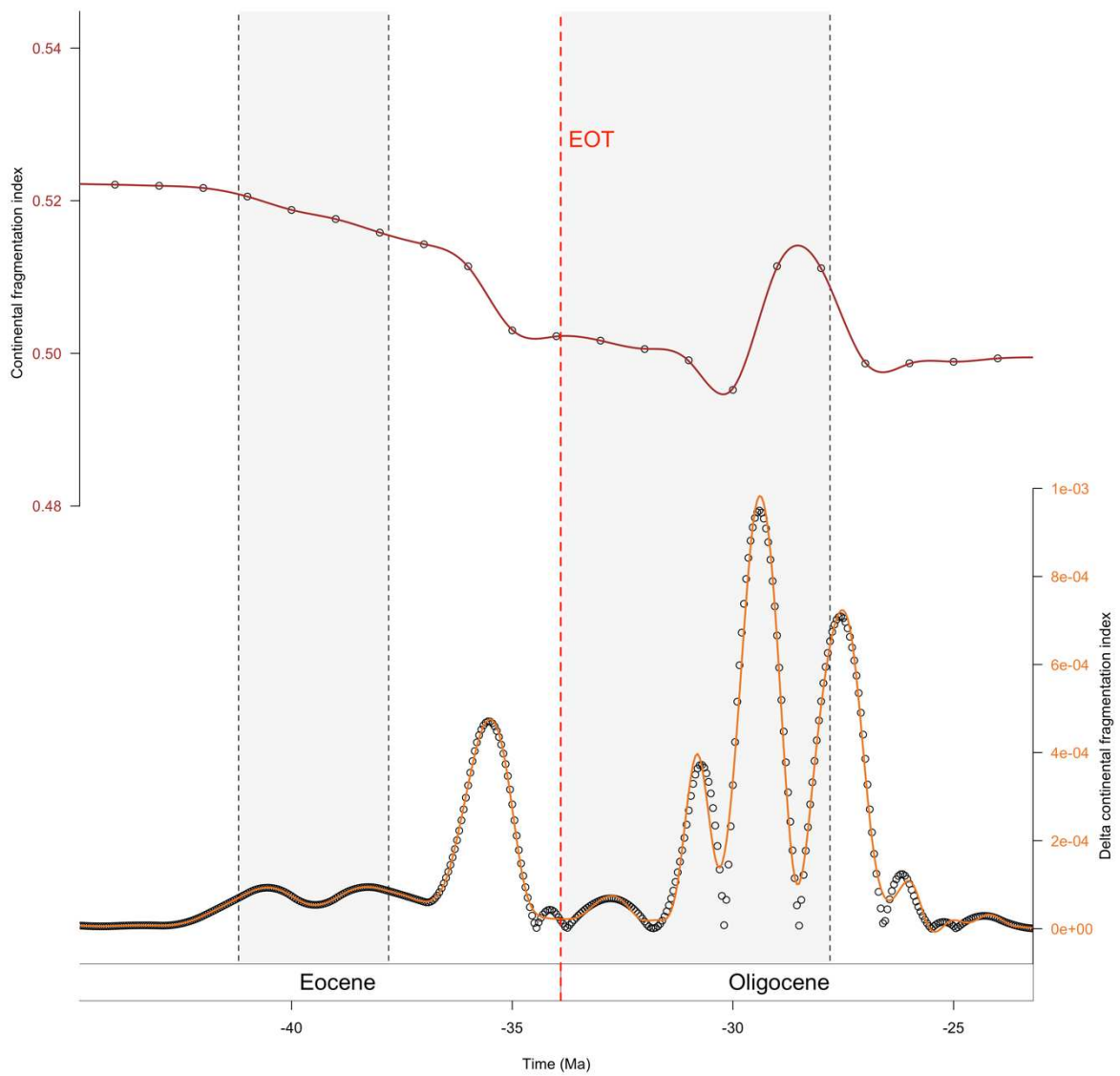


Figure S1 : Évolution de l'index global de fragmentation continentale et de son delta au cours du Paléogène. Les données de l'index de fragmentation continentale sont issues de Zaffos et al. (2017). En couleur les « smooth splines » des variables.

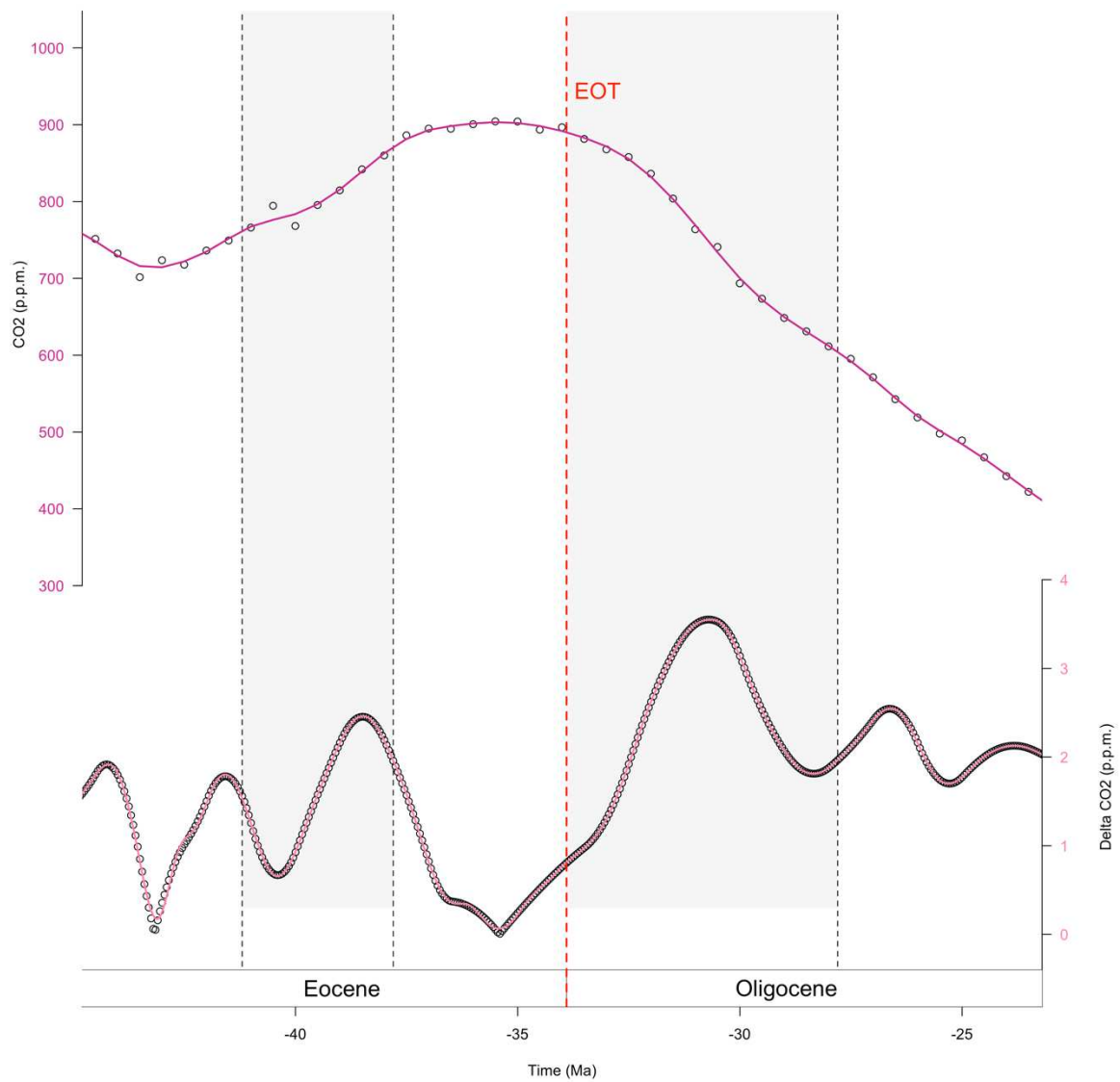


Figure S2 : Évolution du p.p.m. de CO₂ global (LOESS) et de son delta au cours du Paléogène. Les données de p.p.m. de CO₂ (LOESS) sont issues de Foster et al. (2017). En couleur les « smooth splines » des variables.

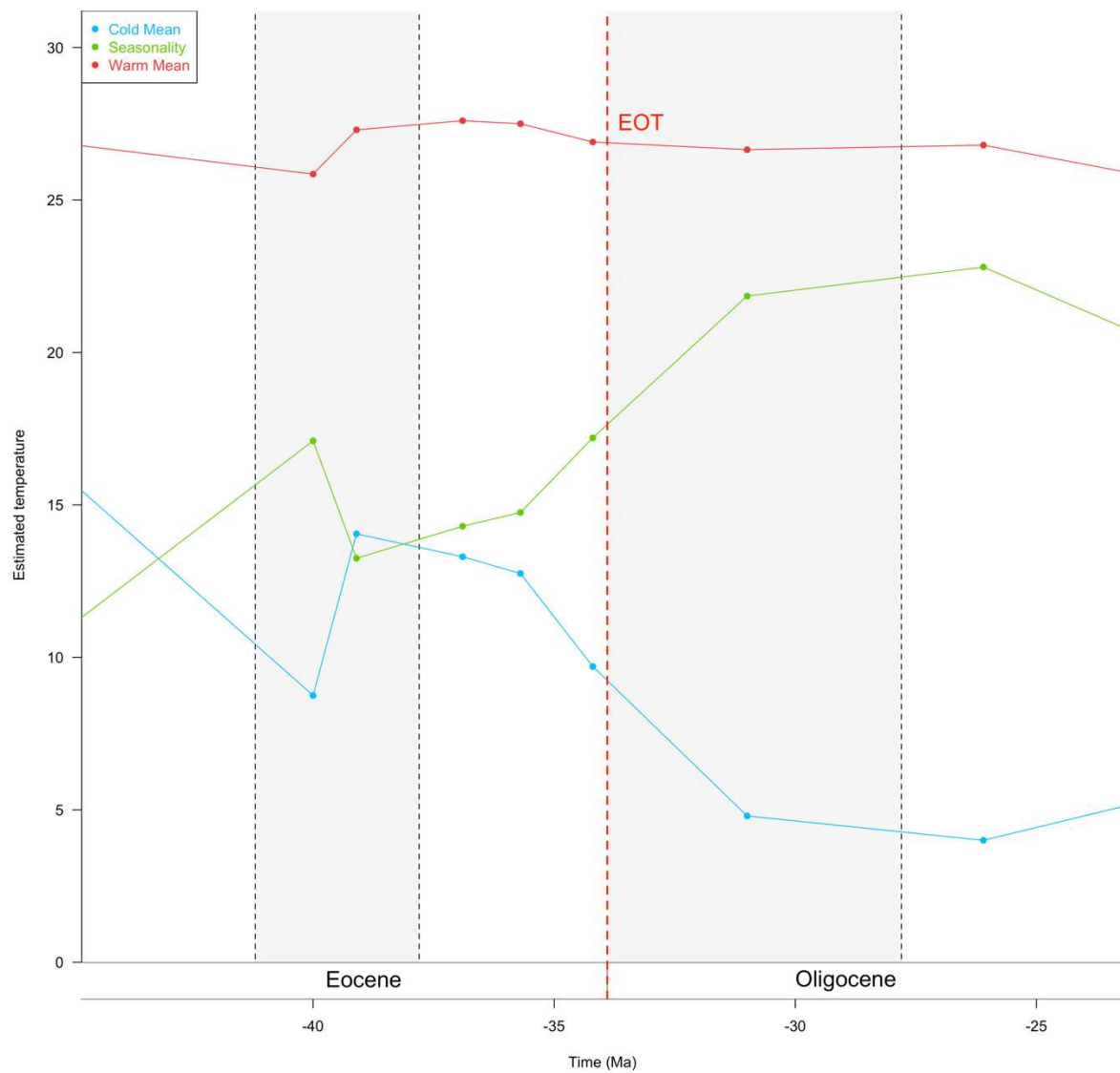


Figure S3 : Évolution des températures moyennes froides et chaudes, et de la saisonnalité au cours du Paléogène en Europe. Données des températures issues de [Mosbrugger et al. \(2005\)](#).

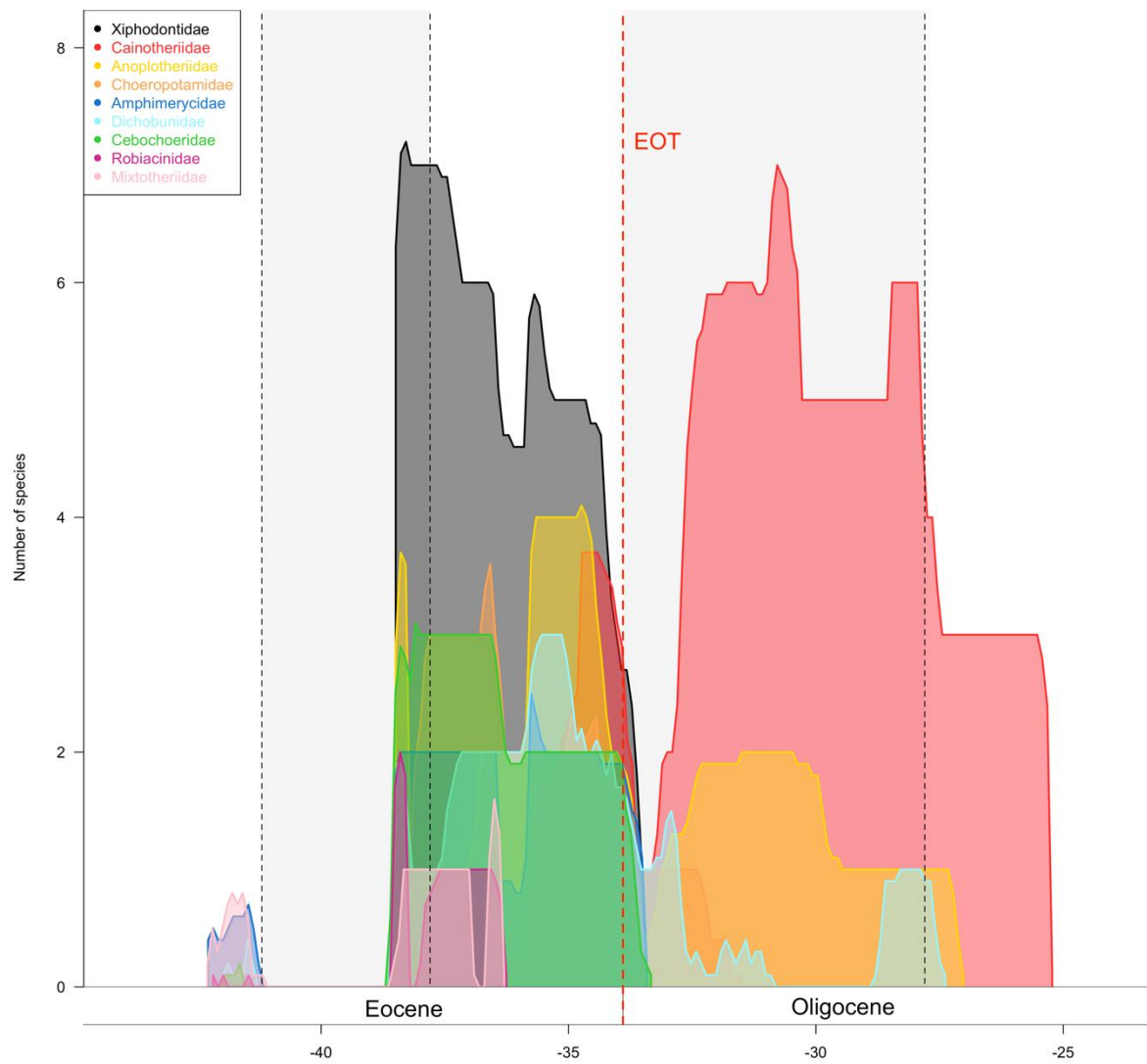


Figure S4 : Évolution de la diversité (LTT) spécifique des familles d'artiodactyles endémiques européennes (Quercy) autour de la transition Eocène-Oligocène (EOT).

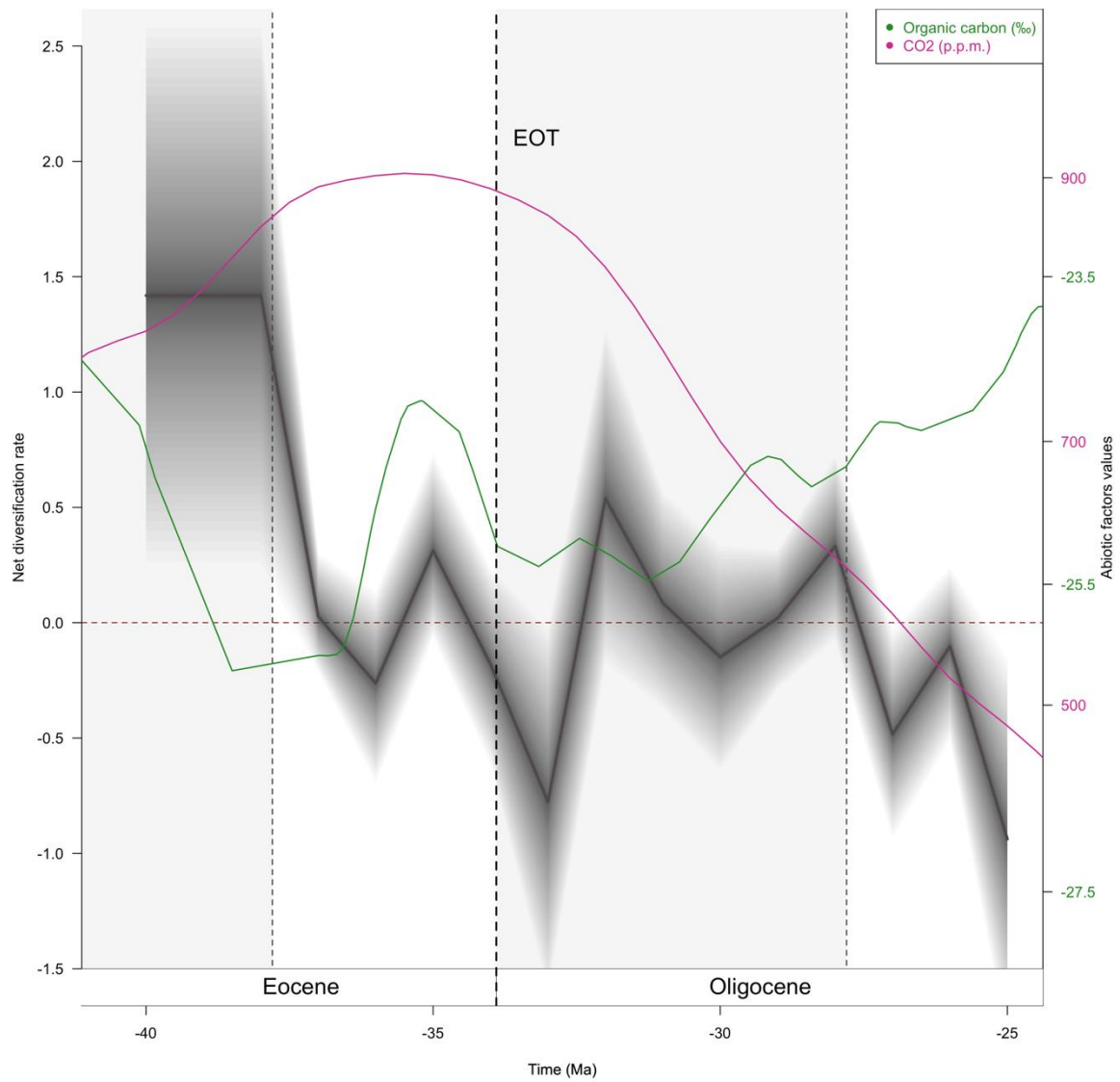


Figure S5 : Évolution des taux de diversification net (en noir) des espèces d'artiodactyles européens du Quercy en fonction de l'évolution globale du taux de carbone organique (Falkowski et al., 2005 ; en violet) et du p.p.m. de CO₂ (LOESS) (Foster et al., 2017 ; en vert) au cours du temps. Pour la courbe de diversification net, les lignes pleines indiquent les taux moyens postérieurs et les zones ombragées indiquent l'IC à 95 % ; pour les courbes des variables abiotiques, les lignes pleines correspondent aux « smooth splines » de ces variables.

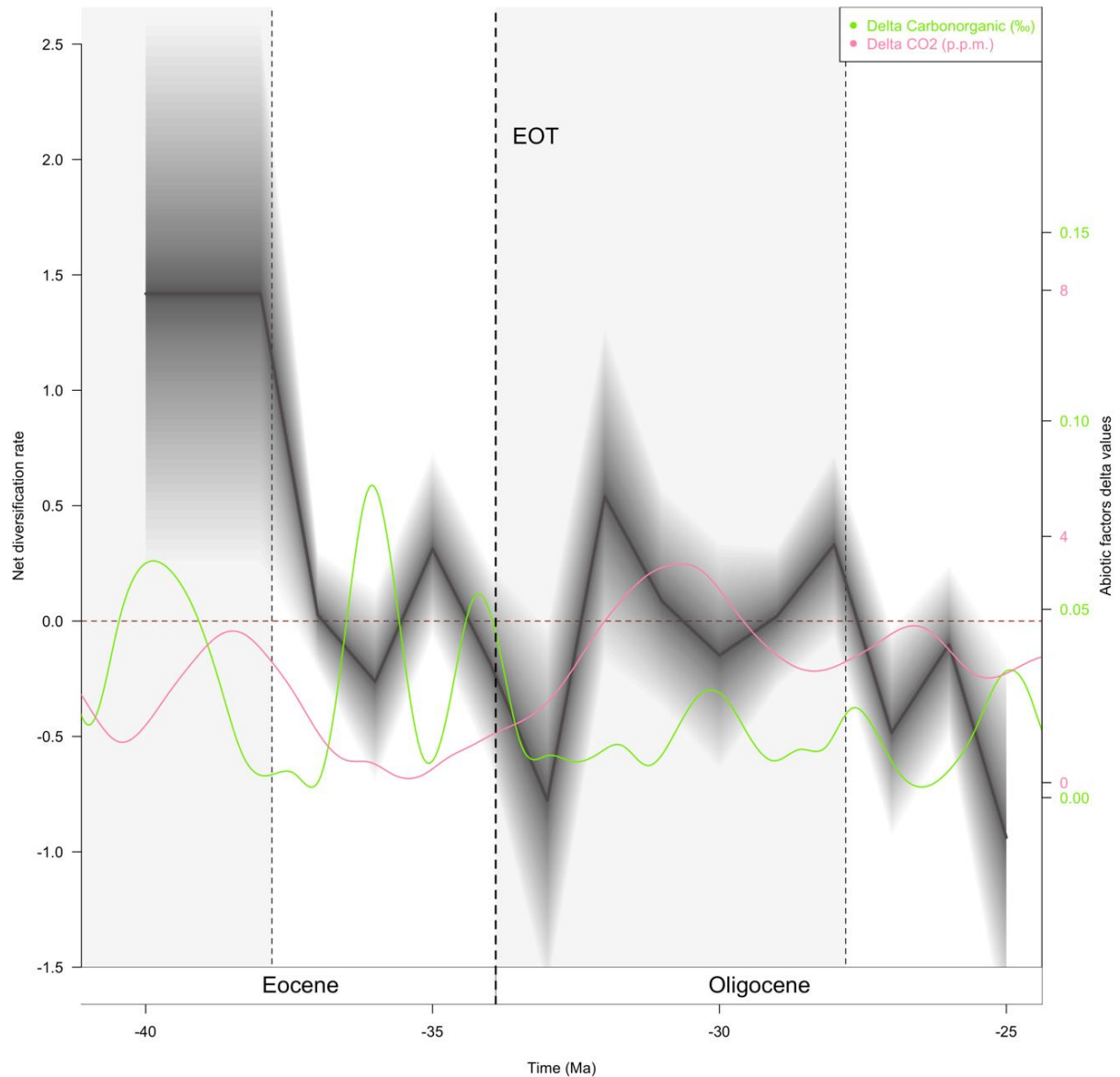


Figure S6 : Évolution des taux de diversification net (en noir) des espèces d’artiodactyles européens du Quercy en fonction de l’évolution du delta global du taux de carbone organique (Falkowski et al., 2005 ; en rose) et du p.p.m. de CO₂ (LOESS) (Foster et al., 2017 ; en vert clair) au cours du temps. Pour la courbe de diversification net, les lignes pleines indiquent les taux moyens postérieurs et les zones ombragées indiquent l’IC à 95 % ; pour les courbes des variables abiotiques, les lignes pleines correspondent aux « smooth splines » de ces variables.

Tableau S1 : Estimations postérieures des paramètres de diversité dépendance (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95%) selon le modèle MCDD appliqué sur l'ensemble artiodactyles endémiques (EEA) et immigrants (IA) européens, avec λ_0 et μ_0 les taux de spéciation et d'extinction de base, $g\lambda$ et μ les paramètres de corrélation diversité dépendance. La numérotation des groupes est la suivante : (0) EEA, (2) IA. En gras et surligné, les valeurs des paramètres considérés significatifs dans cette étude (cf. section 2.3.2 – *Traitement des jeux de données*). En jaune, lorsque plus de 80% de la répartition des valeurs du paramètre de corrélation g ne chevauche pas 0. En surlignage sombre, lorsque l'IC à 95% de g ne chevauche pas 0 ; en surlignage clair, lorsque plus de 80% de G ne chevauche pas 0.

Parameters		Exponential model		
		Median	95% CI	
			lower bound	upper bound
Baseline speciation	λ_0	1.758	1.087	2.474
	λ_1	0.573	0.121	1.23
Baseline extinction	μ_0	0.609	0.377	1.446
	μ_1	0.817	0.232	1.492
Diversity dependence	$g\lambda_0_0$	0.041	0.033	0.045
	$g\mu_0_0$	0	-0.037	0
	$g\lambda_1_1$	0.086	0	0.207
	$g\mu_1_1$	0	-0.066	0.116
Competition or positive interaction of IA over EEA speciation	$g\lambda_0_1$	0.063	0.052	0.072
Competition or positive interaction of IA over EEA extinction	$g\mu_0_1$	0	-0.061	0
Competition or positive interaction of EEA over IA speciation	$g\lambda_1_0$	-1.000E-4	-0.268	2.234E-4
Competition or positive interaction of EEA over IA extinction	$g\mu_1_0$	-0.097	-0.166	0

Tableau S2 : Estimations postérieures des paramètres de diversité dépendance (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95%) selon le modèle MCDD appliqué sur l'ensemble des familles et ordres d'artiodactyles endémiques et immigrants européens, avec λ_0 et μ_0 les taux de spéciation et d'extinction de base, $g\lambda$ et μ les paramètres de corrélation diversité dépendance. La numérotation des groupes est la suivante : (0) Cainotheriidae, (1) Amphimerycidae, (2) Anoplotheriidae, (3) Cebochoeridae, (4) Choeropotamidae, (5) Dichobunidae, (6) Mixtotheriidae, (7) Robiacinidae, (8) Xiphodontidae, (9) Ruminantia, (10) Suina, (11) Hippopotamoidea. Pour la légende des couleurs, voir légende **Tableau S1**.

Parameters	Exponential model			
	95% CI			
	Median	lower bound	upper bound	
Baseline speciation	λ_0	0.685	0.11	1.937
	λ_1	3.389	0.179	11.722
	λ_2	1.596	0.137	5.309
	λ_3	6.774	0.426	17.63
	λ_4	0.857	0.131	2.543
	λ_5	3.545	0.66	7.992
	λ_6	2.676	0.351	8.461
	λ_7	4.138	0.19	14.824
	λ_8	8.151	1.961	19.52
	λ_9	0.981	0.174	2.094
	λ_{10}	1.065	0.044	3.851
λ_{11}	0.643	0.007489	4.43	
Baseline extinction	μ_0	0.343	0.08	0.971
	μ_1	1.805	0.112	8.993
	μ_2	0.948	0.11	7.182
	μ_3	3.981	0.147	11.223
	μ_4	1.031	0.128	2.795
	μ_5	2.079	0.437	4.821
	μ_6	2.503	0.346	8.092
	μ_7	2.801	0.21	11.893
	μ_8	0.606	0.087	1.792
	μ_9	1.521	0.14	4.464
	μ_{10}	1.169	0.051	8.498
μ_{11}	0.728	0.02	5.603	
Diversity dependence	$g\lambda_{0_0}$	0.190	0	0.295
	$g\mu_{0_0}$	0	-0.300	0.123
	$g\lambda_{1_1}$	0.225	0	0.297
	$g\mu_{1_1}$	0	-0.191	0.3
	$g\lambda_{2_2}$	0.087	-0.010	0.3
	$g\mu_{2_2}$	0	-0.046	0.299
	$g\lambda_{3_3}$	0.198	0	0.294
	$g\mu_{3_3}$	0.116	-0.035	0.3

	<i>gλ4_4</i>	0.069	-0.087	0.3
	<i>gμ4_4</i>	0.020	-0.040	0.3
	<i>gλ5_5</i>	0.253	0	0.297
	<i>gμ5_5</i>	0	-0.110	0.3
	<i>gλ6_6</i>	0	-0.143	0.3
	<i>gμ6_6</i>	0	-0.160	0.3
	<i>gλ7_7</i>	0.049	-0.088	0.3
	<i>gμ7_7</i>	0	-0.202	0.3
	<i>gλ8_8</i>	0.156	0	0.278
	<i>gμ8_8</i>	0	-0.190	0.097
	<i>gλ9_9</i>	0.181	0	0.29
	<i>gμ9_9</i>	0.013	-0.030	0.246
	<i>gλ10_10</i>	0.242	0	0.298
	<i>gμ10_10</i>	0	-0.300	0.105
	<i>gλ11_11</i>	0	-0.160	0.3
	<i>gμ11_11</i>	0	-0.226	0.295
Competition or positive interaction over Cainotheriidae speciation	<i>gλ0_1</i>	0	-0.235	0.3
	<i>gλ0_2</i>	0	-0.300	0.052
	<i>gλ0_3</i>	0	-0.227	0.299
	<i>gλ0_4</i>	0	-0.300	0.096
	<i>gλ0_5</i>	0	-0.300	0.107
	<i>gλ0_6</i>	0	-0.283	0.255
	<i>gλ0_7</i>	0	-0.297	0.242
	<i>gλ0_8</i>	0	-0.299	0.132
	<i>gλ0_9</i>	0	-0.270	0.094
	<i>gλ0_10</i>	0	-0.071	0.3
	<i>gλ0_11</i>	0	-0.211	0.296
Competition or positive interaction over Cainotheriidae extinction	<i>gμ0_1</i>	0	-0.184	0.3
	<i>gμ0_2</i>	0	-0.300	0.159
	<i>gμ0_3</i>	0	-0.195	0.3
	<i>gμ0_4</i>	0	-0.298	0.219
	<i>gμ0_5</i>	0	-0.215	0.3
	<i>gμ0_6</i>	0	-0.265	0.271
	<i>gμ0_7</i>	0	-0.252	0.285
	<i>gμ0_8</i>	0	-0.204	0.298
	<i>gμ0_9</i>	0	-0.094	0.294
	<i>gμ0_10</i>	0	-0.270	0.26
	<i>gμ0_11</i>	0	-0.297	0.245
Competition or positive interaction over Amphimerycidae speciation	<i>gλ1_0</i>	0.138	-2.000E-4	0.295
	<i>gλ1_2</i>	0	-0.248	0.192
	<i>gλ1_3</i>	0	-0.167	0.3
	<i>gλ1_4</i>	0	-0.034	0.3
	<i>gλ1_5</i>	0	0.215	0.282

	<i>gλ1_6</i>	0	-0.112	0.3
	<i>gλ1_7</i>	0	-0.205	0.3
	<i>gλ1_8</i>	0	-0.056	0.208
	<i>gλ1_9</i>	0	-0.208	0.3
	<i>gλ1_10</i>	0	-0.294	0.24
	<i>gλ1_11</i>	0	-0.296	0.242
Competition or positive interaction over Amphimerycidae extinction	<i>gμ1_0</i>	0	-0.300	0.115
	<i>gμ1_2</i>	0	-0.229	0.237
	<i>gμ1_3</i>	0	-0.300	0.184
	<i>gμ1_4</i>	0	-0.202	0.284
	<i>gμ1_5</i>	0	-0.172	0.3
	<i>gμ1_6</i>	0	-0.300	0.182
	<i>gμ1_7</i>	0	-0.300	0.227
	<i>gμ1_8</i>	-0.145	-0.289	0
	<i>gμ1_9</i>	0	-0.214	0.299
	<i>gμ1_10</i>	0	-0.279	0.258
	<i>gμ1_11</i>	0	-0.261	0.275
Competition or positive interaction over Anoplotheriidae speciation	<i>gλ2_0</i>	0	-0.056	0.25
	<i>gλ2_1</i>	0	-0.226	0.297
	<i>gλ2_3</i>	0	-0.300	0.196
	<i>gλ2_4</i>	0	-0.178	0.3
	<i>gλ2_5</i>	0	-0.195	0.3
	<i>gλ2_6</i>	0	-0.169	0.3
	<i>gλ2_7</i>	0	-0.300	0.107
	<i>gλ2_8</i>	0	-0.184	0.182
	<i>gλ2_9</i>	0.162	0	0.296
	<i>gλ2_10</i>	0	-0.165	0.299
	<i>gλ2_11</i>	0	-0.172	0.300
Competition or positive interaction over Anoplotheriidae extinction	<i>gμ2_0</i>	0	-0.246	0.084
	<i>gμ2_1</i>	0	-0.202	0.3
	<i>gμ2_3</i>	0	-0.298	0.221
	<i>gμ2_4</i>	0	-0.300	0.14
	<i>gμ2_5</i>	-0.034	-0.300	0.13
	<i>gμ2_6</i>	0	-0.188	0.3
	<i>gμ2_7</i>	0	-0.279	0.257
	<i>gμ2_8</i>	0	-0.197	0.204
	<i>gμ2_9</i>	-0.150	-0.300	0.018
	<i>gμ2_10</i>	0	-0.151	0.299
	<i>gμ2_11</i>	0	-0.208	0.299
Competition or positive interaction over Cebochoeridae speciation	<i>gλ3_0</i>	0.096	0	0.296
	<i>gλ3_1</i>	0	-0.054	0.3
	<i>gλ3_2</i>	0	-0.012	0.295
	<i>gλ3_4</i>	0.097	0	0.299

	<i>gλ3_5</i>	0	-0.110	0.3
	<i>gλ3_6</i>	0	-0.251	0.256
	<i>gλ3_7</i>	0	-0.145	0.3
	<i>gλ3_8</i>	0	-0.080	0.083
	<i>gλ3_9</i>	0	-0.207	0.3
	<i>gλ3_10</i>	0	-0.232	0.3
	<i>gλ3_11</i>	0	-0.287	0.249
Competition or positive interaction over Cebochoeridae extinction	<i>gμ3_0</i>	0	-0.300	0.032
	<i>gμ3_1</i>	0	-0.300	0.091
	<i>gμ3_2</i>	0	-0.299	0.132
	<i>gμ3_4</i>	-0.047	-0.300	0.019
	<i>gμ3_5</i>	0	-0.300	0.146
	<i>gμ3_6</i>	0	-0.283	0.232
	<i>gμ3_7</i>	0	-0.300	0.227
	<i>gμ3_8</i>	-0.140	-0.277	4.478E-5
	<i>gμ3_9</i>	0	-0.191	0.3
	<i>gμ3_10</i>	0	-0.290	0.242
	<i>gμ3_11</i>	0	-0.251	0.288
Competition or positive interaction over Choeropotamidae speciation	<i>gλ4_0</i>	0	-0.187	0.27
	<i>gλ4_1</i>	0	-0.265	0.26
	<i>gλ4_2</i>	0	-0.270	0.182
	<i>gλ4_3</i>	0	-0.299	0.19
	<i>gλ4_5</i>	0	-0.182	0.3
	<i>gλ4_6</i>	0	-0.300	0.203
	<i>gλ4_7</i>	0	-0.222	0.298
	<i>gλ4_8</i>	0	-0.192	0.158
	<i>gλ4_9</i>	0	-0.178	0.3
	<i>gλ4_10</i>	0	-0.224	0.299
	<i>gλ4_11</i>	0	-0.256	0.281
Competition or positive interaction over Choeropotamidae extinction	<i>gμ4_0</i>	0	-0.054	0.3
	<i>gμ4_1</i>	0	-0.299	0.205
	<i>gμ4_2</i>	0	-0.151	0.3
	<i>gμ4_3</i>	0	-0.300	0.206
	<i>gμ4_5</i>	0	-0.266	0.25
	<i>gμ4_6</i>	0	-0.197	0.3
	<i>gμ4_7</i>	0	-0.300	0.225
	<i>gμ4_8</i>	-0.123	-0.300	0
	<i>gμ4_9</i>	0	-0.201	0.289
	<i>gμ4_10</i>	0	-0.300	0.236
	<i>gμ4_11</i>	0	-0.249	0.288
Competition or positive interaction over Dichobunidae speciation	<i>gλ5_0</i>	0	-0.109	0.134
	<i>gλ5_1</i>	0	-0.201	0.3

	<i>gλ5_2</i>	0	-0.126	0.201
	<i>gλ5_3</i>	0	-0.142	0.3
	<i>gλ5_4</i>	0	-0.056	0.295
	<i>gλ5_6</i>	0	-0.201	0.298
	<i>gλ5_7</i>	0	-0.285	0.194
	<i>gλ5_8</i>	0	-0.063	0.178
	<i>gλ5_9</i>	0	-0.132	0.211
	<i>gλ5_10</i>	0	-0.185	0.299
	<i>gλ5_11</i>	0	-0.192	0.3
Competition or positive interaction over Dichobunidae extinction	<i>gμ5_0</i>	0	-0.078	0.292
	<i>gμ5_1</i>	0	-0.299	0.213
	<i>gμ5_2</i>	0	-0.281	0.205
	<i>gμ5_3</i>	-0.011	-0.300	0.101
	<i>gμ5_4</i>	-0.177	-0.297	0
	<i>gμ5_6</i>	0	-0.187	0.3
	<i>gμ5_7</i>	0	-0.243	0.3
	<i>gμ5_8</i>	0	-0.264	0.006894
	<i>gμ5_9</i>	0	-0.102	0.294
	<i>gμ5_10</i>	0	-0.296	0.21
	<i>gμ5_11</i>	0	-0.299	0.199
Competition or positive interaction over Mixtotheriidae speciation	<i>gλ6_0</i>	0	-0.294	0.246
	<i>gλ6_1</i>	0	-0.224	0.3
	<i>gλ6_2</i>	0	-0.300	0.131
	<i>gλ6_3</i>	0	-0.232	0.296
	<i>gλ6_4</i>	0	-0.299	0.205
	<i>gλ6_5</i>	0	-0.300	0.179
	<i>gλ6_7</i>	0	-0.300	0.205
	<i>gλ6_8</i>	0	-0.115	0.297
	<i>gλ6_9</i>	0	-0.260	0.275
	<i>gλ6_10</i>	0	-0.279	0.256
	<i>gλ6_11</i>	0	-0.275	0.259
Competition or positive interaction over Mixtotheriidae extinction	<i>gμ6_0</i>	0	-0.236	0.298
	<i>gμ6_1</i>	0	-0.252	0.281
	<i>gμ6_2</i>	0	-0.218	0.299
	<i>gμ6_3</i>	0	-0.223	0.299
	<i>gμ6_4</i>	0	-0.168	0.3
	<i>gμ6_5</i>	0	-0.162	0.3
	<i>gμ6_7</i>	0	-0.228	0.3
	<i>gμ6_8</i>	0	-0.300	0.108
	<i>gμ6_9</i>	0	-0.284	0.255
	<i>gμ6_10</i>	0	-0.299	0.239
	<i>gμ6_11</i>	0	-0.264	0.272
	<i>gλ7_0</i>	0	-0.282	0.255

Competition or positive interaction over Robiacinidae speciation	<i>gλ7_1</i>	0	-0.179	0.3
	<i>gλ7_2</i>	0	-0.187	0.299
	<i>gλ7_3</i>	0	-0.188	0.3
	<i>gλ7_4</i>	0	-0.106	0.3
	<i>gλ7_5</i>	0	-0.190	0.3
	<i>gλ7_6</i>	0	-0.214	0.295
	<i>gλ7_8</i>	0	-0.129	0.176
	<i>gλ7_9</i>	0	-0.277	0.259
	<i>gλ7_10</i>	0	-0.282	0.252
	<i>gλ7_11</i>	0	-0.299	0.237
	Competition or positive interaction over Robiacinidae extinction	<i>gμ7_0</i>	0	-0.300
<i>gμ7_1</i>		0	-0.299	0.221
<i>gμ7_2</i>		0	-0.176	0.3
<i>gμ7_3</i>		0	-0.300	0.205
<i>gμ7_4</i>		0	-0.300	0.13
<i>gμ7_5</i>		0	-0.231	0.291
<i>gμ7_6</i>		0	-0.241	0.287
<i>gμ7_8</i>		0	-0.244	0.165
<i>gμ7_9</i>		0	-0.293	0.246
<i>gμ7_10</i>		0	-0.255	0.284
<i>gμ7_11</i>		0	-0.235	0.298
Competition or positive interaction over Xiphodontidae speciation	<i>gλ8_0</i>	0.210	0	0.293
	<i>gλ8_1</i>	0	-0.188	0.3
	<i>gλ8_2</i>	-0.086	-0.300	0.029
	<i>gλ8_3</i>	0	-0.184	0.3
	<i>gλ8_4</i>	0.193	0	0.291
	<i>gλ8_5</i>	0	-0.244	0.298
	<i>gλ8_6</i>	0	-0.235	0.298
	<i>gλ8_7</i>	0	-0.300	0.036
	<i>gλ8_9</i>	0	-0.135	0.3
	<i>gλ8_10</i>	0	-0.297	0.237
	<i>gλ8_11</i>	0	-0.292	0.247
Competition or positive interaction over Xiphodontidae extinction	<i>gμ8_0</i>	0	-0.063	0.3
	<i>gμ8_1</i>	0	-0.300	0.205
	<i>gμ8_2</i>	0	-0.131	0.295
	<i>gμ8_3</i>	0	-0.300	0.12
	<i>gμ8_4</i>	0	-0.300	0.153
	<i>gμ8_5</i>	0	-0.165	0.3
	<i>gμ8_6</i>	0	-0.300	0.222
	<i>gμ8_7</i>	0	-0.179	0.3
	<i>gμ8_9</i>	0	-0.171	0.3
	<i>gμ8_10</i>	0	-0.298	0.24
	<i>gμ8_11</i>	0	-0.238	0.298

Competition or positive interaction over Ruminantia speciation	<i>gλ9_0</i>	0	-0.243	0.052
	<i>gλ9_1</i>	0	-0.300	0.232
	<i>gλ9_2</i>	0	-0.300	0.207
	<i>gλ9_3</i>	0	-0.297	0.232
	<i>gλ9_4</i>	0	-0.300	0.182
	<i>gλ9_5</i>	0	-0.300	0.122
	<i>gλ9_6</i>	0	-0.290	0.247
	<i>gλ9_7</i>	0	-0.237	0.297
	<i>gλ9_8</i>	0	-0.297	0.206
	<i>gλ9_10</i>	0	-0.300	0.061
	<i>gλ9_11</i>	0	-0.180	0.288
Competition or positive interaction over Ruminantia extinction	<i>gμ9_0</i>	-0.190	-0.293	0
	<i>gμ9_1</i>	0	-0.300	0.211
	<i>gμ9_2</i>	0	-0.232	0.3
	<i>gμ9_3</i>	0	-0.300	0.21
	<i>gμ9_4</i>	0	-0.300	0.128
	<i>gμ9_5</i>	-0.117	-0.300	0.029
	<i>gμ9_6</i>	0	-0.296	0.243
	<i>gμ9_7</i>	0	-0.252	0.286
	<i>gμ9_8</i>	0	-0.300	0.189
	<i>gμ9_10</i>	0	-0.248	0.191
	<i>gμ9_11</i>	0	-0.300	0.147
Competition or positive interaction over Suina speciation	<i>gλ10_0</i>	0	-0.199	0.13
	<i>gλ10_1</i>	0	-0.268	0.269
	<i>gλ10_2</i>	0	-0.298	0.219
	<i>gλ10_3</i>	0	-0.247	0.292
	<i>gλ10_4</i>	0	-0.229	0.3
	<i>gλ10_5</i>	0	-0.216	0.3
	<i>gλ10_6</i>	0	-0.296	0.241
	<i>gλ10_7</i>	0	-0.272	0.267
	<i>gλ10_8</i>	0	-0.235	0.299
	<i>gλ10_9</i>	0	-0.029	0.3
	<i>gλ10_11</i>	0	-0.201	0.3
Competition or positive interaction over Suina extinction	<i>gμ10_0</i>	0	-0.267	0.084
	<i>gμ10_1</i>	0	-0.292	0.243
	<i>gμ10_2</i>	0	-0.211	0.3
	<i>gμ10_3</i>	0	-0.299	0.238
	<i>gμ10_4</i>	0	-0.300	0.235
	<i>gμ10_5</i>	0	-0.300	0.214
	<i>gμ10_6</i>	0	-0.299	0.241
	<i>gμ10_7</i>	0	-0.296	0.242
	<i>gμ10_8</i>	0	-0.299	0.239
	<i>gμ10_9</i>	-0.109	0.300	0.013

	<i>gμ10_11</i>	-0.003	-0.300	0.127
Competition or positive interaction over Hippopotamoidea speciation	<i>gλ11_0</i>	0	-0.270	0.141
	<i>gλ11_1</i>	0	-0.233	0.299
	<i>gλ11_2</i>	0	-0.299	0.217
	<i>gλ11_3</i>	0	-0.255	0.281
	<i>gλ11_4</i>	0	-0.243	0.296
	<i>gλ11_5</i>	0	-0.230	0.3
	<i>gλ11_6</i>	0	-0.273	0.266
	<i>gλ11_7</i>	0	-0.299	0.241
	<i>gλ11_8</i>	0	-0.290	0.248
	<i>gλ11_9</i>	0	-0.252	0.201
		<i>gλ11_10</i>	0.056	-0.139
Competition or positive interaction over Hippopotamoidea extinction	<i>gμ11_0</i>	0	-0.300	0.15
	<i>gμ11_1</i>	0	-0.256	0.28
	<i>gμ11_2</i>	0	-0.300	0.22
	<i>gμ11_3</i>	0	-0.254	0.284
	<i>gμ11_4</i>	0	-0.297	0.241
	<i>gμ11_5</i>	0	-0.232	0.299
	<i>gμ11_6</i>	0	-0.247	0.293
	<i>gμ11_7</i>	0	-0.298	0.235
	<i>gμ11_8</i>	0	-0.237	0.3
	<i>gμ11_9</i>	0	-0.275	0.196
		<i>gμ11_10</i>	0	-0.300

Tableau S3 : Estimations postérieures des paramètres (médiane et intervalle de crédibilité (IC) à 95%) quantifiant la corrélation entre les caractères mandibulaires et dentaires et les taux de spéciation ($\alpha\lambda$), d'extinction ($\alpha\mu$) et de préservation ($\alpha\varrho$) des artiodactyles européens (AQA, EEA, IA) sous un modèle COVAR. AQA, EEA et IA pour respectivement l'ensemble des artiodactyles européens, endémiques et immigrants. Les valeurs en gras signifient une corrélation significative (critères identiques au MCDD).

Parameters	Traits	AQA Species		
		Median	lower bound	upper bound
$\alpha\lambda$	LMRL	0.013	-2.534	2.611
$\alpha\mu$		0.012	-2.520	2.541
$\alpha\varrho$		0.033	-2.384	2.618
$\alpha\lambda$	HCM3	0.019	-2.388	2.737
$\alpha\mu$		0.017	-2.556	2.513
$\alpha\varrho$		9.960E-3	-2.392	2.623
$\alpha\lambda$	LCM3	0.014	-2.338	2.695
$\alpha\mu$		0.017	-2.489	2.578
$\alpha\varrho$		0.030	-2.288	2.663
$\alpha\lambda$	LP3	0.031	-2.429	2.749
$\alpha\mu$		0.037	-2.373	2.795
$\alpha\varrho$		-0.016	-2.383	2.726
		EEA Species		
Parameters	Traits	95% CI		
		Median	lower bound	upper bound
$\alpha\lambda$	LMRL	0.024	-2.423	2.727
$\alpha\mu$		0.039	-2.569	2.554
$\alpha\varrho$		0.043	-2.411	2.605
$\alpha\lambda$	HCM3	0.018	-2.494	2.631
$\alpha\mu$		0.030	-2.508	2.592
$\alpha\varrho$		-0.004	-2.591	2.540
$\alpha\lambda$	LCM3	0.021	-2.537	2.774
$\alpha\mu$		0.011	-2.511	2.664
$\alpha\varrho$		0.042	-2.446	2.708
$\alpha\lambda$	LP3	0.029	-2.369	2.796
$\alpha\mu$		0.026	-2.353	2.890
$\alpha\varrho$		0.030	-2.522	2.623
		IA Species		
Parameters	Traits	95% CI		
		Median	lower bound	upper bound
$\alpha\lambda$	LMRL	0.103	-2.360	2.545
$\alpha\mu$		-0.042	-2.369	2.408
$\alpha\varrho$		0.039	-2.304	2.320
$\alpha\lambda$	HCM3	0.031	-2.391	2.705
$\alpha\mu$		-0.012	-2.511	2.598
$\alpha\varrho$		0.020	-2.501	2.551
$\alpha\lambda$	LCM3	0.014	-2.403	2.689
$\alpha\mu$		0.055	-2.551	2.703
$\alpha\varrho$		4.616E-3	-2.521	2.724
$\alpha\lambda$	LP3	0.025	-2.270	2.674
$\alpha\mu$		0.057	-2.405	2.675
$\alpha\varrho$		0.031	-2.448	2.514

Chapitre 3

Phylogénie des artiodactyles endémiques européens

3.1 - Introduction

La révision de la systématique et de la nomenclature dentaire des Cainotherioidea effectuée dans le premier chapitre m'a permis de proposer la première phylogénie formelle à l'échelle des Cainotherioidea, et de discuter des relations évolutives de cette super-famille avec les autres familles endémiques européennes. En effet, les résultats obtenus par les analyses phylogénétiques dans [Weppe et al. \(2020a, 2020b\)](#) ont permis notamment de rapprocher des Cainotherioidea les familles des Anoplotheriidae et Mixtotheriidae, et d'en éloigner celles des Amphimerycidae et Xiphodontidae, ces dernières occupant une position plus basale dans les topologies obtenues. Cependant, ces analyses se focalisent sur un groupe d'intérêt restreint et incluent seulement une faible diversité des artiodactyles endémiques européens (AEE). Il s'agit donc dans ce chapitre de proposer une étude phylogénétique à plus grande échelle, intégrant un large échantillonnage taxinomique représentatif de la diversité morphologique des AEE et afin de discuter des interrelations évolutives entre les familles endémiques. Comme exprimé dans l'introduction générale, les relations phylogénétiques entre les taxons endémiques européens et leur position au sein des Artiodactyla sont largement irrésolues ([Gentry et Hooker, 1988](#) ; [Geisler et Uhen, 2005](#) ; [Geisler et al., 2007](#) ; [Thewissen et al., 2007](#) ; [O'Leary et Gatesy, 2008](#) ; [Geisler et Theodor, 2009](#) ; [Spaulding et al., 2009](#) ; [Gatesy et al., 2013](#) ; [Lihoreau et al., 2015](#)). Ceci peut notamment s'expliquer par un problème dans l'échantillonnage taxinomique de ces études, les familles endémiques européennes n'étant généralement représentées que par un seul genre en dépit de leur diversité, et noyées dans d'énormes jeux de données incluant parfois plusieurs milliers de caractères (morphologiques et moléculaires) et une centaine d'espèces. Peu d'études dans la littérature ont en réalité testé les relations de parenté au sein des AEE par le biais d'analyses phylogénétiques formelles, et en intégrant un échantillonnage représentatif de leur diversité [intra-familiale : Cainotherioidea, [Hooker et Weidmann \(2000\)](#), [Weppe et al. \(2020a, 2020b\)](#) ; Cebochoeridae, [Hooker \(1986\)](#) ; Choeropotamidae, [Erfurt et Sudre \(1995\)](#), [Hooker et Thomas \(2001\)](#) ; inter-familiale : [Gentry et Hooker \(1988\)](#), [Métais et al. \(2004\)](#), [Lihoreau et al. \(2015\)](#), [Luccisano et al. \(2020\)](#)]. Ce troisième chapitre de thèse aura donc pour but de : i) construire une matrice de taxons/caractères dentaires originale incluant une représentation exhaustive des AEE au niveau spécifique pour chacune des familles ; ii) clarifier les relations phylogénétiques au sein des AEE en utilisant la méthode de reconstruction phylogénétique de parcimonie de Wagner ; et iii) discuter de l'histoire évolutive des AEE en considérant l'évolution des caractères morphologiques aux nœuds.

3.2 – Matériels et méthodes

Dans le but de clarifier les relations phylogénétiques au sein des AEE, j'ai établi une nouvelle matrice incluant 194 caractères dentaires sur 81 espèces d'artiodactyles endémiques européens (**Annexe 1-4, Figure S1, Jeu de données S1**). Le groupe externe se compose de 8 espèces appartenant aux genres *Diacodexis* et *Bunophorus*, qui constituent les premiers genres d'artiodactyles connus dans le registre fossile et qui sont considérés comme possédant la morphologie la plus plésiomorphe à l'échelle de l'ordre (Rose, 1982 ; Theodor et al., 2007 ; Lihoreau et al., 2015 ; Boivin et al., 2018 ; Luccisano et al., 2020). Le codage des caractères est basé sur l'observation directe des spécimens provenant essentiellement des collections de l'Université de Montpellier (UM) et des collections privées d'Eldonia (Gannat, France), mais également des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, des Muséums d'Histoire naturelle de Toulouse, Bâle, et Lyon, et du Musée Victor Brun de Montauban. Le codage des caractères est également basé sur des descriptions et des illustrations provenant des références suivantes : Gervais, 1852, 1859 ; Filhol, 1882, 1877 ; Lydekker, 1885 ; Stehlin, 1906, 1908, 1910 ; Sinclair, 1914 ; Hürzeler, 1936, 1938 ; Berger, 1959 ; Beaumont, 1963 ; Sudre, 1969, 1972, 1974, 1977, 1978, 1980, 1988 ; Brunet et Sudre, 1980 ; Sudre et al., 1983b, 1983a, 1990 ; Thewissen et al., 1983 ; Hooker, 1986, 2007 ; Gingerich, 1989 ; Estravis et Russell, 1989 ; Sudre et Ginsburg, 1993 ; Erfurt et Sudre, 1995 ; Smith et al., 1996 ; Sudre et Erfurt, 1996 ; Hooker et Weidmann, 2000 ; Sudre et Lecomte, 2000 ; Hooker et Thomas, 2001 ; Berthet, 2003 ; Blondel, 2005 ; Erfurt et Métais, 2007 ; Kumar et al., 2010 ; Rose et al., 2012 ; Gagnaison et Leroux, 2013 ; Orliac et al., 2018 ; Boivin et al., 2018 ; Luccisano et al., 2020 ; Weppe et al., 2020a, 2020b (voir aussi **Annexes 1-2, Figure S1**). La matrice de caractères a été établie avec le logiciel NDE 1.0 (Page, 2001) et l'analyse phylogénétique a été réalisée avec le logiciel PAUP* (version 4.0a169 ; Swofford, 2003), sous l'hypothèse du modèle minimal de parcimonie avec des caractères non pondérés et en utilisant une recherche heuristique (>12 taxons) avec l'algorithme Tree-Bisection-Reconnection (permutation des branches) sur 1000 répétitions. Les indices de Bremer ont été réalisés manuellement, et dans cette analyse, 28 caractères ont été traités comme ordonnés. Pour certains caractères, les taxons présentant un polymorphisme ont été codés comme incertain (« ? »). Dans le but de limiter ces incertitudes, certains états de caractères ont été définis de manière à couvrir un spectre morphologique (e.g. « faible à absent »). Lorsque le polymorphisme pour un caractère était trop important parmi les taxons, le caractère n'a finalement pas été pris en compte dans la matrice. La répartition des états de caractères ambiguës a été optimisée en ACCTRAN. La dénomination des crêtes/cristides et

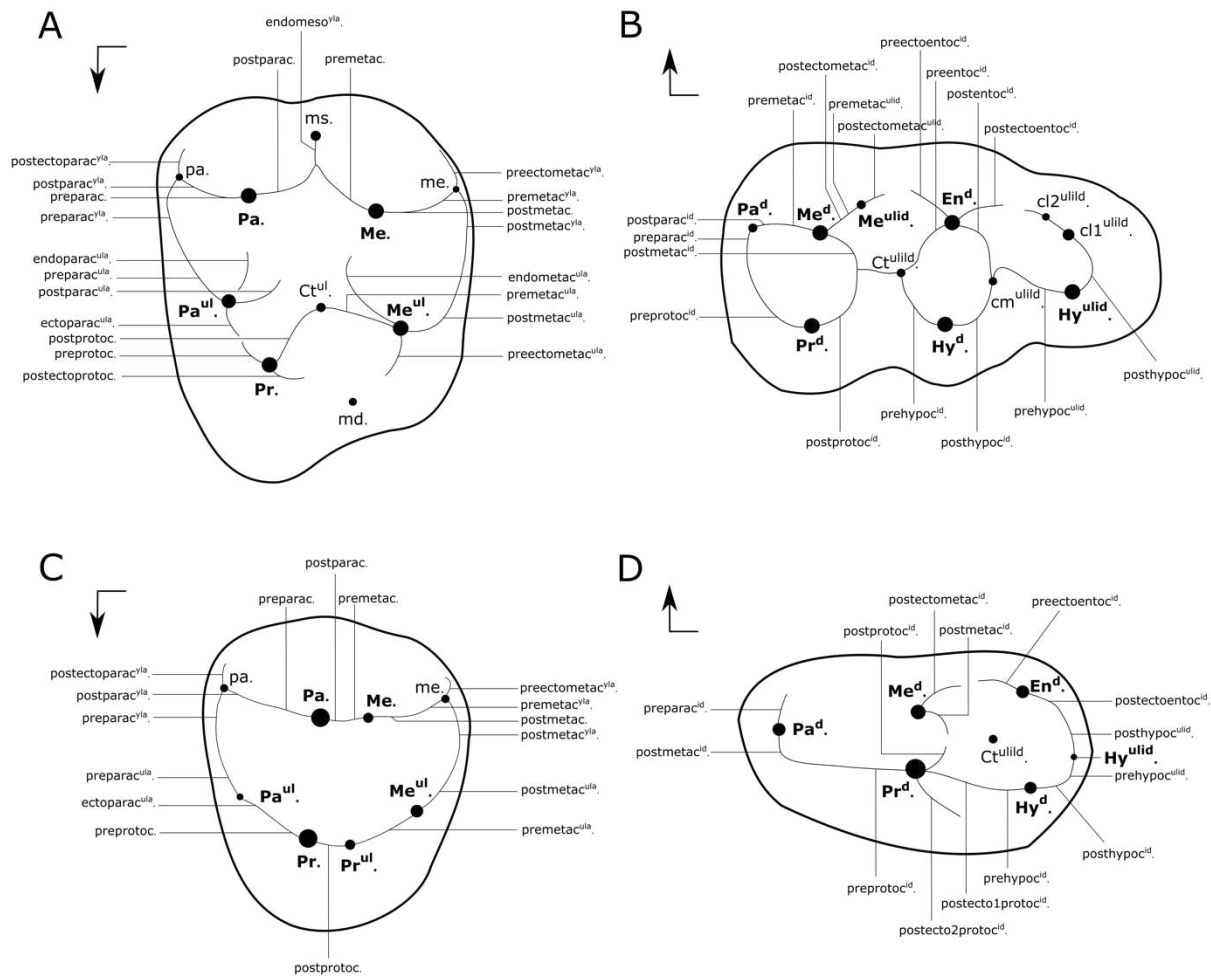


Figure 1 : Illustration de la nomenclature dentaire utilisée dans ce chapitre, issue de Boisserie et al. (2010) et Weppe et al. (2020a, 2020b).

cuspidés dans le codage repose sur les nomenclatures dentaires de Boisserie et al. (2010) et Weppe et al. (2020a, 2020b) (Figure 1), et la systématique des familles d'artiodactyles repose sur celles résumées et proposées par Erfurt et Métails (2007) et Weppe et al. (2020a, 2020b).

L'arbre consensus obtenu par l'analyse phylogénétique par parcimonie de Wagner a été calibrée dans le temps à l'aide du logiciel R 3.6.2 (R Core Team, 2020) et des packages ape (Paradis et al., 2004), strap (Wills, 1999) et paleotree (Bapst, 2012), à des fins de représentation graphique. Les âges des taxons (premières et dernières occurrences) ont été compilés à partir de la littérature (voir Annexe 2) et des âges numériques de Legendre et Lévêque (1997) pour le Paléogène, et de Hilgen et al. (2012) pour le Néogène. La méthode de datation des nœuds utilisées est issue de Brusatte et al. (2008 ; *equal*) et de Laurin (2004 ; *mbl*) évitant les branches de longueur nulle. La méthode *equal* fonctionne en augmentant le temps de divergence de la racine d'une valeur standard, puis en ajustant les branches de longueur nulle de manière à ce que le temps sur les premières branches soit réparti de manière égale le long de ces dernières. La méthode *mbl* permet quant à elle de mettre à l'échelle toutes les branches de façon à ce

qu'elles soient supérieures ou égales à une valeur « vartime » prédéfinie (ici 0,1 Ma), et soustrait le temps ajouté aux branches ultérieures à partir des branches antérieures afin de maintenir la structure temporelle des événements.

3.3 – Résultats et discussion

3.3.1 – Hypothèses d'homologies primaires

Plusieurs hypothèses d'homologies primaires ont été formulées au moment du codage de la matrice taxons/caractères (**Figures 2-3**). Parmi les hypothèses les plus importantes, une concerne tout d'abord le codage de l'endométacristula sur les molaires supérieures (**Figure 1**). Chez les Diacodexidae, cette crête est courte et orientée bucco-lingualement et se connecte avec le métacône (en rouge, **Figure 2F**). Cependant, l'endométacristula présente un panel d'états morphologiques relativement important au sein des AEE, et peut être facilement confondue avec la prémétacristula lorsque cette dernière est absente. En effet, chez certaines familles bunosélénodontes/sélénodontes européennes (e.g. Amphimerycidae, Anoplotheriidae, Cainotheriidae, Mixtotheriidae, Robiacinidae, Xiphodontidae), il est difficile de déterminer l'origine de la crête partant du métaconule et qui s'étend vers le centre de la dent, et est régulièrement identifiée comme une prémétacristula (en vert, **Figure 1**) dans de nombreuses publications (Gentry et Hooker, 1988 ; Hooker et Weidmann, 2000 ; Hooker et Thomas, 2001, Métais, 2006 ; Orliac et al., 2010 ; Lihoreau et al., 2015 ; Luccisano et al., 2020 ; Weppe et al., 2020a, 2020b). Cependant, la prémétacristula est ici définie par son contact avec la postprotocrista (en bleu, **Figure 1**), bien visible chez les Diacodexidae (**Figure 2F**). En observant notamment la morphologie plus complexe de *Pseudamphimeryx schlosseri*, on constate que les trois crêtes sont présentes et que la crête médiale, qui part du métaconule et n'est pas en contact avec le métacône, correspond à l'endométacristula et non pas à la prémétacristula (**Figure 1E**). La crête médiale du métaconule chez les familles bunosélénodonte/sélénodontes européennes est donc identifiée dans cette étude comme une endométacristula. Une exception est cependant visible chez les Cebochoeridae, où la crête médiale du métaconule se connecte avec la postprotocrista au centre de la dent, et donc interprétée ici comme une prémétacristula (**Figure 1H-I**). Cette dernière est d'ailleurs fusionnée avec l'endométacristula chez certaines espèces de Choeropotamidae, allant à l'encontre de l'hypothèse d'Orliac et al. (2010) et Lihoreau et al. (2015), proposant plutôt une

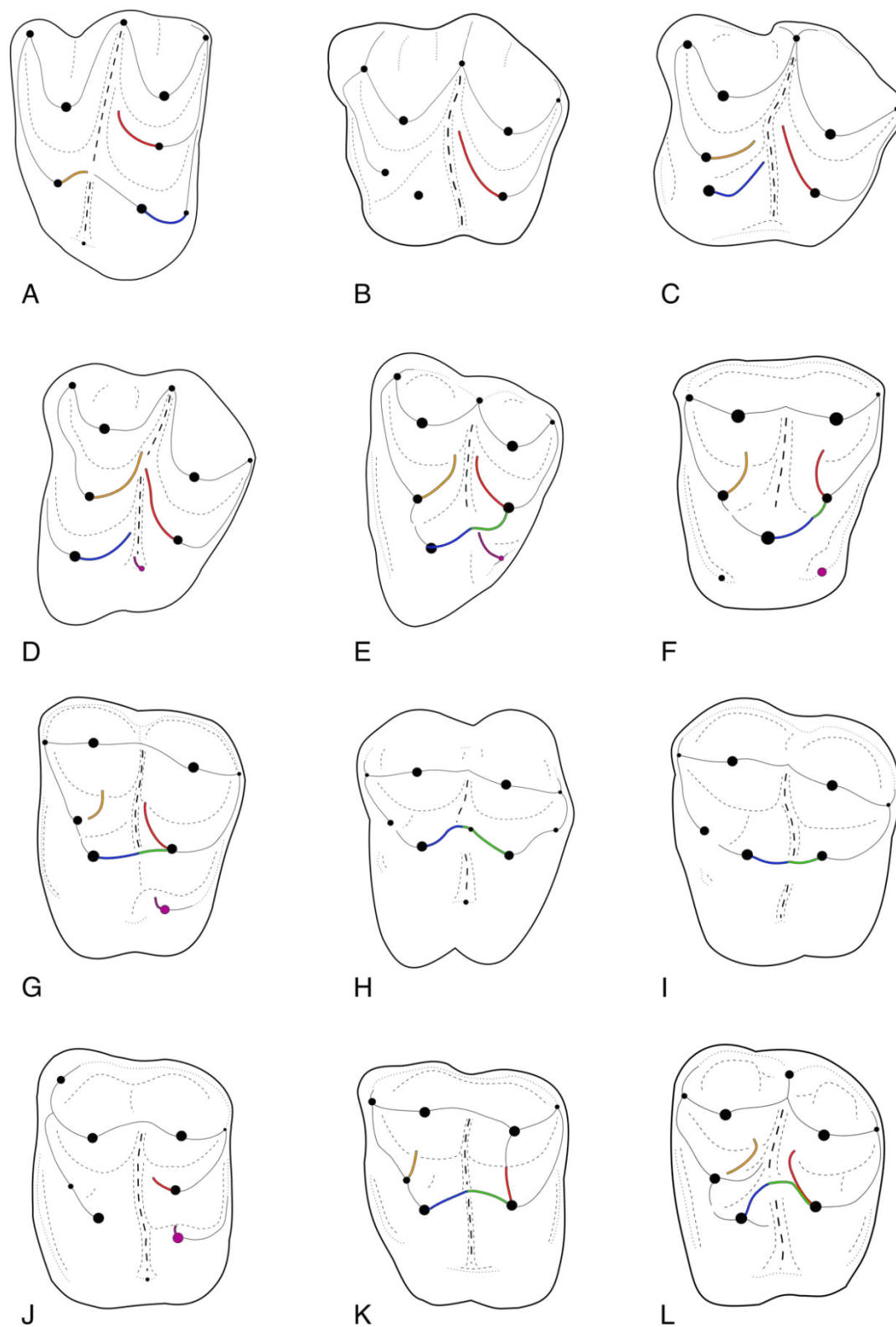


Figure 2 : Illustration de crêtes et cuspides homologues présentes sur les molaires supérieures d'artiodactyles, avec en rouge l'endométacristula, en vert la prémétacristula, en bleu la postprotocrista, en orange l'endoparacristula, et en violet l'hypocône. **A-** *Oxacron courtoisii* ; **B-** *Anoplotherium laurillardi* ; **C-** *Xiphodon castrense* ; **D-** *Amphimeryx murinus* ; **E-** *Pseudamphimeryx schlosseri* ; **F-** *Eurodexis russeli* ; **G-** *Hyperdichobune langi* ; **H-** *Acotherulum campichii* ; **I-** *Gervachoerus jaegeri* ; **J-** *Metriotherium mirabile* ; **K-** *Tapirulus depereti* ; **L-** *Amphirhagatherium fronstettense*. Les schémas ne sont pas à l'échelle.

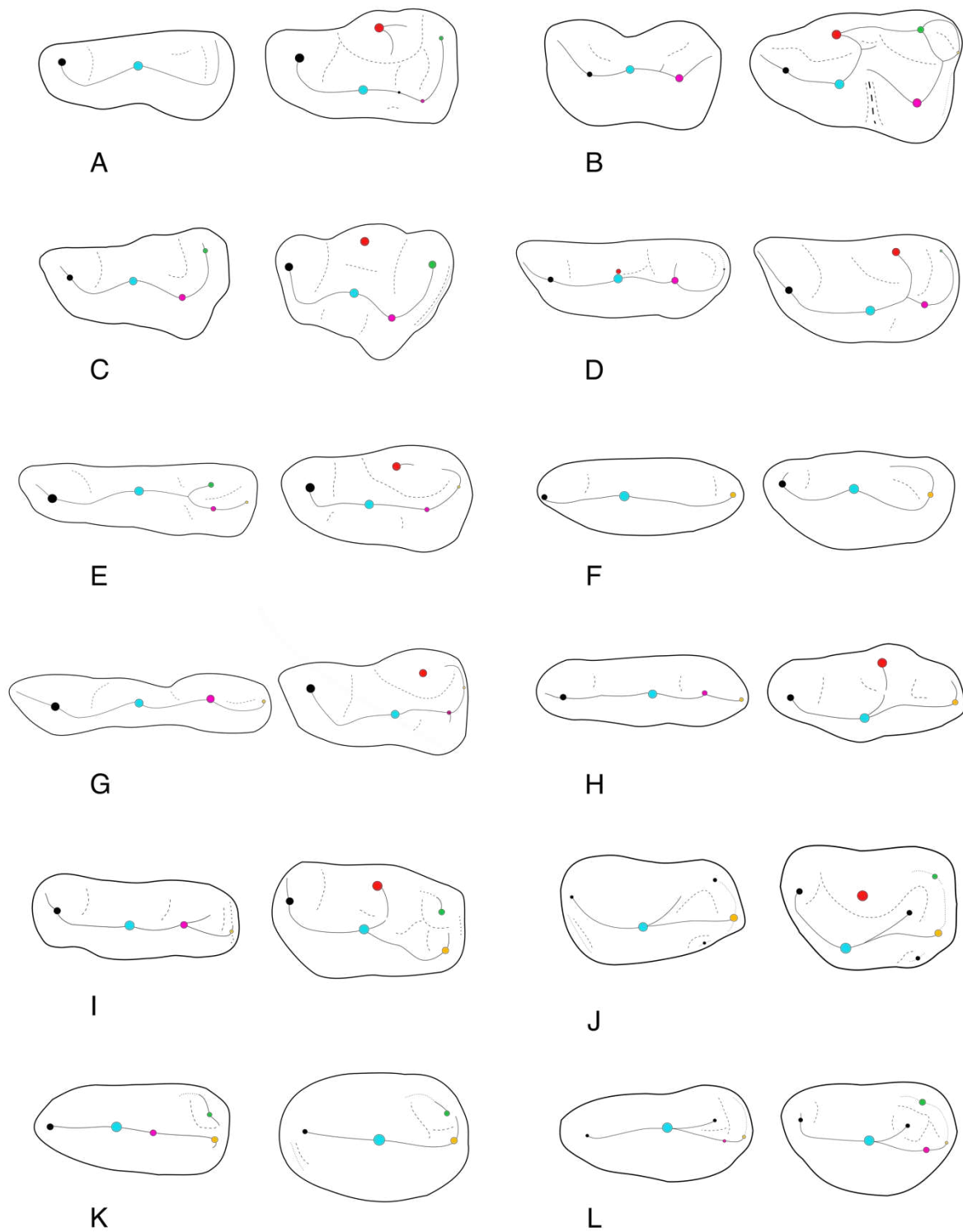


Figure 3 : Illustration des cuspides homologues présentes sur les P/3 et P/4 d'artiodactyles, avec en rouge le métaconide, en vert l'entoconide, en bleu le protoconide, en orange l'hypoconulide, et en rose l'hypoconide. **A-** *Oxacron courtoisii* ; **B-** *Mixtotherium cuspidatum* ; **C-** *Robiacina lavergnensis* ; **D-** *Dacrytherium elegans* ; **E-** *Xiphodon castrense* ; **F-** *Diacodexis gigasei* ; **G-** *Amphimeryx murinus* ; **H-** *Tapirulus perrierensis* ; **I-** *Metriotherium mirabile* ; **J-** *Haplobunodon lydekkeri* ; **K-** *Gervachoerus jaegeri* ; **L-** *Choeropotamus depereti*. Les schémas ne sont pas à l'échelle.

prémétacristula se divisant en deux bras mésiaux. Le raisonnement utilisé pour l'endométacristula peut être également appliqué à l'endoparacristula (en orange, **Figure 1**), qui chez *Pseudamphimeryx schlosseri*, avec son orientation médiale, est toujours en contact avec le paracône (**Figure 2E**). Ce contact est ensuite perdu chez les familles sélénodontes plus dérivées (e.g. Amphimerycidae, Cainotheriidae, Xiphodontidae) (**Figure 1A, 1C-D**) qui présentent des crêtes obliques et des vallées longues orientées vers le centre de la dent [comme déjà évoqué dans le codage de [Hooker et Weidmann, 2000](#) ou [Thewissen et al. \(2001\)](#)]. Une autre hypothèse d'homologie primaire importante sur les molaires supérieures concerne le codage de la cuspidé linguale cingulaire chez les Amphimerycidae (**Figure 1D-E**). Cette cuspidé est généralement codée comme une structure styloïde (voir dans [Lihoreau et al., 2015](#) ; [Luccisano et al., 2020](#) ; [Weppe et al., 2020a, 2020b](#)) et n'est parfois même pas prise en compte dans des analyses intégrant les représentants de la famille ([Gentry et Hooker, 1988](#) ; [Geisler et al., 2007](#)). Dans cette étude, je propose de coder cette cuspidé cingulaire chez les Amphimerycidae comme un hypocône. En effet, la présence d'un hypocône s'accompagne généralement par l'existence d'une endohypocrista dirigée médialement, cette structure étant notamment visible chez les genres *Hyperdichobune* et *Metricotherium* (**Figure 2G, 2J**). Ceci est également le cas chez *Pseudamphimeryx* et *Amphimeryx* (**Figure 2D-E**), et laisse ainsi supposer la présence d'un hypocône plutôt que d'un simple style chez les Amphimerycidae.

Sur les prémolaires inférieures, quelques hypothèses sur les crêtes et cuspidés méritent également d'être détaillées. Elles concernent notamment l'indentification de l'hypoconide et de l'hypoconulide (**Figure 3**), celles-ci présentant un panel d'états morphologiques important en termes de taille et de position au sein des AEE, rendant parfois leur codage difficile. L'hypoconulide sur les prémolaires inférieures est en réalité rarement codé dans les analyses phylogénétiques ([Gentry et Hooker, 1988](#) ; [Hooker et Weidmann, 2000](#) ; [Hooker et Thomas, 2001](#) ; [Geisler et al., 2007](#) ; [Weppe et al., 2020a, 2020b](#)) ou est identifié plutôt comme un distostylide avec un codage très évasif ([Boisserie et al., 2010](#) ; [Orliac et al., 2010](#) ; [Lihoreau et al., 2015](#) ; [Luccisano et al., 2020](#)). J'ai donc choisi ici d'identifier et de coder sur les prémolaires inférieures la cuspidé médiale issue du cingulide distal comme un hypoconulide. Ainsi chez les Diacodexidae, les P/4 et P/3 se composent d'un hypoconulide distal et médial large (**en orange Figure 3F**), tandis que chez les Cebochoeridae, Choeropotamidae, et Dichobunidae, la P/3 présente une large cuspidé distale supplémentaire nommée hypoconide, s'intercalant entre le protoconide et l'hypoconulide (voir fig. 9.1 dans [Gentry et Hooker, 1988](#) et fig. 2 dans [Boisserie et al., 2010](#)) (**en rose, Figure 3H-K**). Les autres familles bunosélénodontes/sélénodontes européennes (Amphimerycidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae, Robiacinidae,

Xiphodontidae) présentent quant à elles un large hypoconide sur la P/3 et P/4, avec un hypoconulide réduit à absent sur ces dernières et un hypoconide distale et linguale sur la P/4 (**Figure 2B-E**). De plus, contrairement aux autres genres de Choeropotamidae, *Amphirhagatherium*, *Choeropotamus* et *Thaumatognathus* présentent sur leurs P/4 un hypoconide disto-linguale large (**Figure 3L**), un codage semblable à celui des publications de [Hooker et Thomas \(2001\)](#), [Lihoreau et al. \(2015\)](#) et [Luccisano et al. \(2020\)](#).

3.3.2 – Analyse phylogénétique par parcimonie de Wagner

Les résultats obtenus par l'analyse phylogénétique par parcimonie de Wagner sur les artiodactyles endémiques européens retiennent 27 arbres également parcimonieux d'une longueur de 969 pas (indice de cohérence (IC) seulement sur les caractères informatifs = 0,236, et un indice de rétention (IR) = 0,751) (**Figure 4**). L'information phylogénétique portée par la matrice taxons/caractères est à la fois très bien structurée et fortement homoplastique. L'arbre de consensus ne présente quelques irrésolutions dans les relations entre les genres *Plesiomeryx* et *Caenomeryx* et entre les espèces d'*Anoplotherium* et de *Bunophorus* (**Figure 4**). La topologie du consensus strict montre tout d'abord qu'un grand clade (Clade A) intégrant l'ensemble des espèces d'AEE, qui se distingue du groupe externe des Diacodexidae [groupe ici paraphylétique incluant les genres *Bunophorus* et *Diacodexis*, mais également *Eurodexis* et *Eurodexeinae* indet. figuré dans [Luccisano et al., 2020](#)] (**Figure 4**). Ce nœud est robuste (Indice de Bremer (IB) ≥ 4) et soutenu par six synapomorphies non ambiguës (**Jeu de données S2**), avec la présence d'un hypocône et d'un métaconule larges (23^2 , IR = 0,63 ; 30^1 , IR = 0,86), d'un protocône mésial (27^0 , IR = 0,89), d'une endomésocristyla (14^1 , IR = 0,75), et d'une endométacristula dirigée mésio-buccalement (42^0 , IR = 0,90) sur les molaires supérieures, et la présence d'une longue prémétacristide (113^1 , IR = 0,68) sur les molaires inférieures. Ces caractères traduisent l'apparition de molaires plus complexes que la morphologie tribosphénique des Diacodexidae ; ces premières sont plus quadrangulaires et possèdent des cuspides plus larges et des crêtes plus développées, correspondant au grade « euartiodactyle » défini par [Stehlin \(1910\)](#) ([Sudre et Lecomte, 2000](#)) (**Figure 5**). Cette morphologie est d'ailleurs bien mise en évidence par les genres de Dichobunoidea européens de l'Eocène inférieur et du début de l'Eocène moyen, notamment chez *Protodichobune*, *Aumelasia*, *Cuisitherium*, *Hallebune* et *Hyperdichobune* ([Sudre, 1978](#) ; [Sudre et al., 1983a, 1983b](#) ; [Erfurt et Sudre, 1995](#) ; [Sudre et Lecomte, 2000](#) ; [Luccisano et al., 2020](#)) (**Figure 5**).

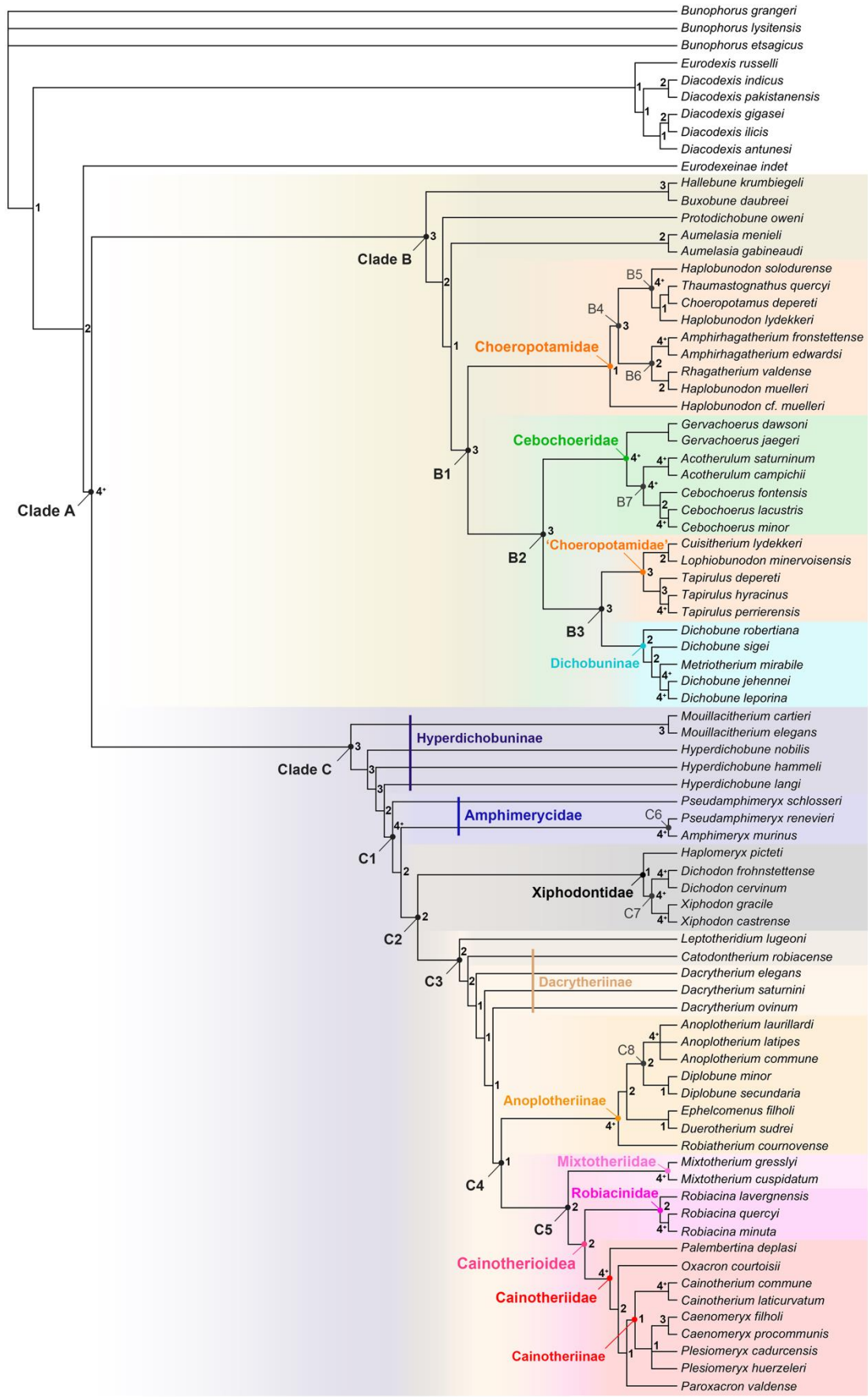


Figure 4 : Phylogénie des artiodactyles endémiques européens. Arbre consensus des 27 arbres les plus parcimonieux avec 969 pas (IC seulement sur les caractères informatifs = 0,236, IR = 0,751). L'indice de Bremer (IB) est indiqué en gras, 4⁺ signifiant un IB ≥ 4.

Deux grands ensembles monophylétiques se différencient ensuite au sein du Clade A (**Figure 4**). Le premier ensemble (Clade B) se compose de taxons bunodontes/bunosélénodontes appartenant aux Choeropotamidae, Cebochoeridae, Dichobuninae (*Dichobune* et *Metriotherium*, sensu Gentry et Hooker (1988) et aux genres *Aumelasia*, *Protodichobune*, *Buxobune* et *Hallebune* (**Figure 4**). Ce nœud est relativement robuste (IB = 3) et soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës (**Jeu de données S2**) avec : l'absence d'hypocône (22⁰, IR = 0,78) et la présence d'un métacône plus lingual que le paracone (33², IR = 0,91) sur les molaires supérieures, la présence d'une longue postprotocrista (133¹, IR = 0,67) sur la P4/ et la présence d'une préentocristide (110¹, IR = 0,93) sur les molaires inférieures. Au sein du Clade B, le clade (*Hallebune*, *Buxobune*), et les genres *Protodichobune* et *Aumelasia* se placent successivement en groupe frère d'un grand Clade B1 (IB = 3) incluant les Choeropotamidae, Cebochoeridae et Dichobuninae (**Figure 4**). Le regroupement de ces (sous)familles au sein d'un clade n'a, à ma connaissance, encore jamais été obtenu par une analyse phylogénétique, et est soutenu ici par quatre synapomorphies non ambiguës sur la denture inférieure (**Jeu de données S2**) avec : la présence d'une ectohypocristulide (119¹, IR = 0,60) et d'un petit conulide linguale secondaire (76¹, IR = 0,70) sur le troisième lobe de la M/3, et la présence d'une vallée entre le métaconide/métaconulide et l'entoconide (109¹, IR = 0,87) avec d'une préectoentocristide non fusionnée (107⁰, IR = 0,82) sur les molaires inférieures. En outre, les genres *Hallebune*, *Buxobune*, *Protodichobune* et *Aumelasia* ont été proposés à de nombreuses reprises dans la littérature comme étant à l'origine de groupes retrouvés ici au sein du clade B1 (Sudre, 1978 ; Sudre et al., 1983a ; Gentry et Hooker, 1988 ; Erfurt et Sudre, 1995 ; Luccisano et al., 2020).

Selon les résultats de cette analyse cladistique, les Choeropotamidae (*sensu* Hooker et Thomas, 2001 ; voir ci-dessous) sont paraphylétiques (**Figure 4**). Le Clade B1 se divise en effet en deux clades, d'un côté les Choeropotamidae *sensu stricto* [*Choeropotamus* genre type, Pilgrim (1941)] et de l'autre le Clade B2 incluant les Cebochoeridae, Dichobuninae et 'Choeropotamidae' restants (**Figure 4**). L'histoire de la systématique des Choeropotamidae est complexe. Pilgrim (1941) a tout d'abord défini la famille des Choeropotamidae sur la base du seul genre *Choeropotamus*, ainsi que celle des Haplobunodontidae, étroitement apparentée aux Choeropotamidae et composée des genres *Haplobunodon*, *Lophibunodon* et *Rhagatherium*. Sudre (1978) a ensuite inclus les genres *Amphirhagatherium* et *Antracobunodon* [maintenant

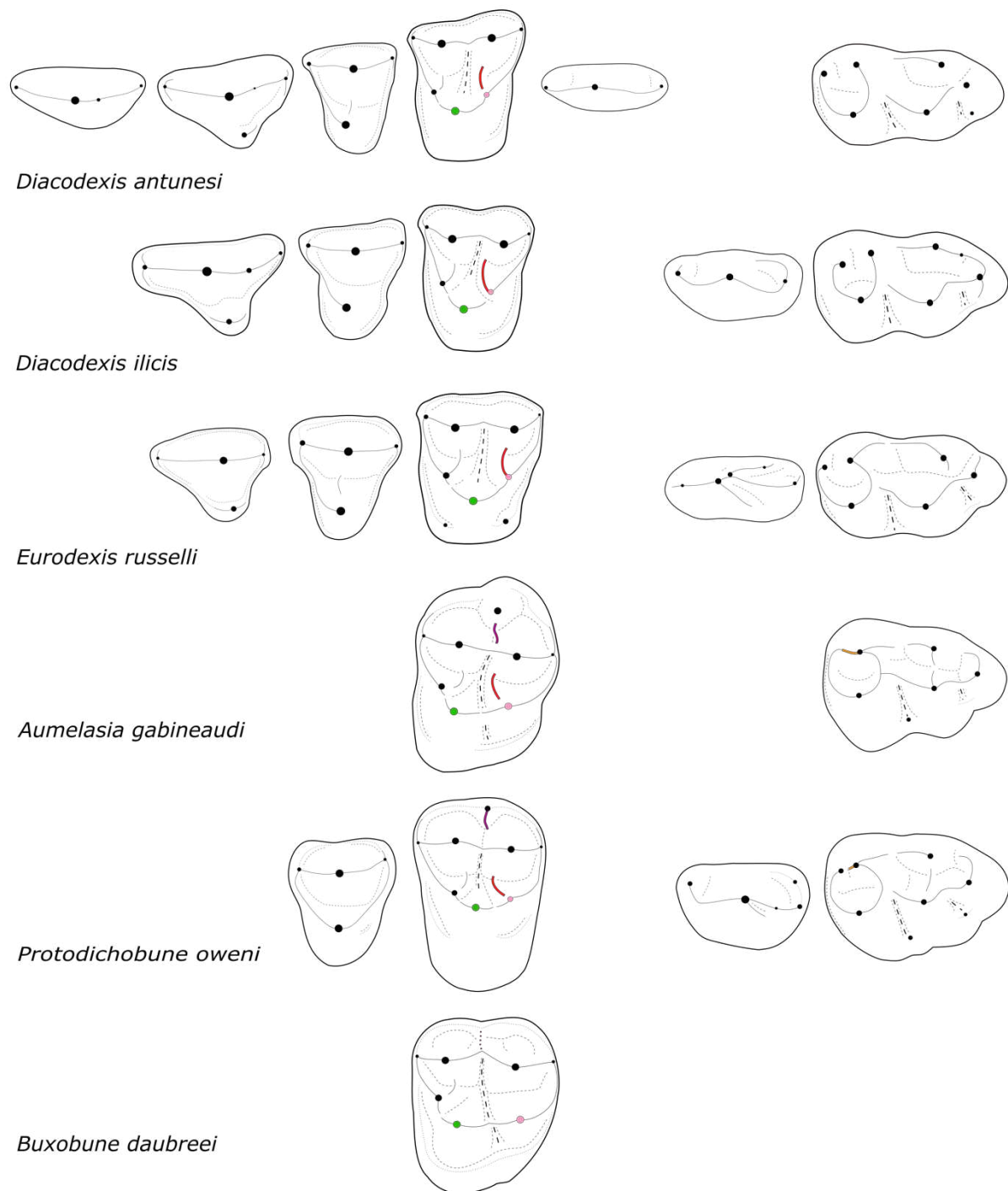


Figure 5 : Illustration de la morphologie dentaire des Diacodexidae et Dichobunoidea européens et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P/3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : violet, présence d'une endomésocristyla (14, IR = 0,75) ; vert, position du protocône (27, IR = 0,89) ; rose, taille du métaconule (30, IR = 0,86) ; rouge, direction de l'endométacristula (42, IR = 0,90) ; taille de la prémétacristide (113, IR = 0,68).

synonyme de *Amphirhagatherium* selon [Hooker et Thomas \(2001\)](#)] au sein des Haplobunodontidae. Les genres *Massilabune* ([Tobien, 1980](#)), *Parabunodon* ([Ducrocq et Sen, 1991](#)) et *Hallebune* ([Erfurt et Sudre, 1995](#)) y ont été par la suite également ajoutés. D'un autre côté, [Gentry et Hooker \(1988\)](#) avaient proposé d'unir au sein des Choeropotamidae les genres

Choeropotamus, *Cuisitherium* et *Thaumastognathus* et les Haplobunodontidae, une relation soutenue ensuite par [Hooker et Thomas \(2001\)](#) dans une analyse phylogénétique incluant également le genre *Tapirulus*. Cette classification fut ensuite reprise par [Erfurt et Métais \(2007\)](#). Cependant, la monophylie des Choeropotamidae a été fortement remise en question par de nombreux auteurs ([Gentry et Hooker, 1988](#) ; [McKenna et Bell, 1997](#) ; [Sudre et Lecomte, 2000](#) ; [Geisler et al., 2007](#)), et notamment par les analyses phylogénétiques récentes de [Lihoreau et al. \(2015\)](#) et [Luccisano et al. \(2020\)](#). Selon les résultats de la présente analyse, les Choeropotamidae (*sensu* [Hooker et Thomas, 2001](#)) sont divisés en deux clades : les Choeropotamidae *sensu stricto*, incluant le genre type *Choeropotamus*, ainsi que les genres *Amphirhagatherium*, *Haplobunodon*, *Rhagatherium* et *Thaumastognathus* ; et le clade des ‘Choeropotamidae’ restants, incluant les genres *Cuisitherium*, *Lophiobunodon* et *Tapirulus* (cf. description à partir du Clade B2) (**Figure 4**). La famille des Haplobunodontidae n’est donc, selon cette analyse, plus valide. Le nœud des Choeropotamidae *sensu stricto* est soutenu seulement par deux synapomorphies non ambiguës (IB = 1) (**Figure 6 ; Jeu de données S2**), avec la présence d’une individualisation importante du paraconule par rapport au protocône (vallée profonde ; 53², IR = 0,79) sur les molaires supérieures, et la présence d’une préentocristide en « boucle » (112¹, IR = 0,33) sur les molaires inférieures. Au sein des Choeropotamidae *sensu stricto*, le taxon *Haplobunodon* cf. *muelleri* décrit par [Erfurt \(1988\)](#) constitue la première ramification de la famille et se place avant la divergence des choeropotames plus dérivés (Clade B4) (**Figure 4**), une hypothèse déjà suggérée par [Erfurt et Métais \(2007\)](#). Le Clade B4 est quant à lui mieux soutenu (IB = 3) avec cinq synapomorphies non ambiguës (**Figure 6 ; Jeu de données S2**) : la présence d’une endomésocristyla qui contacte la prémétacrista et la postparacrista (15¹, IR = 0,67) sur M1/-M2/, la présence d’un paracône et métacône pincés (délimités par des fosses marquées ; 34¹, IR = 0,80), d’une prémétacristula et endométacristula fusionnées (45¹, IR = 1,00), et d’une postprotocrista dirigée médialement (55⁰, IR = 0,85) sur les molaires supérieures, ainsi que la présence d’une postprotocristide (168¹, IR = 0,53) sur la P/4. Le Clade B4 se divise également en deux clades (**Figures 4**) : le Clade B5 (IB ≥ 4) composé des espèces (*Haplobunodon soludorensis*, (*Haplobunodon lydekkeri*, (*Thaumastognathus quercyi*, *Choeropotamus depereti*))) et soutenu par cinq synapomorphies non ambiguës (**Figure 6 ; Jeu de données S2**), avec la présence d’un médiostyle large (21¹, IR = 0,78) et d’une préectométacristula (48¹, IR = 0,75) sur les molaires supérieures, la présence d’une conulide lingual petit (77¹, IR = 0,68) sur le troisième lobe de la M/3, la présence d’une postprotocrista non fusionnée (134⁰, IR = 0,46) sur la P/4, ainsi que la présence d’un centroconulide (177¹, IR = 0,75) sur la P/4 ; et le Clade B6 (IB = 2), composé

des espèces ((*Amphirhagatherium edwardsi*, *Amphirhagatherium fronstettense*), (*Rhagatherium valdense*, *Haplobunodon muelleri*)) et soutenu par sept synapomorphies non ambiguës au niveau des prémolaires (**Figure 6 ; Jeu de données S2**), avec la présence d'un métacone et d'un paraconule large (123², IR = 0,57 ; 126¹, IR = 0,50), d'une

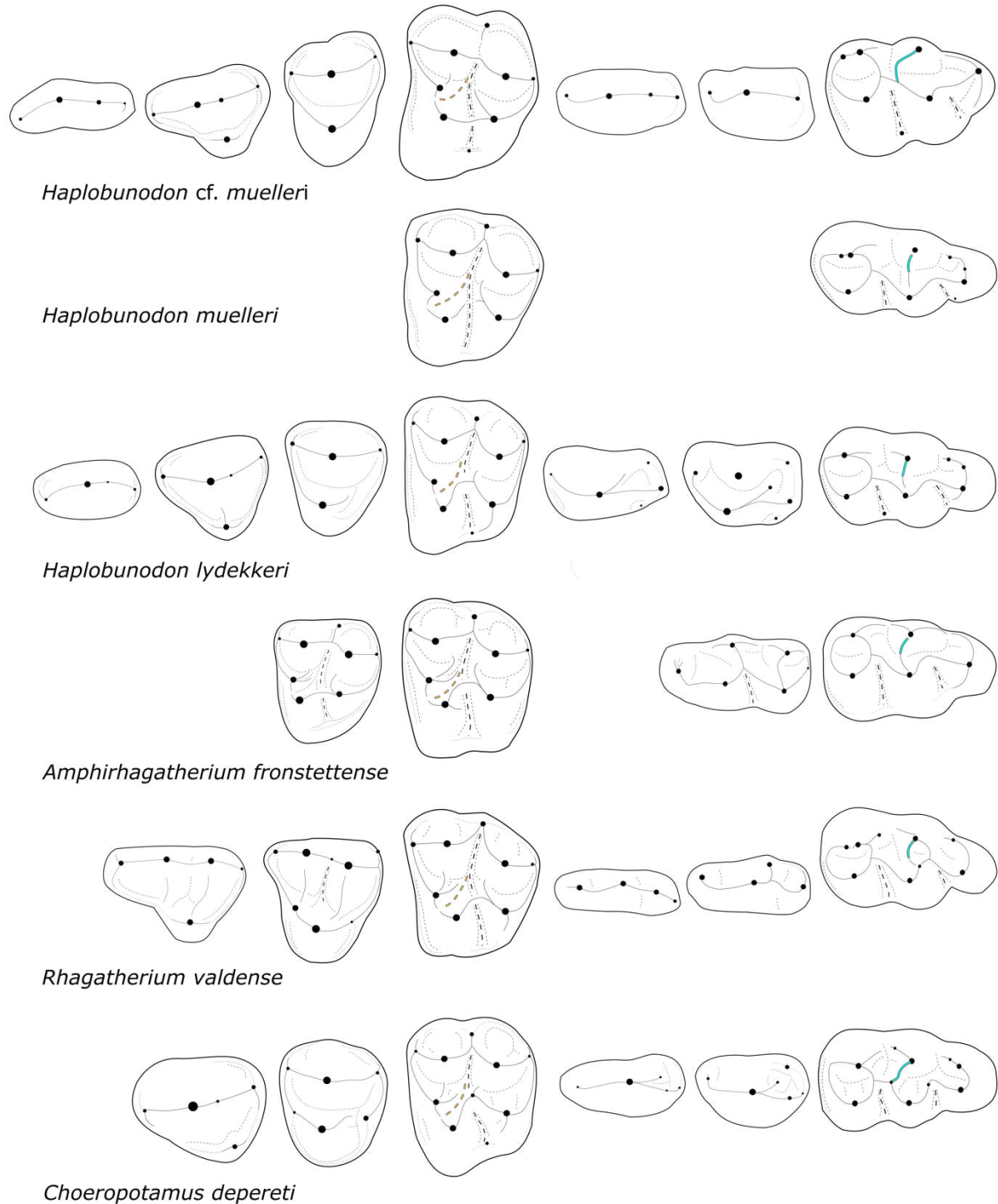


Figure 6 : Illustration de la morphologie dentaire des Choeropotamidae *sensu stricto* et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en orange, individualisation du paraconule (53, IR = 0,79) ; en cyan, présence d'une préentocristide en « boucle » (112, IR = 0,33).

endoparacristula qui contacte le paracône (127¹, IR = 1,00) et d'un mésostyle (139¹, IR = 0,60) sur la P4/, et la présence d'un métaconide (161¹, IR = 0,54), d'une longue postmétacristide (165¹, IR = 0,70) et d'une postectoprotocristide non fusionnée à la préhypocristide/ulide (169⁰, IR = 0,67) sur la P/4. La topologie retrouvée au sein du Clade B4 est très similaire à celle obtenue par [Hooker et Thomas \(2001\)](#). En effet, les topologies des Clade B5 et B6 y sont identiques, avec cependant, comme dit précédemment, l'absence des genres *Tapirulus*, *Lophiobunodon* et *Hallebune* au sein du Clade B6. De plus, tout comme dans [Hooker et Thomas \(2001\)](#), les résultats de l'analyse phylogénétique montrent que le genre *Haplobunodon* est polyphylétique (**Figure 4**), soulignant la nécessité d'une révision systématique du genre.

Le Clade B2 (IB = 3) incluant les Cebochoeridae, Dichobuninae et 'Choeropotamidae' restants (**Figure 4**) est soutenu par sept synapomorphies non ambiguës (**Jeu de données S2**) avec notamment : la présence d'un mésostyle réduit à absent (11⁰, IR = 0,90) et l'absence d'une endomésocristyla (14⁰, IR = 0,75) sur les molaires supérieures, la présence des deux lobes linguaux au même niveau (66⁰, IR = 0,66) sur les M1/-M2/, la présence d'une M2/ avec une largeur bucco-linguale plus importante que la longueur mésio-distale (67², IR = 0,70), la présence d'un protocône en position centrale (143⁰, IR = 0,46) sur la P3/, ainsi que la présence d'une préectoentocristide réduite à absente (105⁰, IR = 0,68) sur la M/3. Le Clade B2 se divise en deux clades, l'un correspondant aux Cebochoeridae, et l'autre (Clade B3) incluant les Dichobuninae et 'Choeropotamidae' restants (**Figure 4**). Les Cebochoeridae (IB ≥ 4) sont très bien soutenus avec neuf synapomorphies non ambiguës (**Figure 7 ; Jeu de données S2**) : la présence d'un diastème réduit à absent (6⁰, IR = 0,67) entre P/2-P/3, d'un cingulum mésial petit (35¹, IR = 0,69), de cuspides et vallées pincées bucco-lingualement (64¹, IR = 1,00), et l'absence d'une endométacristula (38⁰, IR = 0,88) et d'ectoparacristula (51⁰, IR = 0,82) sur les molaires supérieures, la présence d'une longue postectoentocristide (83¹, IR = 0,63) sur les M/1-M/2, la présence d'un conulide bucco-mésial (78¹, IR = 0,60) et d'un trigonide bucco-lingualement plus grand que le talonide (86³, IR = 0,87) sur la M/3, ainsi que la présence d'un centroconulide (103³, IR = 0,81) sur les molaires inférieures. Le genre *Gervachoerus* se différencie précocement au sein de la famille, en groupe frère du clade de cébochoeres plus dérivés (Clade B7) (**Figure 4**). La position « basale » de ce genre au sein des Cebochoeridae a déjà été suggérée dans la littérature ([Sudre, 1978](#) ; [Erfurt et Haubold, 1989](#) ; [Erfurt et Métails, 2007](#) ; [Luccisano et al., 2020](#)), en raison notamment de son apparition précoce dans le registre fossile [Bouxwiller, Mas de Gentil, Geiseltal Obere Mittelkohle ; début Eocène moyen, MP13 ; [Sudre \(1978\)](#), [Erfurt et Métails \(2007\)](#), [Luccisano et al., 2020](#)]. Le Clade B7 (IB ≥ 4), composé des genres (*Acotherulum*, *Cebochoerus*) (**Figure 4**), est quant à lui soutenu par six synapomorphies

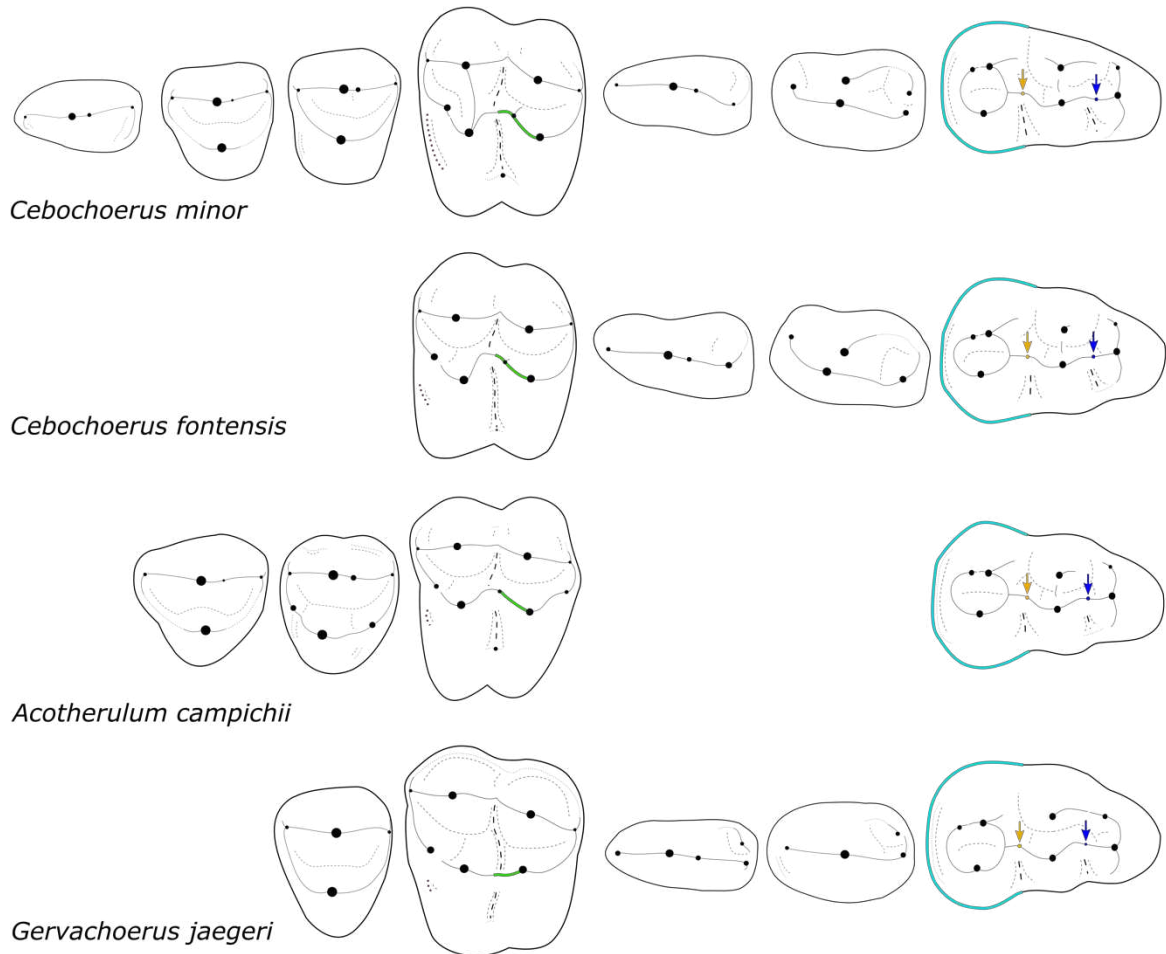


Figure 7 : Illustration de la morphologie dentaire des Cebochoeridae et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P/3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en violet, taille du cingulum mésial (35, IR = 0,69) ; en vert, orientation de la prémétacristula (55, IR = 0,85) ; en bleu, présence d'un conulide bucco-médial (78, IR = 0,60) ; en cyan, largeur du trigonide par rapport au talonide (86, IR = 0,87) ; en orange, présence d'un centroconulide (103, IR = 0,81).

non ambiguës (**Figure 7 ; Jeu de données S2**) avec : la présence d'un médiostyle large (21¹, IR = 0,78), d'un centroconule (31¹, IR = 0,80), et d'une postprotocrista dirigée médialement (55⁰, IR = 0,85) sur les molaires supérieures, la présence d'un paraconide très réduit et aplatie (179⁰, IR = 0,75 ; 180⁰, IR = 0,71) sur la P/3, ainsi que la présence de prémolaires bucco-lingualement large (193¹, IR = 0,56). La topologie obtenue pour ce clade est identique à celle obtenue par [Hooker \(1986\)](#), et s'oppose à l'hypothèse de [Sudre \(1978\)](#) proposant deux histoires évolutives différentes pour le genre *Cebochoerus*.

Le Clade B3 (IB = 3) est soutenu par cinq synapomorphies non ambiguës (**Jeu de données S2**) avec : la présence d'un paraconule petit (29¹, IR = 0,75) avec une très faible individualisation avec le protocône (53⁰, IR = 0,79) sur les molaires supérieures, la présence d'une préectoentocristide réduite à absente (106⁰, IR = 0,56) sur les M/1-M/2, et la présence d'une postmétacristide longue (165¹, IR = 0,70) et d'une postprotocristide (168¹, IR = 0,53) sur

la P/4. Il se divise en deux clades, l'un correspondant aux Dichobuninae et l'autre aux 'Choeropotamidae' restants (**Figure 4**), une association déjà mise en évidence dans l'analyse phylogénétique de Geisler et al. (2007) [*Dichobune* + Choeropotamidae]. Le nœud des Dichobuninae (IB = 2) est soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës sur la denture supérieure avec (**Figure 8 ; Jeu de données S2**) : l'absence d'un diastème (3^0 , IR = 0,62) entre la C-P1/, la présence d'un hypocône (22^1 , IR = 0,79) sur les M1/-M2/, et la présence d'un métaconule large (128^1 , IR = 0,58) et d'une postprotocrista réduite à absente (133^0 , IR = 0,68) sur la P4/. L'espèce *Dichobune robertiana* constitue la première ramification de la sous-famille (sensu Gentry et Hooker, 1988), et est suivie successivement de *Dichobune sigei*, *Metriotherium mirabile* et du clade (*Dichobune jehenenei*, *Dichobune leporina*) (**Figure 4**). *Dichobune robertiana* est régulièrement établie comme l'espèce la plus plésiomorphe du genre (Sudre, 1978 ; Luccisano et al., 2020), en raison de sa petite taille et de son apparition précoce dans le registre fossile [*Dichobune robertiana* de Nanterre, La Défense ; *Dichobune* cf. *robertiana* de Egerkingen, Lissieu ; Eocène moyen, MP13-MP14 ; Gervais (1852), Stehlin (1906), Sudre (1972, 1978), Sudre et al. (1990), Sudre et Ginsburg (1993), Luccisano et al. (2020)]. L'espèce *Dichobune* aff. *robertiana* d'Aumelas et Saint-Martin-de-Londres constituerait cependant une espèce encore plus plésiomorphe et plus précoce, avec la présence

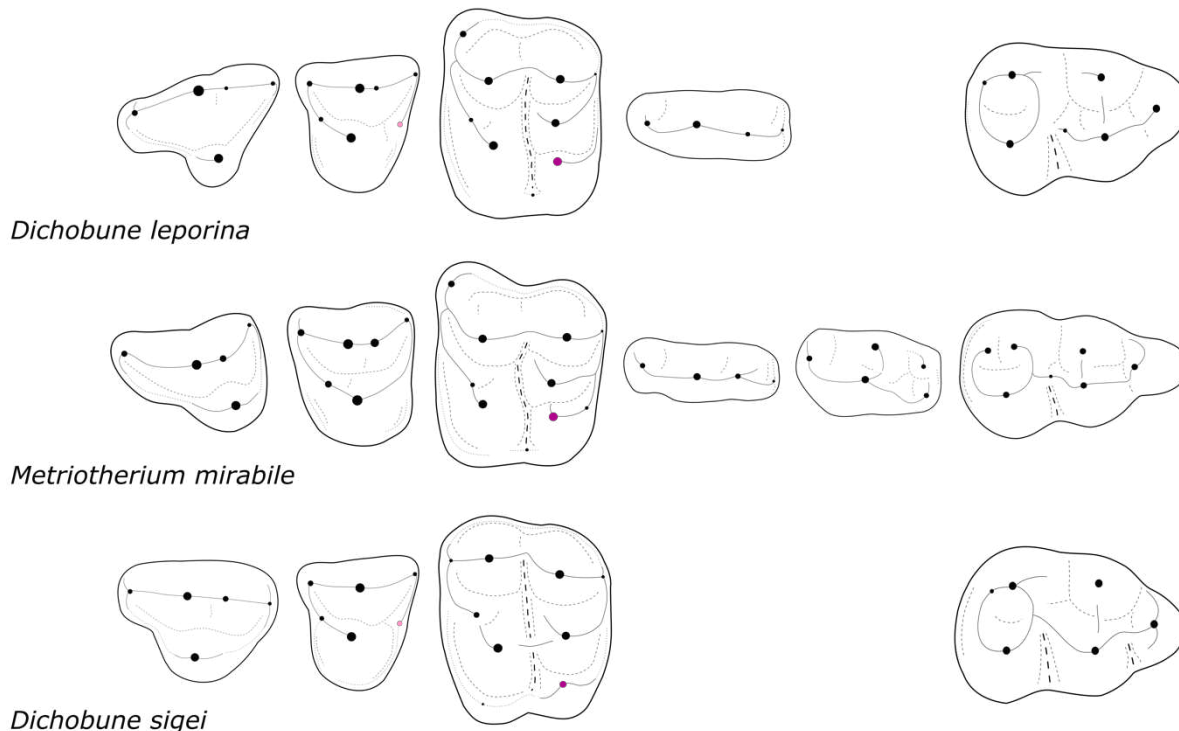


Figure 8 : Illustration de la morphologie dentaire des Dichobuninae et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P3-P3, M3. Les caractères sont les suivants : en violet, présence d'un hypocône (22, IR = 0,79) ; en rose, taille du métaconule (128, IR = 0,58).

d'un hypocône plus petit sur les molaires supérieures et d'un métaconide absent sur la P/4, et une répartition stratigraphique située entre le MP10 et le MP12 (Luccisano et al., 2020). La position plus dérivée des espèces *Metriotherium mirabile*, *Dichobune jehenei*, *Dichobune leporina* obtenue au sein de la sous-famille (Figure 4) est également largement suggérée dans la littérature (Sudre, 1978 ; Brunet et Sudre, 1980 ; Luccisano et al., 2020). De plus, selon les résultats de l'analyse phylogénétique présente, le genre *Dichobune* est paraphylétique (Figure 4).

Le nœud des « Choeropotamidae » restants (IB = 3) est soutenu quant à lui par cinq synapomorphies non ambiguës (Figure 9 ; Jeu de données S2) avec : la présence d'un parastyle large (8¹, IR = 0,81) sur les molaires supérieures, la présence d'une postprotocrista fusionnée au métacone (135¹, IR = 0,80) sur la P4/, la présence d'un lobe disto-lingual individualisé et incliné disto-buccalement (145¹, IR = 0,85) et l'absence d'une crête disto-

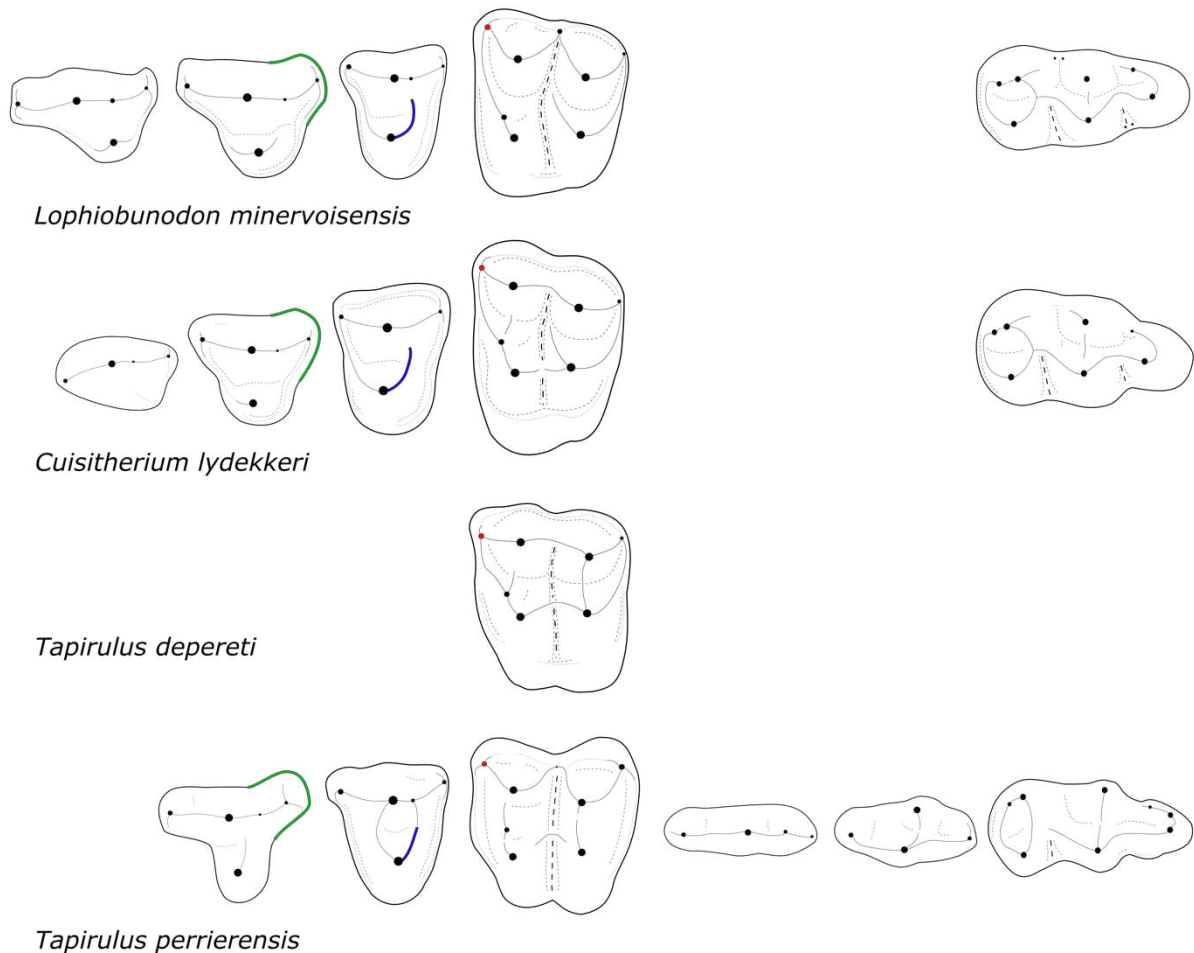


Figure 9 : Illustration de la morphologie dentaire des ‘Choeropotamidae’ restants et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P/3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en rouge, taille du parastyle (81, IR = 0,81) ; en bleu, fusion de la postprotocrista (135, IR = 0,80) ; en vert, individualisation et inclinaison du lobe disto-lingual (145, IR = 0,85).

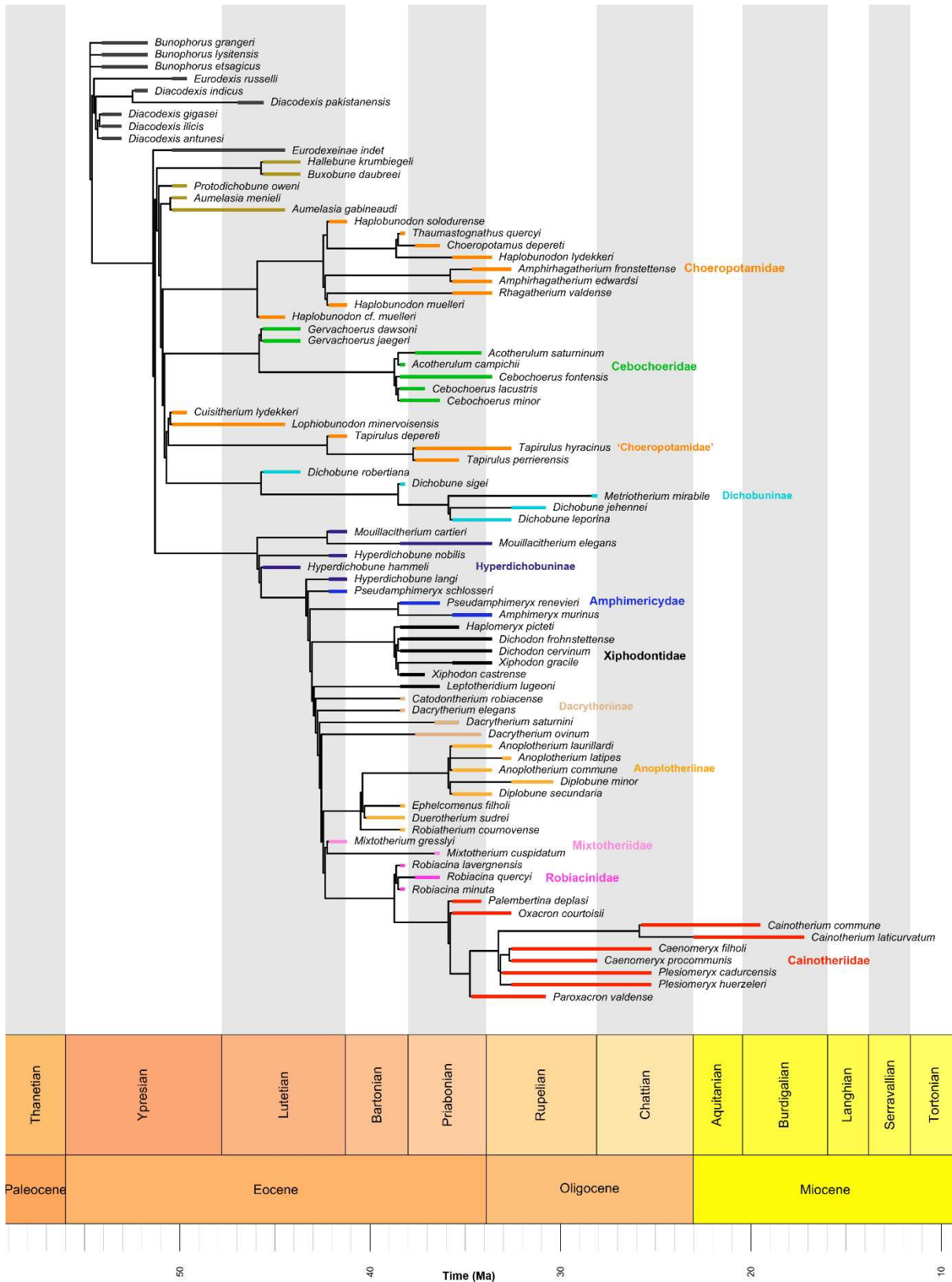


Figure 10 : Phylogénie des artiodactyles endémiques européens, calibrée dans le temps avec la méthode de Laurin (2004 ; *mbi*). Arbre consensus des 27 arbres les plus parcimonieux avec 969 pas (IC seulement sur les caractères informatifs = 0,236, IR = 0,751). En gras la répartition stratigraphique des espèces (voir section 3.2 – *Matériels et méthodes*). En couleur les groupes systématiques, voir **Figure 4**.

lingual (reliant le protocône et le métastyle ; 155^0 , IR = 0,53) sur la P3/, ainsi que l'absence d'ectohypocristulide (119^0 , IR = 0,60) sur la M/3. Il se divise en deux clades, l'un se composant des espèces du genre *Tapirulus* (*Tapirulus depereti*, (*Tapirulus hyracinus*, *Tapirulus perrierensis*)), et l'autre des espèces (*Cuisitherium lydekkeri*, *Lophiobunodon minervoensis*) (**Figure 4**). Le rapprochement de ces trois genres n'a, à ma connaissance, jamais été obtenu par une analyse phylogénétique, bien que *Lophiobunodon* ait été rapproché des deux autres genres de façon indépendante dans les travaux de [Hooker et Thomas \(2001 ; *Lophiobunodon* + *Tapirulus*\)](#) et [Luccisano et al. \(2020, *Lophiobunodon* + *Cuisitherium*\)](#). De manière similaire à ces deux dernières publications, les résultats de l'analyse phylogénétique montrent une position très dérivée des genres *Cuisitherium* et *Lophiobunodon* dans la topologie (**Figure 4**). Cette position très haute dans l'arbre, tout comme celle des Dichobuninae, pose ainsi question quant à l'âge de la radiation initiale des artiodactyles endémiques européens. En effet, le genre *Cuisitherium* semble être connu dès le MP8-9 [*Cuisitherium* ? sp., Avenay (MP8-9), [Sudre et al. \(1983b\)](#) ; *Cuisitherium lydekkeri*, Grauves (MP10), [Sudre et Lecompte \(2000\)](#), [Sudre et al. \(1983b\)](#)], et les premières occurrences des genres *Lophiobunodon* et *Dichobune* sont documentées entre le MP10 et le MP12 [*Lophiobunodon minervoensis* et *Dichobune* aff. *robertiana*, Aumelas, Saint-Martin-de-Londres, La Livinière, [Luccisano et al. \(2020\)](#), [Godinot et al. \(2018\)](#)]. Ceci impliquerait ainsi une radiation pour le Clade B1 beaucoup plus précoce que celle classiquement proposée dans la littérature autour du MP13 ([Erfurt et Métais, 2007](#); [Erfurt et al., 2007](#)), et suivrait l'hypothèse de [Luccisano et al. \(2020\)](#) sur une radiation avant la transition Eocène inférieur/moyen (MP10-MP11) (**Figure 10 ; Annexe 4, Figure S2**). Cependant, les premières occurrences des familles de Choeropotamidae et de Cebochoeridae se situent autour du MP12 et du MP13 [*Haplobunodon* cf. *muelleri*, Geiseltal untere Mittelkohle (MP12), [Erfurt \(1988\)](#) ; *Gervachoerus jaegeri*, Bouxwiller (MP13), [Sudre \(1978\)](#), [Erfurt et Haubold \(1989\)](#)], ce qui implique la présence d'une lignée fantôme relativement importante pour ces groupes (**Figure 10 ; Annexe 4, Figure S2**). Ce raisonnement s'applique également pour le Clade C, la première occurrence du genre le plus basal *Hyperdichobune* étant du MP13 [*Hyperdichobune hammeli*, Bouxwiller, La Défense, [Sudre \(1978\)](#), [Sudre et Ginsburg \(1993\)](#)] et la datation du Clade B située avant le MP10 [*Protodichobune oweni* et *Aumelasia menieli*, Grauves (MP10), [Sudre et al. \(1983a\)](#) ; *Aumelasia gabineaudi*, Aumelas (MP10-MP12), [Luccisano et al. \(2020\)](#)] (**Figure 10 ; Annexe 5, Figure S2**).

Le second ensemble monophylétique (Clade C, IB = 3) se compose d'une grande diversité de taxons bunosélénodontes/sélénodontes appartenant successivement aux

Hyperdichobuninae, Amphimerycidae, Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae, et Cainotherioidea (Robiacinidae + Cainotheriidae) (**Figure 4**), et est soutenu par cinq synapomorphies non ambiguës au niveau de la denture inférieure (**Figure 11 ; Jeu de données S2**) avec : la présence d'un petit paraconide (92^1 , IR = 0,78) et d'une premétacristide contactant ce dernier (114^1 , IR = 0,68) sur les molaires inférieures, la présence d'un métaconide (161^1 , IR = 0,54) et d'un mur distal (175^1 , IR = 0,74) sur la P/4, et la présence d'une P/1 prémolariformes (192^1 , IR = 0,75). Au sein de ce Clade C, selon les résultats de cette analyse phylogénétique, les Hyperdichobuninae (*Mouillacitherium*, *Hyperdichobune*) sont paraphylétiques et se placent en tant que ramifications basales du Clade C1 incluant les autres taxons bunosélénodontes/sélénodontes européens (**Figure 4**). Le rapprochement des Hyperdichobuninae avec ces derniers a déjà été proposé dans la littérature par les analyses



Figure 11 : Illustration de la morphologie dentaire des Hyperdichobuninae et Amphimerycidae, et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P/3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en violet, taille de l'hypocône (23 ; IR = 0,63) ; en jaune, taille du parastyle (146, IR = 0,50) ; en rouge, présence d'un métaconide (161, IR = 0,54) ; en vert, mur distal (175, IR = 0,74) ; en cyan la taille du paraconide (92, IR = 0,78).

phylogénétiques de [Gentry et Hooker \(1988\)](#) et de [Métais et al. \(2004\)](#), rapprochant notamment les Hyperdichobuninae des Amphimerycidae. Ces deux groupes partagent en effet certains caractères, comme la présence d'un hypocône (22^1 , IR = 0,79) sur les molaires supérieures ou la présence d'un parastyle très développé (146^1 , IR = 0,50) sur la P3/ (voir aussi dans [Sudre, 1978](#) ; [Sudre et al., 1983a](#) ; [Hooker et Weidmann, 2000](#)) (**Figure 11**).

Le Clade C1 (IB \geq 4) est très bien soutenu par 11 synapomorphies non ambiguës localisées essentiellement sur les molaires supérieures (**Jeu de données S2**) avec : la présence d'un mésostyle large (11^1 , IR = 0,90), d'un contact buccal entre la prémétacrista et la postparacrista (13^0 , IR = 0,92), d'un métastyle plus lingual que le parastyle (18^1 , IR = 0,82), d'un hypocône très petit (23^0 , IR = 0,63), d'un métacône légèrement plus lingual que le paracône (33^2 , IR = 0,91), et l'absence d'endomésocristyla (14^0 , IR = 0,75) et de lobes linguaux au même niveau (66^1 , IR = 0,66) sur les M1/-M2/, la présence d'un parastyle large (8^1 , IR = 0,81), d'une postprotocrista dirigée médialement (55^0 , IR = 0,85), d'une endoparacristula longue et dirigée distalement (63^1 , IR = 0,93) sur les molaires supérieures, ainsi que la présence d'un trigonide de même largeur bucco-lingual que la talonide (86^1 , IR = 0,87) sur la M/3. Le regroupement des Amphimerycidae, Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae, et Cainotherioidea est régulièrement retrouvé dans la littérature ([Gentry et Hooker, 1988](#) ; [Geisler et al., 2007](#) ; [Lihoreau et al., 2015](#) ; [Luccisano et al., 2020](#)). Le Clade C1 de cette analyse est d'ailleurs similaire au clade des « familles bunosélénodontes européennes » obtenu dans [Luccisano et al. \(2020\)](#), bien que les relations inter-familiales soient très différentes (**Figure 4**). Selon les résultats de la présente analyse phylogénétique, au sein du Clade C1, les Amphimerycidae sont paraphylétiques et l'espèce *Pseudamphimeryx schlosseri* et le clade (*Pseudamphimeryx renevieri*, *Amphimeryx murinus*) se placent successivement en groupe frère du Clade C2 incluant les taxons bunosélénodontes/sélénodontes restants (**Figure 4**). La différenciation précoce des Amphimerycidae dans la topologie a déjà été suggérée par les analyses phylogénétiques de [Weppe et al. \(2020a, 2020b\)](#), et va à l'encontre d'une différenciation plus tardive généralement proposée dans la littérature ([Gentry et Hooker, 1988](#) ; [Geisler et al., 2007](#) ; [Lihoreau et al., 2015](#) ; [Luccisano et al., 2020](#)). Dans l'analyse proposée ici, le clade des Amphimerycidae dérivés (C6) est séparé de *Pseudamphimeryx schlosseri* par 13 synapomorphies non ambiguës, dont six soutiennent le Clade C6 (IB \geq 4) (**Figure 11** ; **Jeu de données S2**) avec : la présence d'un métastyle large (19^1 , IR = 0,89) sur la M3/, la présence d'une vallée entre le protocône et le paraconule (52^0 , IR = 0,87) et l'absence d'ectoparacristula (51^0 , IR = 0,82) sur les molaires supérieures, la présence d'une postprotocristid non fusionnée (101^0 , IR = 0,50), d'une prémétacristide réduite à absente (113^0 , IR = 0,68) sur les molaires

inférieures et l'absence d'une posthypocristulide (118⁰, IR = 0,69) sur la M/3. Ces résultats soulignent ainsi la nécessité d'une révision systématique au sein de la famille des Amphimerycidae. L'espèce *Pseudamphimeryx schlosseri* pourrait en effet être attribuée à un nouveau genre, allant à l'encontre de la classification de Stehlin (1910), et être retirée également des Amphimerycidae (*sensu* Stehlin, 1910).

Le Clade C2 (IB = 2), incluant les Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea (Figure 4), est quant à lui soutenu par 10 synapomorphies non ambiguës (Jeu de données S2) avec : la présence d'un diastème réduit à absent (4⁰, IR = 0,77) entre P1/-P2/, la présence d'une M2/ avec une largeur bucco-linguale égale à la longueur mésio-distale (67¹, IR = 0,70), l'absence d'hypocône (22⁰, IR = 0,79) sur les M1/-M2/, la présence d'un parastyle projeté mésialement (9¹, IR = 0,76) sur les molaires supérieures, la présence d'un conulide linguale secondaire large (76², IR = 0,70) et d'une longue postectoentocristide (88¹, IR = 0,63) sur la M/3, la présence d'une longue posthypocristulide (81¹, IR = 0,77) sur les M/1-M/2, la présence d'une préhypocristide fusionnée (94¹; IR = 0,74) et d'une longue postmétacristide (100¹, IR = 0,57) sur les molaires inférieures, ainsi que l'absence d'un mur distal (175¹, IR = 0,74) sur la P/4. Il se divise en deux clades, l'un correspondant aux Xiphodontidae et l'autre au Clade C3 incluant les Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea (Figure 4). Les résultats de cette analyse phylogénétique proposent ainsi la première phylogénie formelle des Xiphodontidae (Figure 4). Le nœud (IB = 1) est cependant faiblement robuste et n'est soutenu que par trois synapomorphies non ambiguës au niveau des prémolaires (Figure 12 ; Jeu de

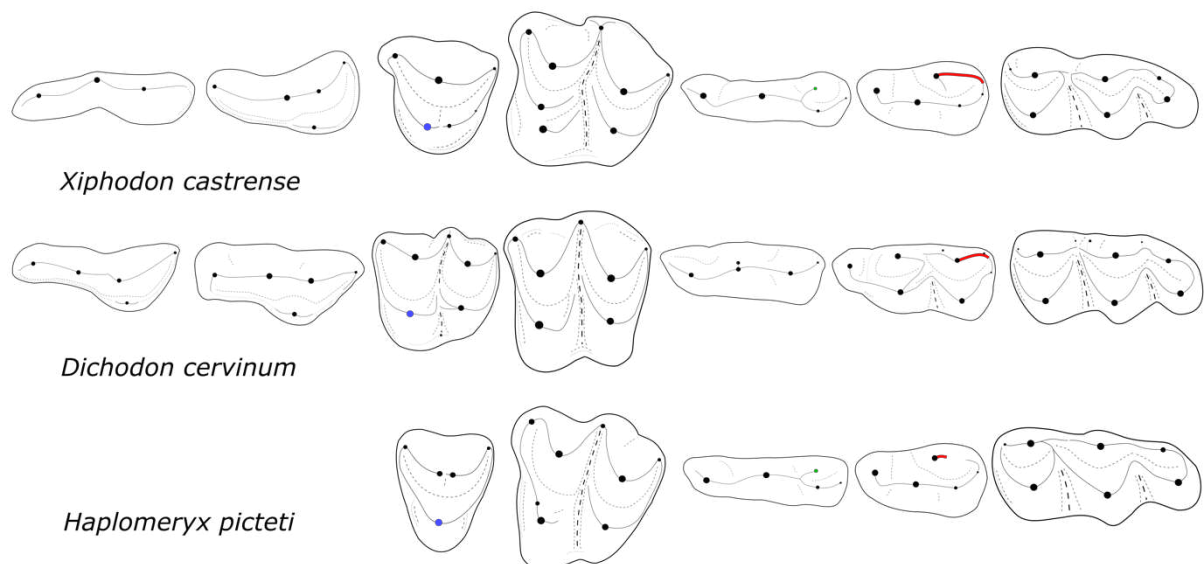


Figure 12 : Illustration de la morphologie dentaire des Xiphodontidae et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en bleu, position du protocône (131 ; IR = 0,58) ; en rouge, postectométacristide (172 ; IR = 0,56) ; en vert, taille de l'entoconide (186 ; IR = 0,38) sur la P/3.

données S2) avec : la présence d'un protocône mésial (131¹, IR = 0,58) sur la P4/, la présence d'une longue postectométracristide (172¹, IR = 0,56) sur la P/4 et la présence d'un large entoconide (186¹, IR = 0,38) sur la P/3. Les Xiphodontidae se composent des genres *Haplomeryx*, *Xiphodon* et *Dichodon* (**Figure 4**), ce qui corrobore la classification proposée par [Sudre \(1978\)](#) ; le genre *Paraxiphodon* est ici considéré comme synonyme du genre *Xiphodon*. Le genre *Haplomeryx* se place en groupe frère du clade (*Dichodon*, *Xiphodon*) ou C7, ce dernier (IB ≥ 4) étant soutenu par huit synapomorphies (**Figures 4, 12 ; Jeu de données S2**) avec : l'absence d'une préprotocrista (50⁰, IR = 0,78) et d'une ectoparacristula (51⁰, IR = 0,82), la présence d'une postprotocrista avec une forme angulaire (56¹, IR = 1,00) sur les molaires supérieures, la présence d'une M3/ plus large que la M2/, la présence d'un contact entre la préhypocristide et la préentocristide (95², IR = 0,95), et d'une prémétacristide non fusionnée (114⁰, IR = 0,68) sur les molaires inférieures, la présence d'une P4/ quadrangulaire (122¹, IR = 0,53), et la présence d'un paraconide aplati (180⁰, IR = 0,71) sur la P/3. Le clade C3 (IB = 2), incluant les Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea (**Figure 4**) est quant à lui soutenu par cinq synapomorphies non ambiguës (**Figure 13 ; Jeu de données S2**) avec : la présence d'une longue préectoparacristyla (148¹, IR = 0,68) sur la P3/, la présence d'une postectoentocristide non fusionnée (89⁰, IR = 0,57) sur la M/3, la présence d'une préectoentocristide non fusionnée (107⁰, IR = 0,82) et d'une vallée entre le métaconide/métaconulide et l'entoconide (109¹, IR = 0,87) sur les molaires inférieures, ainsi que la présence d'une longue postmétacristide (165, IR = 0,70) sur la P/4. Le regroupement de ces dernières familles au sein d'un clade a déjà été proposé dans les analyses phylogénétiques de [Weppe et al. \(2020a, 2020b\)](#).

Au sein du Clade C3, les genres *Leptotheridium*, *Catodontherium*, et les espèces du genre *Dacrytherium* se placent en groupe frère du Clade C4 incluant les Anoplotheriinae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea (**Figure 4**). Ces résultats s'opposent à la classification proposée par [Gentry et Hooker \(1988\)](#) et [Hooker et Weidmann \(2000\)](#) sur l'inclusion du genre *Leptotheridium* au sein des Xiphodontidae, et rejoint l'hypothèse de [Stehlin \(1910\)](#), [Depéret \(1917\)](#) et [Sudre \(1978\)](#) sur son rapprochement avec les genres *Catodontherium* et *Dacrytherium*. Les résultats de cette analyse phylogénétique montrent également que la sous-famille des Dacrytheriinae (*Catodontherium* + *Dacrytherium* ; *sensu* [Gentry et Hooker, 1988](#)) est paraphylétique, tout comme le genre *Dacrytherium* (**Figure 4**). Le Clade C4 (IB = 1) est ici faiblement robuste et soutenu par six synapomorphies non ambiguës (**Jeu de données S2**) avec : la présence d'un mésostyle pincé (12¹, IR = 0,50) sur les M1/-M2/, la présence de cristyles petites et prononcées (7¹, IR = 0,66) sur les molaires supérieures, la présence d'une

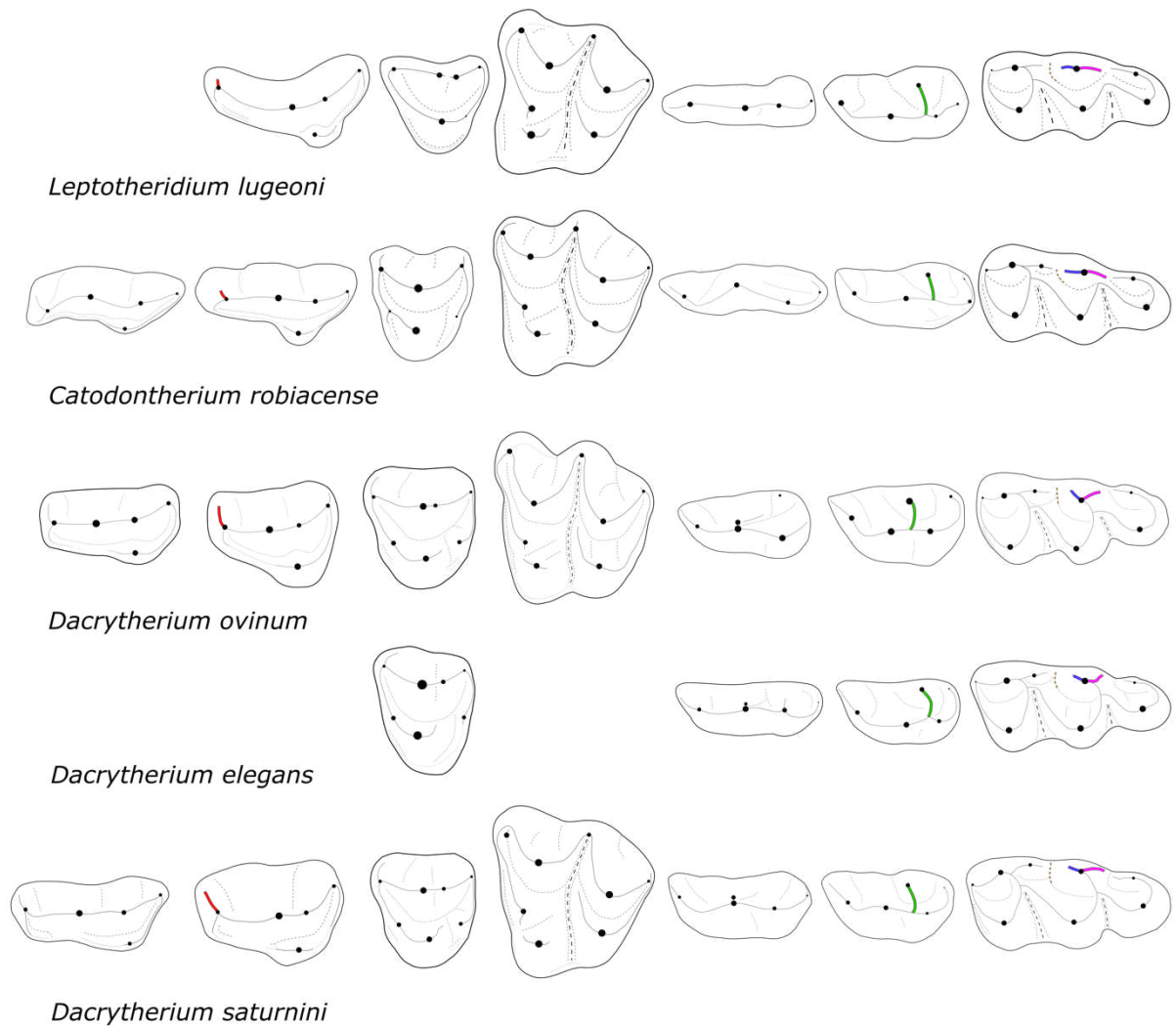


Figure 13 : Illustration de la morphologie dentaire de *Leptotheridium* et des Dacrytheriinae, et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P/3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en fuchsia, postectoentocristide non fusionnée (89, IR = 0,57) ; en bleu, préectoentocristide non fusionnée (107, IR = 0,82) ; en orange, présence d'une vallée entre le métaconide/métaconulide et l'entoconide (109, IR = 0,87) ; en rouge, taille de la préectoparacristyla (148, IR = 0,68) ; taille de la postmétacristide (165, IR = 0,70).

postentocristide (84¹) sur les M/1-M/2, la présence d'un conulide lingual secondaire réduit à absent (76⁰, IR = 0,70) sur la M/3, la présence d'une préhypocristide en contact avec le métaconulide (95⁰, IR = 0,95) sur les molaires inférieures, ainsi que l'absence d'un métaconide (184⁰, IR = 0,50) sur la P/3. Il se divise en deux clades, l'un correspondant aux Anoplotheriinae et l'autre au Clade C5 incluant les Mixtotheriidae et Cainotherioidea (**Figure 4**). Les résultats de cette analyse phylogénétique proposent ainsi la première phylogénie formelle des Anoplotheriidae (**Figure 4**). Le nœud des Anoplotheriinae (IB \geq 4) est très robuste et soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës au niveau des molaires inférieures (**Figure 14** ; **Jeu de données S2**) avec : la présence d'un paraconide large (92², IR = 0,78), de postectométacristulide et prémétacristide réduites à absentes (98⁰, IR = 0,70 ; 113⁰, IR = 0,68),

et d'un cingulide mésial très faible à absent (121^0 , IR = 0,71). La sous-famille des Anoplotheriinae comprend les genres (*Robiatherium*, ((*Durotherium*, *Ephelcomenus*), ((*Diplobune*, *Anoplotherium*))) (Figure 4), une classification déjà suggérée par Sudre (1988) et Cuesta et Badiola (2009). Le genre *Robiatherium* se place en tant que première ramification de la sous-famille (Figure 4), une hypothèse également suggérée par ces auteurs. Le clade (*Anoplotherium*, *Diplobune*) ou C8 (IB = 2) est le plus dérivé au sein des Anoplotheriinae (Figure 4), et est ici soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës (Figure 14 ; Jeu de

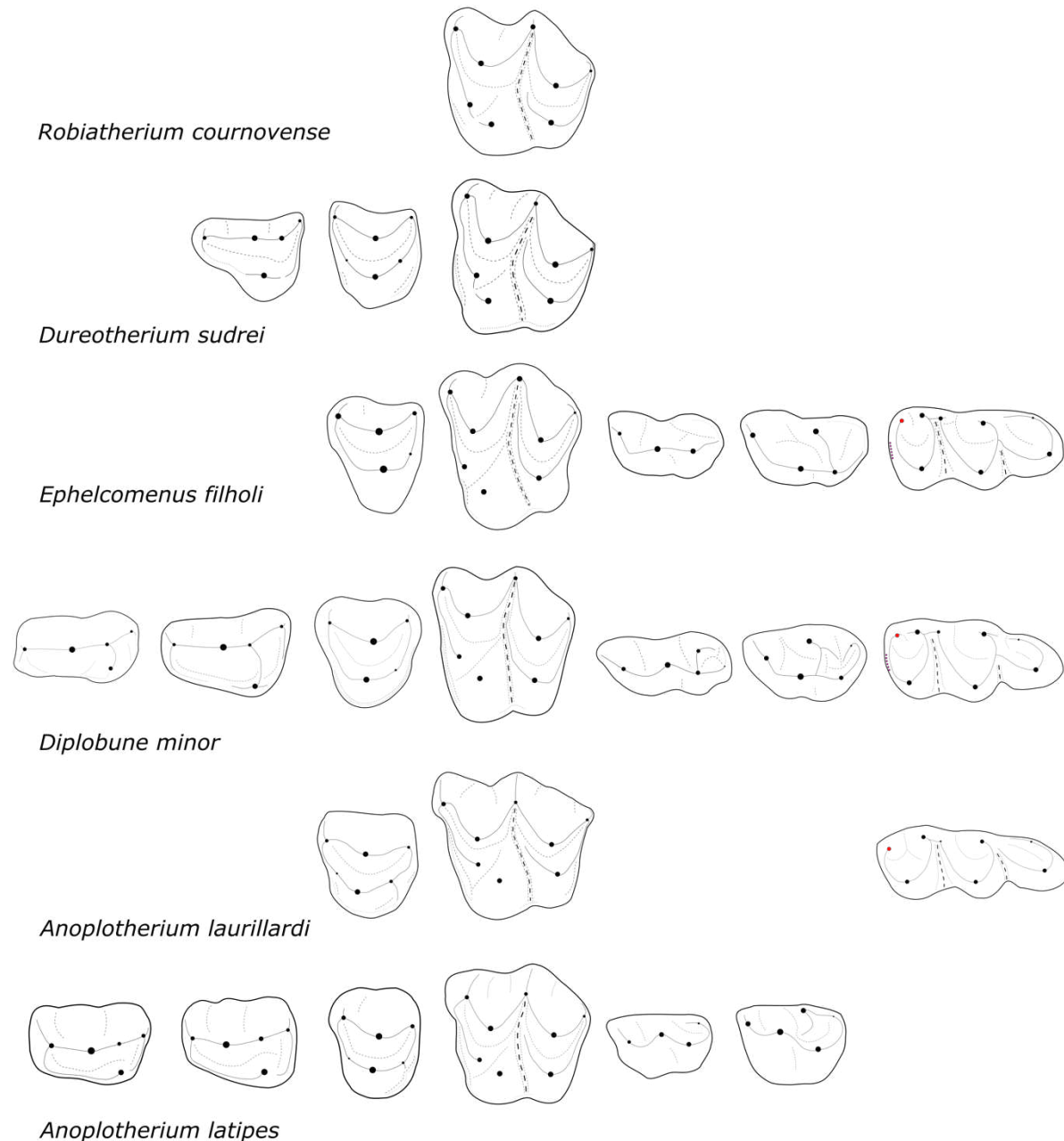


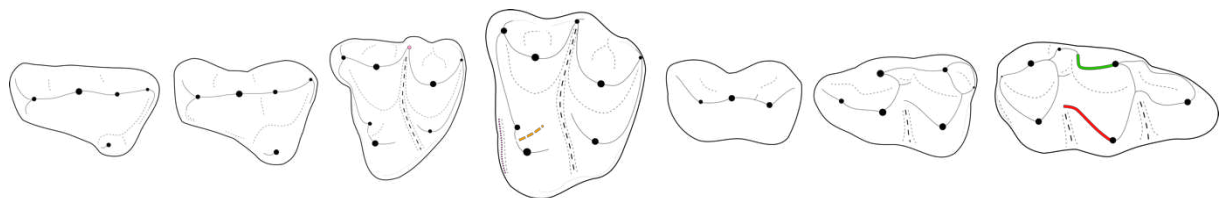
Figure 14 : Illustration de la morphologie dentaire des Anoplotheriinae, et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P3-P3, M3. Les caractères sont les suivants : en rouge, taille du paraconide (92, IR = 0,78) ; en violet, taille du cingulide mésial (121, IR = 0,71).

données S2) avec : l'absence de préprotocrista (50^0 , IR = 0,78) et d'ectoparacristula (51^0 , IR = 0,82), et la présence d'une vallée entre le protocône et le paraconule (52^0 , IR = 0,87) sur les molaires supérieures, et la présence d'une postectoentocristide réduite à absente (83^0 , IR = 0,63) sur les M/1-M/2. La super-famille des Anoplotherioidea incluant Anoplotheriinae, Dacrytheriinae et Xiphodontidae proposée par [Gentry et Hooker \(1988\)](#) n'est donc ici pas soutenue par les résultats de cette analyse phylogénétique, et la famille des Anoplotheriidae (*sensu* [Gentry et Hooker, 1988](#)) est paraphylétique (**Figure 4**).

Le Clade C5 (IB = 2), incluant Mixtotheriidae et Cainotherioidea (**Figure 4**), est soutenu dans cette analyse par 12 synapomorphies non ambiguës (**Jeu de données S2**) avec : la présence d'une canine inférieure caniniforme (2^0 , IR = 0,64), la présence d'une M2/ avec une largeur bucco-linguale plus importante que la longueur mésio-distale (67^2 , IR = 0,70), la présence d'un métastyle plus lingual que le parastyle (18^1 , IR = 0,82) sur les M1/-M2/, la présence d'un paraconule petit (29^1 , IR = 0,75) sur les molaires supérieures, la présence de molaires supérieures subtriangulaires (protocône linguale ; 68^1 , IR = 0,67), la présence d'un bassin du talonide bucco-lingualement plus large que le bassin du trigonide (85^1 , IR = 0,87) sur les M/1-M/2, la présence d'une postectoentocristide fusionnée (89^1 , IR = 0,57) et d'un trigonide bucco-lingualement plus petit que le talonide (86^0 , IR = 0,87) sur la M/3, l'absence de crête mésio-linguale (contact entre le protocône et le parastyle ; 150^0 , IR = 0,50) sur la P3/, la présence d'un protoconide et d'un métaconide au même niveau sur l'axe mésio-distal (163^0 , IR = 0,65) et d'un métaconide plus haut que le protoconide (164^2 , IR = 0,75) sur la P/4, ainsi que la présence d'une P/1 caniniforme (192^0 , IR = 0,75). Ces résultats diffèrent légèrement de ceux obtenus par [Weppe et al. \(2020a, 2020b\)](#) sur la position de la famille des Mixtotheriidae par rapport aux Cainotherioidea (**Figure 4**). En effet, selon les résultats de ces derniers auteurs (voir Chapitre 1), les Anoplotheriidae sont plus proches des Cainotherioidea, les Mixtotheriidae se plaçant en groupe frère du clade (Anoplotheriidae, Cainotherioidea). Cette différence observée peut s'expliquer tout d'abord par l'échantillonnage plus important pris en compte dans cette étude, modifiant de fait l'histoire évolutive des caractères. Elle peut s'expliquer également par le niveau de codage réalisé dans cette étude, le nombre de caractères - notamment au niveau des prémolaires - étant ici beaucoup plus important (72 dans cette étude contre 21 dans [Weppe et al., 2020b](#)), et la cuspidé linguale secondaire chez les Mixtotheriidae codée comme un métastylide dans [Weppe et al. \(2020a, 2020b\)](#) étant ici codée comme un métaconulide (voir **Matrice nexus**). Les résultats de cette analyse phylogénétique rejoignent ainsi les résultats obtenus par [Hooker et Weidmann \(2000\)](#) sur le regroupement des familles des Mixtotheriidae, Robiacinidae et Cainotheriidae (**Figure 4**). Ces derniers auteurs proposent de plus d'inclure ces

trois familles au sein de la super-famille des Cainotherioidea. Cependant, en raison du nombre important de synapomorphies séparant les Mixtotheriidae et les Cainotherioidea (22 non ambiguës ; **Jeu de données S2**), je resterai dans cette étude sur la classification proposée par [Weppe et al. \(2020a\)](#) intégrant seulement les familles des Robiacinidae et Cainotheriidae au sein de la super-famille.

Les Mixtotheriidae ($IB \geq 4$) sont ici très bien soutenus par huit synapomorphies non ambiguës (**Figure 15 ; Jeu de données S2**) avec : la présence d'un petit cingulum buccal (36¹, IR = 0,83) et d'une très faible individualisation du paraconule avec le protocône (53⁰, IR = 0,79) sur les molaires supérieures, la présence d'une préhypocristide non fusionnée (94⁰, IR = 0,74) et centrale (97¹, IR = 0,93), d'une préectoentocristide fusionnée (107¹, IR = 0,82) et l'absence de vallée entre le métaconide/métaconulide et l'entoconide (109⁰) sur les molaires inférieures, la présence d'un mésostyle (139¹, IR = 0,60) sur la P4/, ainsi que la présence d'une postprotocrista réduite à absente (153⁰, IR = 0,38) sur la P3/. Les Cainotherioidea ($IB = 2$) sont quant à eux soutenus par 14 synapomorphies non ambiguës (**Figure 16 ; Jeu de données S2**) avec: la présence d'un métastyle large (17¹, IR = 0,92) sur les M1/-M2/, la présence d'une M2/ de taille similaire à la M3/ (69¹, IR = 0,78), la présence d'un protocône distal (27², IR = 0,89), d'une forte individualisation du paraconule avec le protocône (53², IR = 0,79) et l'absence d'une ectoparacristula (51⁰, IR = 0,82) sur les molaires supérieures, la présence d'une postectoentocristide réduite à absente (83⁰, IR = 0,63) sur les M/1-M/2, la présence d'un métaconulide légèrement moins haut que le métaconide (72¹, IR = 1,00) sur les molaires inférieures, la présence d'une ectométacristyla longue et d'un métastyle fortement incliné mésio-buccalement (138¹, IR = 1,00), et l'absence de vallée entre le paracône et le métacône (124⁰, IR = 0,77) de la P4/, la présence d'un paracône et d'un métacône larges et de taille



Mixtotherium cuspidatum

Figure 15 : Illustration de la morphologie dentaire des Mixtotheriidae, et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en violet, taille du cingulum buccal (36, IR = 0,83) ; en orange, individualisation du paraconule avec le protocône (53, IR = 0,79) ; en rouge, fusion de la préhypocristide (94, IR = 0,74) et position (97, IR = 0,93) ; fusion de la préectoentocristide (107, IR = 0,82) ; en rose, présence d'un mésostyle (139, IR = 0,60).

similaire (140^2 , IR = 0,79), et d'une préparacristyla réduite à absente (147^0 , IR = 0,77) sur la P3/, la présence d'un mur distal (175^1 , IR = 0,74) et l'absence d'une postmétacristide fusionnée (166^0 , IR = 0,86) sur la P/4, ainsi que la présence de deux endocristulides (1^1 , IR = 1,00) sur les incisives inférieures. Parmi elles, seulement deux sont également retrouvées dans [Weppe et al. \(2020b ; 27² et 140²\)](#) pour les Cainotherioidea. Comme dit précédemment, cette super-famille se divise en deux clades correspondant aux Robiacinidae et Cainotheriidae (**Figure 4**), leurs relations ayant été largement discutées dans [Weppe et al. \(2020a, 2020b ; Chapitre 1\)](#). Les Robiacinidae (IB = 2) sont ici soutenus par cinq synapomorphies non ambiguës [dont une en commun avec [Weppe et al. \(2020b ; 49¹\)](#)], tandis que les Cainotheriidae (IB \geq 4) sont soutenus

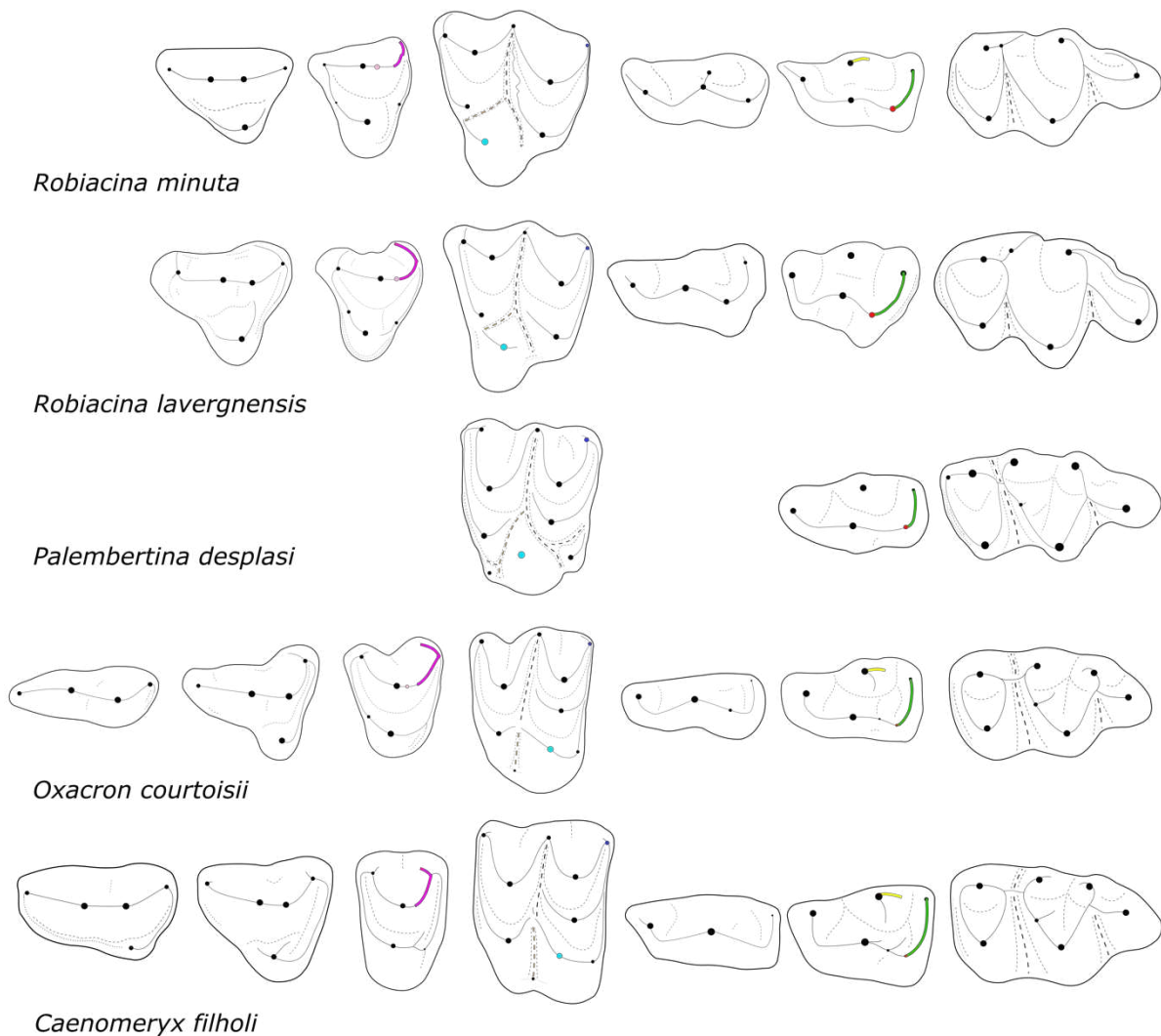


Figure 16 : Illustration de la morphologie dentaire des Cainotherioidea, et de certains de leurs caractères homologues. Les numéros dentaires illustrés sont les suivants : P2-P4/, M2/, P3-P/3, M/3. Les caractères sont les suivants : en bleu, taille du métastyle large (17, IR = 0,92) ; en cyan, position du protocône (27, IR = 0,89) ; en orange, individualisation du paraconule avec le protocône (53, IR = 0,79) ; en violet, taille de l'ectométacristyla et inclinaison du métastyle (138, IR = 1,00) ; en rose, taille du métacône (140, IR = 0,79) ; en vert, présence d'un mur distal (175, IR = 0,74) ; en jaune, fusion de la postmétacristide (166, IR = 0,86).

dans cette analyse par 19 synapomorphies non ambiguës [dont 8 en commun avec [Weppe et al. \(2020b\)](#) ; 18⁰, 25¹, 52⁰, 61¹, 71², 73¹, 79⁰, 103¹] (**Figure 16 ; Jeu de données S2**). Ces résultats soulignent ainsi de nouveau à quel point la famille des Cainotheriidae est dérivée par rapport aux autres familles d'artiodactyles européens (voir également Chapitre 1). La topologie des Cainotheriidae obtenue ici diffère cependant légèrement de celle obtenue dans [Weppe et al. \(2020b\)](#), la sous-famille des Oxacroninae étant ici paraphylétique (**Figure 4**). Cette non congruence entre les topologies au sein des Cainotheriidae peut s'expliquer par le niveau taxinomique auquel les caractères ont été définis, i.e. à l'échelle des Cainotherioidea dans le premier chapitre et à l'échelle des artiodactyles endémiques européens dans celui-ci.

3.4 – Conclusions

La construction d'une matrice de taxons/caractères dentaires originale intégrant un large échantillonnage taxinomique représentatif de leur diversité morphologique permet de proposer une des premières phylogénies des artiodactyles endémiques européens et d'étendre un peu plus notre compréhension de leur histoire évolutive. Plusieurs hypothèses d'homologies primaires ont été pour cela formulées au moment du codage de la matrice taxons/caractères. Parmi les hypothèses les plus importantes, une concerne le codage de l'endométacristula sur les molaires supérieures des familles bunosélénodontes/sélénodontes européennes, généralement codée comme une prémétacristula dans la littérature. La prémétacristula est ici définie par son contact avec la postprotocrista, bien visible chez les Diacodexidae, la crête médiale étant ainsi identifiée comme une endométacristula. Les hypothèses d'homologie restantes concernent quant à elles notamment le codage de la cuspidé linguale cingulaire sur les molaires supérieures des Amphimerycidae et identifiée ici comme un hypocône, ou encore le codage de l'hypoconulide et l'hypoconide sur les prémolaires inférieures de l'ensemble des artiodactyles européens.

Les résultats obtenus par l'analyse phylogénétique par parcimonie de Wagner ont permis de retenir 27 arbres également parcimonieux d'une longueur de 969 pas (IC = 0,236 ; IR = 0,751). La topologie du consensus strict est très bien résolue et présente un grand Clade A (IB \geq 4) intégrant l'ensemble des espèces d'AEE se distinguant du groupe externe des Diacodexidae, et traduisant l'apparition de molaires plus complexes que la morphologie tribosphénique. Ce Clade A se divise en deux grands ensembles monophylétiques : le premier (Clade B, IB = 3) se composant de taxons bunodontes/bunosélénodontes appartenant aux

Choeropotamidae, Cebochoeridae, Dichobuninae et aux genres *Aumelasia*, *Protodichobune*, *Buxobune* et *Hallebune*; et le second (Clade C, IB = 3) de taxons bunosélénodontes/sélénodontes appartenant successivement aux Hyperdichobuninae Amphimerycidae, Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea. Au sein du Clade B tout d'abord, le clade (*Hallebune*, *Buxobune*), et les genres *Protodichobune* et *Aumelasia* se placent successivement en groupe frère d'un grand Clade B1 (IB = 3) incluant les Choeropotamidae, Cebochoeridae et Dichobuninae, un regroupement encore jamais obtenu par une analyse phylogénétique. Les résultats de cette analyse montrent de plus que les Choeropotamidae (*sensu* Hooker et Thomas, 2001) sont paraphylétiques, avec un Clade B1 se divisant en deux clades, d'un côté les Choeropotamidae *sensu stricto* (incluant le genre *Choeropotamus*) et de l'autre le Clade B2 (IB = 3) incluant les Cebochoeridae, Dichobuninae et 'Choeropotamidae' restants. Au sein du Clade B2, les Cebochoeridae se placent en groupe frère du Clade B3 (IB = 3) incluant les Dichobuninae et 'Choeropotamidae' restants. Les 'Choeropotamidae' restants comprennent les genres *Tapirulus*, *Cuisitherium* et *Lophiobunodon*, une association phylogénétique également inédite. La position très dérivée des genres *Cuisitherium* et *Lophiobunodon* dans la topologie, tout comme celle du genre *Dichobune*, remet en question l'âge de la radiation initiale des artiodactyles endémiques européens. Ces genres sont en effet documentés dans le registre fossile en Europe dès le MP10, ce qui recule ainsi l'âge de la radiation à la fin de l'Eocène inférieur. Ces résultats impliquent par conséquent la présence de lignées fantômes relativement importantes pour de nombreux groupes endémiques européens comme celui des Choeropotamidae et des Cebochoeridae, mais également pour l'origine du Clade C tout entier. Enfin au sein du Clade C, la topologie montre que les Hyperdichobuninae et Amphimerycidae sont paraphylétiques et se placent successivement en groupe frère du Clade C2 (IB = 2) incluant les Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea. Ces résultats permettent ainsi de proposer la première phylogénie formelle des Xiphodontidae et des Anoplotheriidae. Les Xiphodontidae incluant les genres *Haplomeryx*, *Dichodon* et *Xiphodon*, se placent en groupe frère du Clade C3 (IB = 2) incluant les Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea, tandis que les genres *Leptotheridium*, *Catodontherium* et *Dacrytherium* se placent successivement en groupe frère du Clade C4 (IB = 1) incluant les Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea. Contrairement aux résultats obtenus dans le premier chapitre, focalisant sur la super-famille des Cainotherioidea, les résultats montrent ici que la famille des Mixtotheriidae se placent en groupe frères des Cainotherioidea. Ces derniers sont soutenus par de nombreuses synapomorphies (14 non ambiguës), tout comme la famille des Cainotheriidae (19 non

ambigües), et soulignent encore un peu plus leur morphologie dérivée par rapport aux autres familles endémiques européennes. La topologie des Cainotheriidae obtenue diffère cependant légèrement de celle obtenue dans le premier chapitre, la sous-famille des Oxacroninae étant ici paraphylétique. Cette non congruence entre les topologies peut s'expliquer par le niveau taxinomique auquel les caractères ont été définis, soit à l'échelle des Cainotherioidea dans le premier chapitre ou soit à l'échelle des AEE dans celui-ci.

3.5 – Limites et perspectives

L'analyse phylogénétique de parcimonie réalisée dans ce chapitre repose sur un large échantillonnage taxinomique à l'échelle des artiodactyles endémiques européens. Les résultats obtenus ont en effet permis de clarifier les relations entre les différentes (sous-)familles européennes et de discuter de leur histoire évolutive en Europe. Néanmoins, l'absence de taxons asiatiques et nord-américains en dehors du groupe externe ne permet pas de tester la monophylie des AEE ou de déterminer si ces derniers ne constituent pas un groupe paraphylétique à l'origine de nombreux groupes d'artiodactyles modernes (voir notamment dans Gentry et Hooker, 1988 ; Métais et al., 2004 ; Geisler et al., 2007 ; Lihoreau et al., 2015 ; Luccisano et al., 2020). Il apparaît donc maintenant nécessaire de prolonger cette étude en élargissant l'échantillonnage taxinomique avec l'inclusion de taxons asiatiques et nord-américains. Les Choeropotamidae, avec le genre *Choeropotamus*, ont en effet été rapprochés des Hippopotamoidea asiatiques dans les publications d'Orliac et al. (2010), Lihoreau et al. (2015) et Luccisano et al. (2020), et notamment de l'anthracothère *Siamotherium*. Ce dernier semble partager en effet de nombreux caractères avec les Choeropotamidae *sensu stricto*, comme la présence d'une endométacristula fusionnée à la prémétacristula sur les molaires supérieures ou la présence d'une préentocristide en boucle sur les molaires inférieures (voir dans Suteethorn et al., 1988 ; Soe et al., 2017 ; Ducrocq et al., 2021). Il serait ainsi très pertinent d'intégrer le genre *Siamotherium* dans cette analyse phylogénétique. Il en est de même pour les ruminants asiatiques et tylopodes nord-américains basaux tels que *Thandaungia* ou *Archaeomeryx* [Ruminantia ; Matthew et Granger (1925), Métais et al. (2004), Métais (2006)] et *Eotylopus* [Tylopoda ; Matthew (1910)]. Les Amphimerycidae, Xiphodontidae et Cainotheriidae ont en effet été rapprochés à de nombreuses reprises des Ruminantia et/ou des Tylopoda (Gentry et Hooker, 1988 ; Métais et al., 2004 ; Geisler et al., 2007 ; O'Leary et Gatesy, 2008 ; Spaulding et al., 2009 ; Lihoreau et al., 2015 ; Luccisano et al., 2020 ; Weppe et al.,

2020a), notamment en raison de la morphologie sélénodonte de leurs molaires. Le genre nord-américain *Homacodon* serait également très intéressant à inclure, ce dernier ayant été rapproché du genre *Dichobune* à de nombreuses reprises dans les phylogénies (Gentry et Hooker, 1988 ; Métais et al., 2004 ; Luccisano et al., 2020). *Homacodon* et *Dichobune* semblent en effet partager certains caractères, comme la présence d'un hypocône large sur les molaires supérieures ou la présence d'une hypocristide sur les molaires inférieures (voir Sinclair (1914)). En outre, l'ensemble des résultats de cette analyse phylogénétique repose uniquement sur des caractères dentaires. Il serait ainsi également intéressant de documenter des caractères ostéologiques, notamment au niveau crânien et post-crânien, qui pourraient permettre de renforcer ou de rapprocher certains clades. Par exemple, le genre *Choeropotamus* (Choeropotamidae) présente des caractéristiques crâniennes similaires aux Hippopotamoidea actuels, de par la forme de son museau et ses incisives proclives ; ou encore le genre *Amphimeryx* (Amphimerycidae) qui présente quant à lui un cuboïde et un naviculaire fusionnés (Sudre, 1978), une caractéristique morphologique également retrouvée chez les Ruminantia.

Des limites peuvent également être exprimées sur les méthodes de calibration de la phylogénie dans le temps. Ces méthodes sont issues de Brusatte et al. (2008 ; *equal*) et Laurin (2004 ; *mb1*) et permettent notamment d'éviter les branches de longueurs nulles. De manière très générale, la méthode de Brusatte et al. (2008 ; *equal*) consiste à répartir les longueurs de branches de manière égale, et la méthode de Laurin (2004 ; *mb1*) consiste à fixer une longueur de branche minimale. La première méthode va cependant avoir tendance à reculer dans le temps de manière importante les événements de cladogénèse, tandis que la seconde méthode se base sur une valeur de longueur de branche arbitraire fixée ici à 0,1 Ma sous l'hypothèse que les phases de radiation se déroulent sur très courtes périodes de temps. De plus, les taxons pris en compte dans cette phylogénie ne sont pas forcément les premières occurrences de chacune des (sous-)familles d'artiodactyles européens. Pour donner quelques exemples, une espèce appartenant au genre *Robiacina* est en effet référencée dans la localité de Laprade (*Artiodactyla* indet, MP14 ; Sudre et al., 1990) ; des espèces appartenant aux genres *Dacrytherium* et *Haplomeryx* sont référencées à Egerkingen (*Dacrytherium priscum* et *Haplomeryx egerkingensis*, MP14 ; Stehlin , 1910) ; plusieurs espèces appartenant aux genres *Catodontherium* et une à *Tapirulus* sont référencées à Bouxwiller (*Catodontherium* sp., *Catodontherium* cf. *fallax*, *Catodontherium* cf. *argentonicum* et *Tapirulus* cf. *majori*, MP13 ; Stehlin, 1910 et Sudre, 1978) ; ou encore une espèce appartenant au genre *Dichobune* est référencée à Aumelas et Saint-Martin-de-Londres (*Dichobune* aff. *robertiana*, MP10-MP12 ; Luccisano et al., 2020). L'absence de ces taxons sous-estime donc l'âge des nœuds dans la

topologie, et leur intégration permettrait ainsi d'obtenir une estimation plus robuste des âges, dans l'optique d'une discussion de leur dynamique évolutive à plus grande échelle, au-delà de leurs relations phylogénétiques.

Enfin, d'autres méthodes d'analyse peuvent être utilisées afin de résoudre les relations phylogénétiques au sein des AEE. Des méthodes d'inférences bayésiennes permettent en effet d'estimer simultanément les relations entre les espèces et les temps de divergence à l'aide de modèles « d'horloges relaxées » dans MrBayes 3.2.7a (Huelsenbeck et Ronquist, 2001 ; Ronquist et al., 2012). Parmi ces derniers, le modèle FBD (*fossilized-birth-death* ; Heath et al. (2014) en est un exemple, et s'applique lorsque des taxons fossiles sont inclus dans l'analyse. Des contraintes peuvent être de plus également appliquée sur la topologie, assurant une meilleure estimation des paramètres étudiés (voir par exemple dans Zhang et al. (2016). L'utilisation de ces méthodes permettrait ainsi de confronter les résultats par parcimonie de cette étude avec d'autres approches phylogénétiques. Une étude préliminaire montre une congruence générale entre les résultats par inférence bayésienne et les résultats de la parcimonie.

Bibliographies

- Bapst, D. . W. 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 3:803–807.
- Beaumont, G. De. 1963. Deux importants restes d’Anoplotheriidae (Artiodactyla) des Phosphorites du Quercy. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 56:1170–1178.
- Berger, F. E. 1959. Untersuchungen an Schädel-und Gebißresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligocaenen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. *Palaeontographica Abteilung A* 112:1–58.
- Berthet, D. 2003. Le Genre Cainotherium (Mammalia, Artiodactyla): Étude Morphométrique, Révision Systématique, Implications Évolutives et Paléobiogéographiques, Extinction. 204 pp.
- Blondel, C. 2005. New data on the Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of south-western France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144:145–166.
- Boisserie, J. R., F. Lihoreau, M. Orliac, R. E. Fisher, E. M. Weston, et S. Ducrocq. 2010. Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 158:325–366.
- Boivin, M., M. J. Orliac, M. Telles Antunes, M. Godinot, Y. Laurent, B. Marandat, D. Vidalenc, et R. Tabuce. 2018. New material of Diacodexis (Mammalia, Artiodactyla) from the early Eocene of Southern Europe. *Geobios* 51:285–306.
- Brunet, M., et J. Sudre. 1980. Deux nouveaux Dichobunidés (Artiodactyla, Mammalia) de l’Oligocène inférieur d’Europe. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 83:121–143.
- Brusatte, S. L., M. J. Benton, M. Ruta, et G. T. Lloyd. 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science* 321:1485–1488.
- Cuesta, M. A., et A. Badiola. 2009. Duerotherium sudrei gen. et sp. nov., a new anoplotheriine artiodactyl from the middle Eocene of the Iberian peninsula. *Society of Vertebrate Paleontology* 29:303–308.
- Depéret, C. J. J. 1917. Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d’Euzet-les-Bains (Gard). *Annales de l’université de Lyon, Sciences Médecine* 40:288.
- Ducrocq, S., et S. Sen. 1991. A new Haplobunodontidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Eocene of Turkey. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Monatshefte* 1991:12–20.
- Ducrocq, S., Y. Chaimanee, A. Naing Soe, C. Sein, J.-J. Jaeger, et O. Chavasseau. 2021. First report of the lower dentition of Siamotherium pondaungensis (Cetartiodactyla, Hippopotamoidea) from the late middle Eocene Pondaung Formation, Myanmar. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen* 301:217–228.
- Erfurt, J. 1988. Systematik, Paläoökologie Und Stratigraphische Bedeutung Der Artiodactyla Des

- Geiseltales. Unpublished PhD, Halle, 132 pp.
- Erfurt, J., et H. Haubold. 1989. Artiodactyla aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Paleovertebrata* 19:132_160.
- Erfurt, J., et J. Sudre. 1995. Un Haplobunodontidae nouveau, Hallebune Krumbiegeli nov. gen. nov. sp. (Artiodactyla, Mammalia), dans l'Eocène moyen du Geiseltal pres Halle (Sachsen-Anhalt, Allemagne). *Paleovertebrata* 24:85–99.
- Erfurt, J., et G. Métais. 2007. Endemic European Paleogene artiodactyls: Cebochoeridae, Choeropotamidae, Mixtotheriidae, Cainotheriidae, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, and Amphimerycidae; pp. 59–84 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Erfurt, J., G. Métais, et J. Sudre. 2007. Diversity of European Paleogene Artiodactyla (Mammalia), and their biostratigraphic significance for European Land Mammal Ages. 5th Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists/12th European Workshop of Vertebrate Palaeontology 21–27.
- Estravis, C., et D. E. Russell. 1989. Decouverte d'un nouveau Diacodexis (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Eocene inférieur de Silveirinha, Portugal. *Palaeovertebrata* 19:29–44.
- Filhol, H. 1877. *Recherches Sur Les Phosphorites Du Quercy: Étude Des Fossiles Qu'on y Rencontre et Spécialement Des Mammifères* (G. Masson (ed.)). Paris, 561 pp.
- Filhol, H. 1882. *Mémoires Sur Quelques Mammifères Fossiles Des Phosphorites Du Quercy*. Imprimerie Viaelle et Cie, Toulouse, 140 pp.
- Gagnaison, C., et J. Leroux. 2013. Un crâne de Diplobune secundaria Cuvier, 1822 de Saint-Capraise-d'Eymet (Dordogne). *Symbioses* 29:43–46.
- Gatesy, J., J. H. Geisler, J. Chang, C. Buell, A. Berta, R. W. Meredith, M. S. Springer, et M. R. McGowen. 2013. A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66:479–506.
- Geisler, J. H., et M. D. Uhen. 2005. Phylogenetic Relationships of Extinct Cetartiodactyls: Results of Simultaneous Analyses of Molecular, Morphological, and Stratigraphic Data. *Journal of Mammalian Evolution* 12:145–160.
- Geisler, J. H., J. M. Theodor, M. D. Uhen, et S. E. Foss. 2007. Phylogenetic Relationships of Cetaceans to Terrestrial Artiodactyls; pp. 19–31 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Geisler, J. H., et J. M. Theodor. 2009. Hippopotamus and whale phylogeny. *Nature* 458:E1–E4.
- Gentry, A. W., et J. J. Hooker. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla; pp. 235–272 in M. J. Benton (ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods, volume 2: mammals*. Clarendon press, Oxford.
- Gervais, P. 1852. *Zoologie et Paléontologie Françaises (Animaux Vertébrés) Ou Nouvelles Recherches Sur Les Animaux Vivants et Fossiles de La France*. Arthus Bertrand, Paris, 271 pp.

- Gervais, P. 1859. *Zoologie et Paléontologie Françaises: Nouvelles Recherches Sur Les Animaux Vertébrés Dont on Trouve Les Ossements Enfouis Dans Le Sol de La France et Sur Leur Comparaison Avec Les Espèces Propres Aux Autres Régions Du Globe*. Arthus Bertrand, Paris, 544 pp.
- Gingerich, P. D. 1989. New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of NorthWestern Wyoming: composition and diversity in a rarely sampled high-floodplain assemblage. *Papers on Paleontology* 1–97.
- Godinot, M., H. P. Labarrère, J. Erfurt, J. L. Franzen, B. Lange-Badré, F. Lapparent de Broin, et D. Vidalenc. 2018. Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (MP 10–11), dans la série molassique d'Issel (Aude, France). *Revue de Paléobiologie* 37:141–333.
- Heath, T. A., J. P. Huelsenbeck, et T. Stadler. 2014. The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111.
- Hilgen, F. J., L. J. Lourens, J. A. Van Dam, A. G. Beu, A. F. Boyes, R. A. Cooper, W. Krijgsman, J. G. Ogg, W. E. Piller, et D. S. Wilson. 2012. The Neogene Period; pp. 923–978 in *The Geologic Time Scale*. Elsevier.
- Hooker, J. J. 1986. Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bulletin of the British Museum Natural History, Geology* 39:192–472.
- Hooker, J. J., et M. Weidmann. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland: systematic revision and resolutions of dating problems. *Kommission Der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen* 120:1–143.
- Hooker, J. J., et K. M. Thomas. 2001. A new species of Amphirhagatherium (Choeropotamidae, Artiodactyla, Mammalia) from the late eocene Headeon Hill formation of Southern England and phylogeny of endemic European “Anthracotherioids.” *Palaeontology* 44:827–853.
- Hooker, J. J. 2007. Bipedal browsing adaptations of the unusual Late Eocene–earliest Oligocene tylopod Anoplotherium (Artiodactyla, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 151:609–659.
- Huelsenbeck, J. P., et F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754–755.
- Hürzeler, J. 1936. Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. *Abhandlungen Der Schweizerschen Palaeontologischen Gesellschaft* 58–59:1–111.
- Hürzeler, J. 1938. Ephelcomenus nov. gen., ein Anoplotheriide aus dem mittleren Stampien. *Schweiz. Paläontol. Geselisch.* 317–326.
- Kumar, K., K. D. Rose, R. S. Rana, L. Singh, T. Smith, et A. Sahni. 2010. Early Eocene artiodactyls (Mammalia) from western India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1245–1274.
- Laurin, M. 2004. The Evolution of Body Size, Cope's Rule and the Origin of Amniotes. *Systematic Biology* 53:594–622.

- Legendre, S., et F. Lévêque. 1997. Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale: vers une intégration à l'échelle globale; pp. 461–473 in J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.), Actes du congrès BiochroM'97, sur la "Biochronologie Mammalienne du Cénozoïque en Europe et Domaines reliés". Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Lihoreau, F., J. R. Boisserie, F. K. Manthi, et S. Ducrocq. 2015. Hippos stem from the longest sequence of terrestrial cetartiodactyl evolution in Africa. *Nature Communications* 6.
- Luccisano, V., J. Sudre, et F. Lihoreau. 2020. Revision of the Eocene artiodactyls (Mammalia, Placentalia) from Aumelas and Saint-Martin-de-Londres (Montpellier limestones, Hérault, France) questions the early European artiodactyl radiation. *Journal of Systematic Palaeontology* 18:1631–1656.
- Lydekker, R. 1885. Catalogue of Fossil Mammalia in the British Museum, Part II. The Order Ungulata, Suborder Artiodactyla. order of the Trustees, London, 324 pp.
- Matthew, W. D. 1910. On the Skull of *Apternodus* and the Skeleton of a new Artiodactyl. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 28:33–42.
- Matthew, W. D., et W. Granger. 1925. New Mammals From the Shara Murun Eocene of Mongolia'. *American Museum Novitates* 9:415–424.
- McKenna, M. C., et S. K. Bell. 1997. Classification of Mammals above the Species Level. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- Métais, G., J. Guo, et K. C. Beard. 2004. A New Small Dichobunid Artiodactyl From Shanghuang (Middle Eocene, Eastern China): Implications for the Early Evolution of Proto-Selenodonts in Asia. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 36:177–197.
- Métais, G. 2006. New basal selenodont artiodactyls from the Pondaung Formation (Late Middle Eocene, Myanmar) and the phylogenetic relationships of early ruminants. *Annals of Carnegie Museum* 75:51–67.
- O'Leary, M. A., et J. Gatesy. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): Combined analysis including fossils. *Cladistics* 24:397–442.
- Orliac, M., M. Boivin, et R. Tabuce. 2018. A mandible of *Diacodexis* cf. *gigasei* (Artiodactyla, Diacodexidae) from the Early Eocene locality of Palette (Bouches-du-Rhône, France). *MorphoMuseum* 4:e60.
- Orliac, M. J., A. Pierre-Olivier, et S. Ducrocq. 2010. Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relationships within Suoidea. *Zoologica Scripta* 39:315–330.
- Page, R. D. 2001. Nexus Data Editor. Version 0.5.0. Glasgow.
- Paradis, E., J. Claude, et K. Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290.
- Pilgrim, G. E. 1941. The dispersal of the Artiodactyla. *Biological Reviews of the Cambridge*

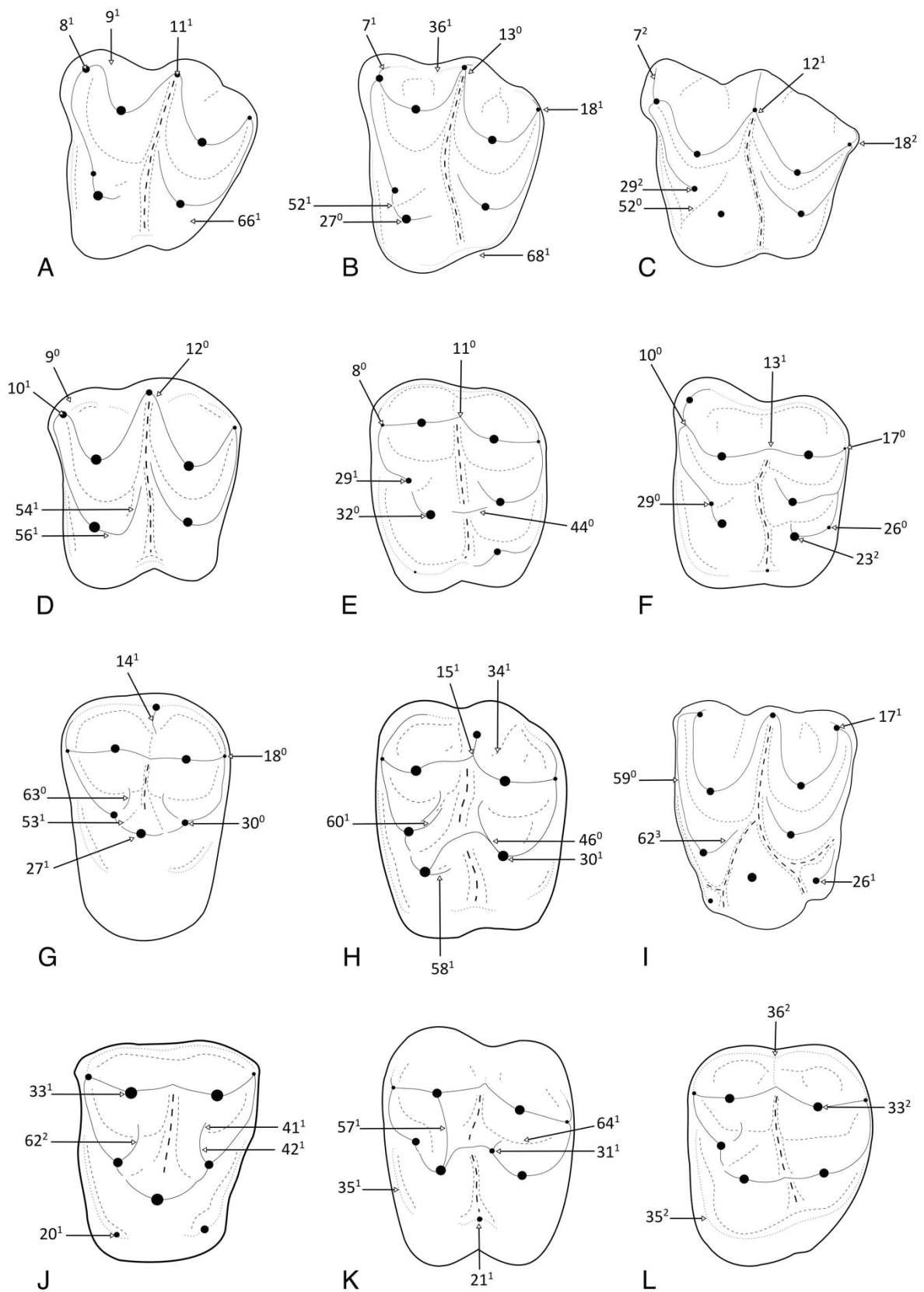
- Philosophical Society 16:134–163.
- R Core Team. 2020. R: A language et environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. .
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, et J. P. Huelsenbeck. 2012. Mrbayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61:539–542.
- Rose, K. D. 1982. Skeleton of *Diacodexis* , Oldest Known Artiodactyl. *Science* 216:621–623.
- Rose, K. D., A. E. Chew, R. H. Dunn, M. J. Kraus, H. C. Fricke, et S. P. Zack. 2012. Earliest Eocene mammalian fauna from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum at Sand Creek Divide, Southern Bighorn Basin, Wyoming. *University of Michigan Papers on Paleontology* 36:1–122.
- Sinclair, B. Y. W. J. 1914. A revision of the bunodont Artiodactyla of the middle and lower Eocene of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 33:267–295.
- Smith, R., T. Smith, et J. Sudre. 1996. *Diacodexis gigasei* n. sp., le plus ancien Artiodactyle (Mammalia) belge, proche de la limite Paleocene-Eocene. *Bulletin - Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique: Sciences de La Terre* 66:177–186.
- Soe, A. N., O. Chavasseau, Y. Chaimanee, C. Sein, J.-J. Jaeger, X. Valentin, et S. Ducrocq. 2017. New remains of *Siamotherium pondaungensis* (Cetartiodactyla, Hippopotamoidea) from the Eocene of Pondaung, Myanmar: Paleoeologic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37:e1270290.
- Spaulding, M., M. A. O’Leary, et J. Gatesy. 2009. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PLoS ONE* 4.
- Stehlin, H. G. 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Vierter Teil: *Dichobune-Mouillacitherium-Meniscodon–Oxacron*. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 33:596–690.
- Stehlin, H. G. 1908. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T.5. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 35:691–837.
- Stehlin, H. G. 1910. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T.6. *Abhandlungen Der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 36:839–1163.
- Sudre, J. 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de mammifères. *Palaeovertebrata* 2:95–156.
- Sudre, J. 1972. Révision des artiodactyles de l’Eocène moyen de Lissieu (Rhône). *Paleovertebrata* 5:111–156.
- Sudre, J. 1974. D’importants restes de *Diplobune minor* Filhol à Itardies (Quercy). *Palaeovertebrata* 6:47–54.
- Sudre, J. 1977. L’Évolution du genre *Robiacina* Sudre 1969, et l’origine des *Cainotheriidae*; Implications systématiques. *Geobios* 10:213–231.

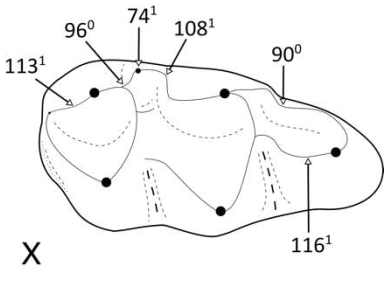
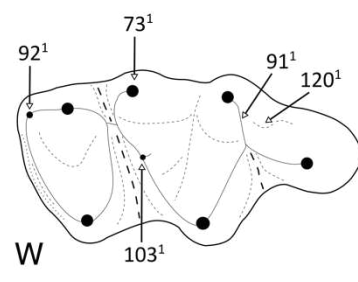
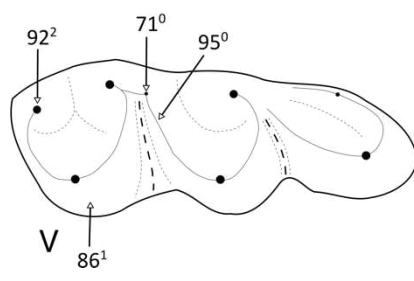
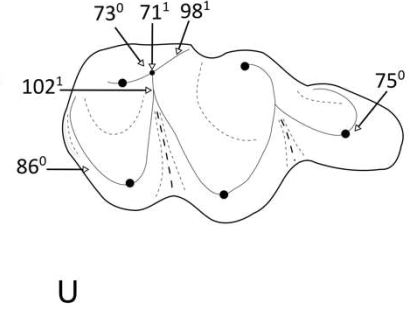
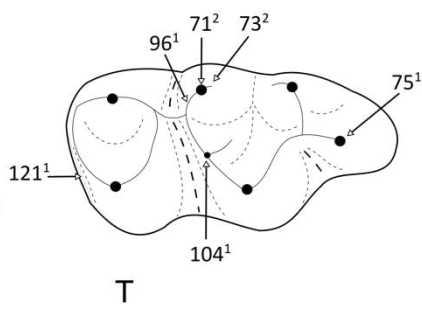
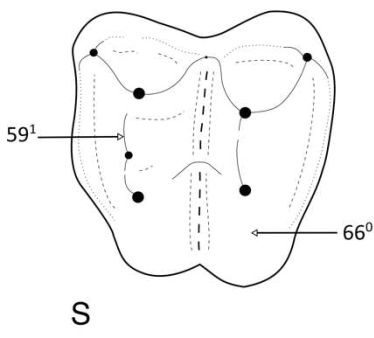
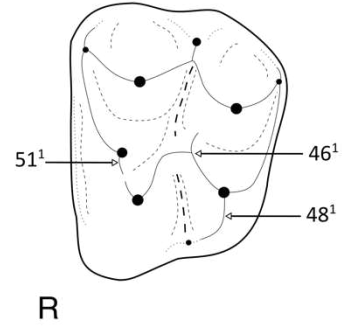
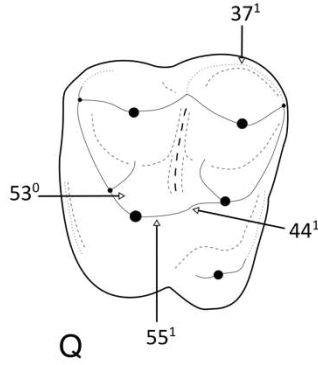
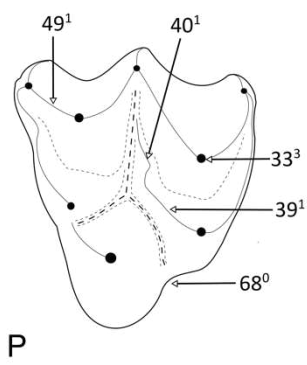
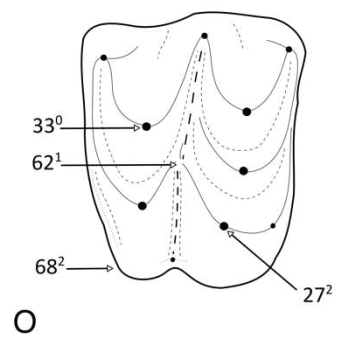
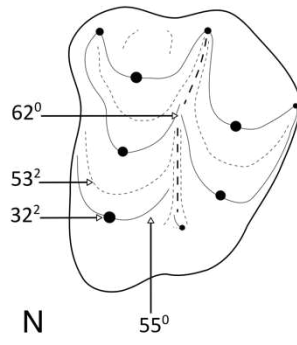
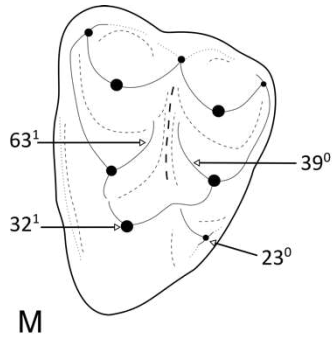
- Sudre, J. 1978. Les Artiodactyles de l'Éocène Moyen et Supérieur d'Europe Occidentale (Systématique et Évolution). Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier, 229 pp.
- Sudre, J. 1980. *Aumelasia gabineaudi* n.g. n.sp. nouveau Dichobunidae (Artiodactyla, Mammalia) du gisement d'Aumelas (Hérault) d'âge Lutétien terminal. *Palaeovertebrata* 197–211.
- Sudre, J., D. E. Russell, P. Louis, et D. E. Savage. 1983a. Les artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe (première partie). *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris* 5:281–333.
- Sudre, J., D. E. Russell, P. Louis, et D. E. Savage. 1983b. Les artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe (deuxième partie). *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris* 5:339–365.
- Sudre, J. 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. *Palaeontographica Abteilung A* 205:129–154.
- Sudre, J., B. Sigé, J. A. Remy, B. Marandat, J. L. Hartenberger, M. Godinot, et J.-Y. Crochet. 1990. Une faune du niveau d'Egerkingen (MP 14; Bartonien inférieur) dans les Phosphorites du Quercy (Sud de la France). *Palaeovertebrata* 20:1–32.
- Sudre, J., et L. Ginsburg. 1993. La faune de mammifères de La Défense Calcaire grossier ; Lutétien supérieur) à Puteaux près de Paris ; artiodactyles et *Lophiodon parisiense* Gervais, 1848-1852. *Bulletin Du Muséum National d'histoire Naturelle. Section C, Sciences de La Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie* 15:155–181.
- Sudre, J., et J. Erfurt. 1996. Les artiodactyles du gisement yprésien terminal de Prémontré (Aisne, France). *Palaeovertebrata* 25:391–414.
- Sudre, J., et G. Lecomte. 2000. Relations et position systématique du genre *Cuisitherium* sudre et al., 1983, le plus dérivé des artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe. *Geodiversitas* 22:415–432.
- Suteethorn, V., E. Buffetaut, R. Helmcke-Ingavat, J.-J. Jaeger, et Y. Jongkanjanasontorn. 1988. Oldest known Tertiary mammals from South East Asia: Middle Eocene primate and anthracotheres from Thailand. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Monatshefte* 1988:563–570.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*et Other Methods). .
- Theodor, J. M., J. Erfurt, et G. Métais. 2007. The Earliest Artiodactyls: Diacodexidae, Dichobunidae, Homacodontidae, Leptochoeridae, and Raoellidae; pp. 32–58 in D. R. Prothero et S. E. Foss (eds.), *The evolution of artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Thewissen, J. G. M., D. E. Russell, P. D. Gingerich, et S. T. Hussain. 1983. A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of North-West Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 86:153–180.
- Thewissen, J. G. M., E. M. Williams, L. J. Roe, et S. T. Hussain. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413:277–281.
- Thewissen, J. G. M., L. N. Cooper, M. T. Clementz, S. Bajpai, et B. N. Tiwari. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* 450:1190–1194.

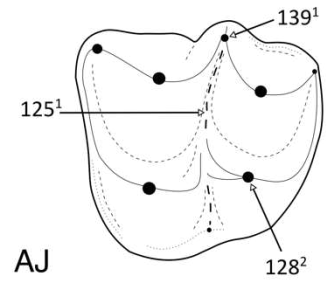
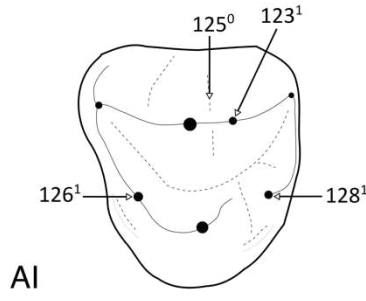
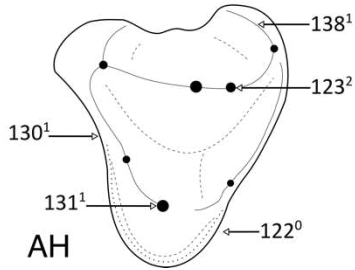
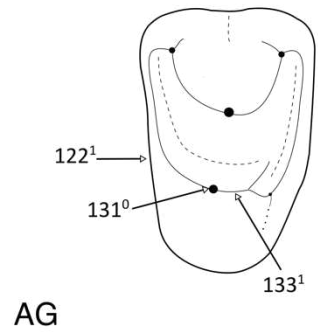
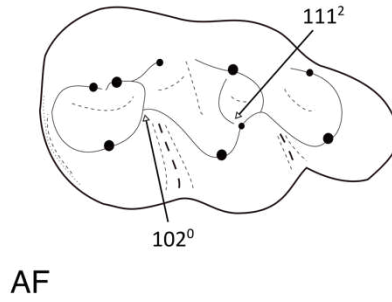
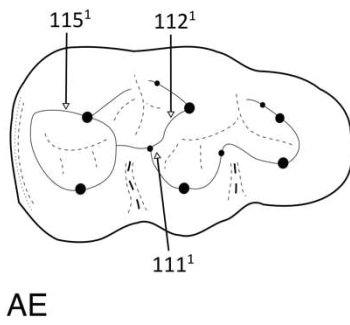
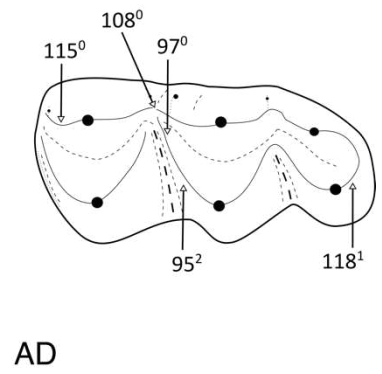
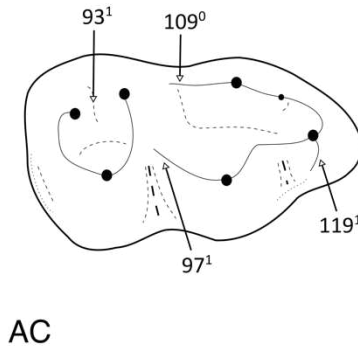
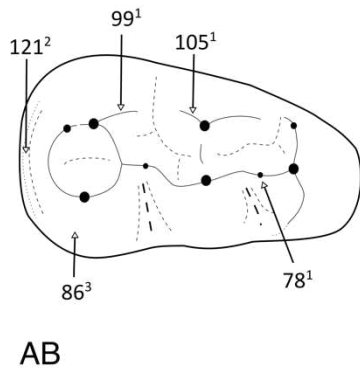
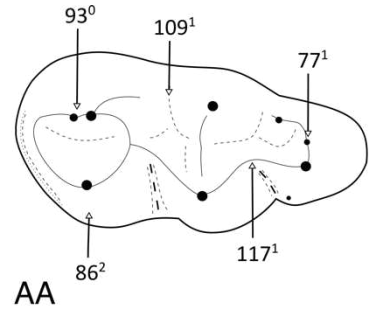
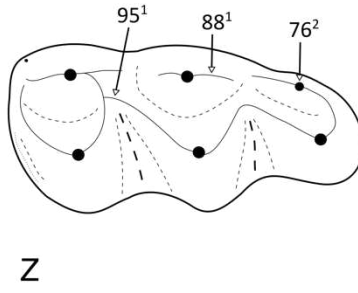
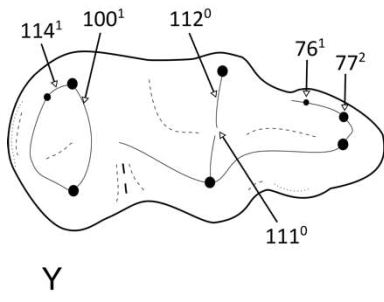
- Tobien, H. 1980. Ein anthracotherioider Paarhufer (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt (Hessen). *Geologisches Jahrbuch Hessen* 108:11–22.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, G. Escarguel, T. Pélissié, P.-O. Antoine, et M. Judith Orliac. 2020a. Cainotheriidae (Mammalia, Artiodactyla) from Dams (Quercy, SW France): phylogenetic relationships and evolution around the Eocene–Oligocene transition (MP19–MP21). *Journal of Systematic Palaeontology* 18:541–572.
- Weppe, R., C. Blondel, M. Vianey-Liaud, T. Pélissié, et M. J. Orliac. 2020b. A new cainotherioidea (Mammalia, artiodactyla) from palembert (quercy, sw france): Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of cainotheriidae. *Palaeontologia Electronica* 23:1–20.
- Wills, M. A. 1999. Congruence between phylogeny and stratigraphy: randomization tests and the gap excess ratio. *Systematic Biology* 48:559–580.
- Zhang, C., T. Stadler, S. Klopstein, T. A. Heath, et F. Ronquist. 2016. Total-Evidence Dating under the Fossilized Birth-Death Process. *Systematic Biology* 65:228–249.

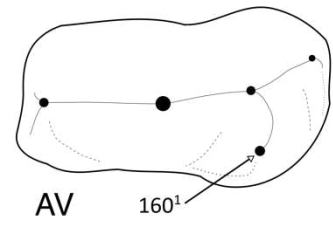
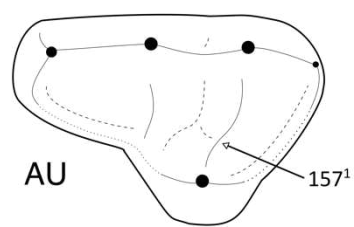
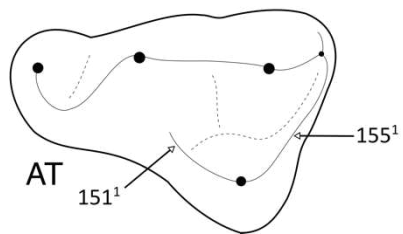
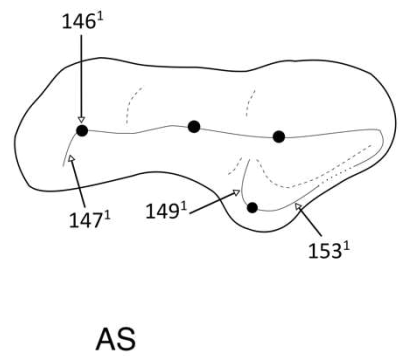
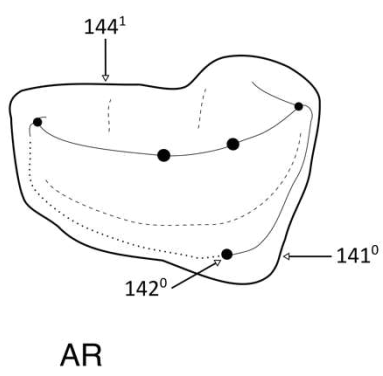
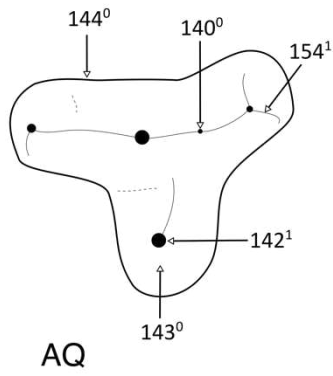
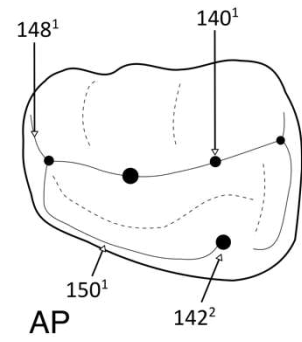
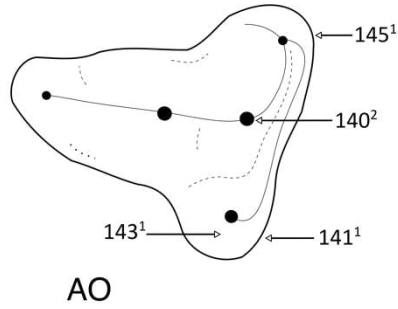
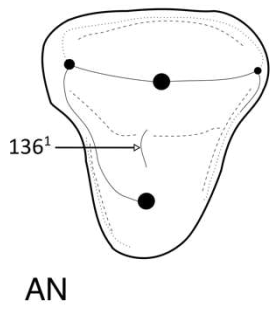
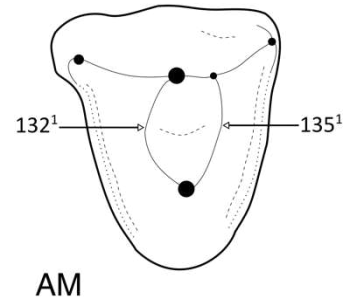
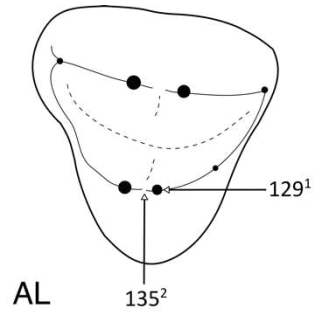
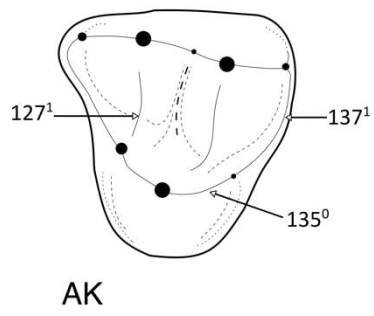
Annexes Chapitre 3

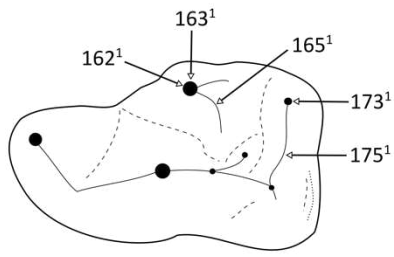
1- Illustration des caractères dentaires



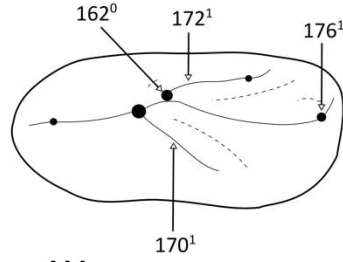




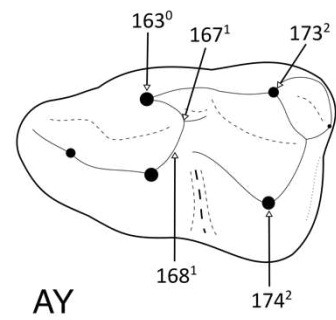




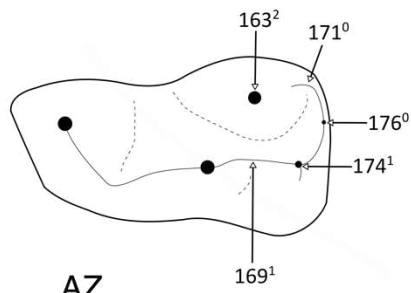
AW



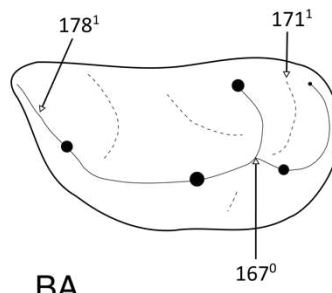
AX



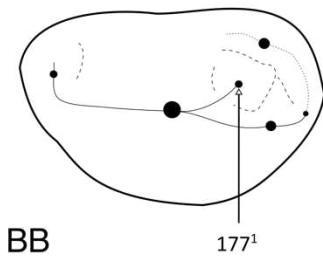
AY



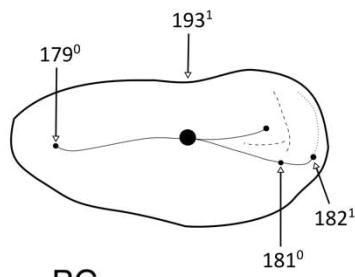
AZ



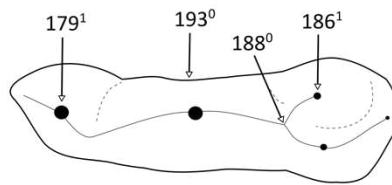
BA



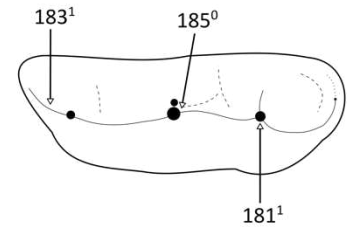
BB



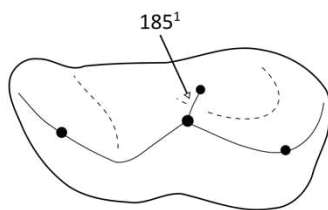
BC



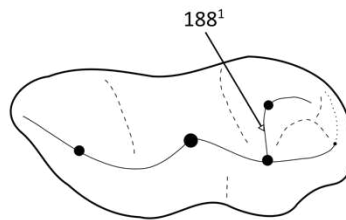
BD



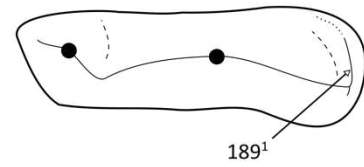
BE



BF



BG



BH

Figure S1 : Illustration des états de caractères de la matrice réalisée dans cette étude. Les caractères sont également montrés dans le **Jeu de données S1**. **A-** *Haplomeryx picteti* ; **B-** *Mixtotherium cuspidatum* ; **C-** *Anoplotherium laurillardi* ; **D-** *Dichodon cervinum* ; **E-** *Dichobune sigei* ; **F-** *Metriotherium mirabile* ; **G-** *Protodichobune oweni* ; **H-** *Amphirhagatherium edwardsi* ; **I-** *Palembertina desplasi* ; **J-** *Eurodexis russeli* ; **K-** *Cebochoerus minor* ; **L-** *Buxobune daubreei* ; **M-** *Pseudamphimeryx schlosseri* ; **N-** *Amphimeryx murinus* ; **O-** *Cainotherium laticurvatum* ; **P-** *Robiacina quercyi* ; **Q-** *Mouillacitherium elegans* ; **R-** *Haplobunodon lydekkeri* ; **S-** *Tapirulus perrierensis* ; **T-** *Paroxacron valdense* ; **U-** *Robiacina quercyi* ; **V-** *Anoplotherium laurillardi* ; **W-** *Palembertina desplasi* ; **X-** *Mixtotherium cuspidatum* ; **Y-** *Tapirulus perrierensis* ; **Z-** *Leptotheridium lugeoni* ; **AA-** *Haplobunodon muelleri* ; **AB-** *Cebochoerus minor* ; **AC-** *Diacodexis ilicis* ; **AD-** *Dichodon cervinum* ; **AE-** *Choeropotamus depereti* ; **AF-** *Rhagatherium valdense* ; **AG-** *Caenomeryx filholi* ; **AH-** *Robiacina lavergnensis* ; **AI-** *Dacrytherium saturnini* ; **AJ-** *Dichodon cervinum* ; **AK-** *Rhagatherium valdense* ; **AL-** *Amphimeryx murinus* ; **AM-** *Tapirulus perrierensis* ; **AN-** *Eurodexis russeli* ; **AO-** *Oxacron courtoisii* ; **AP-** *Anoplotherium latipes* ; **AQ-** *Tapirulus perrierensis* ; **AR-** *Cainotherium laticurvatum* ; **AS-** *Amphimeryx murinus* ; **AT-** *Hyperdichobune langi* ; **AU-** *Rhagatherium valdense* ; **AV-** *Diplobune minor* ; **AW-** *Paroxacron valdense* ; **AX-** *Eurodexis russeli* ; **AY-** *Mixtotherium cuspidatum* ; **AZ-** *Amphimeryx murinus* ; **BA-** *Dacrytherium elegans* ; **BB-** *Choeropotamus depereti* ; **BC-** *Choeropotamus depereti* ; **BD-** *Xiphodon castrense* ; **BE-** *Dacrytherium elegans* ; **BF-** *Robiacina minuta* ; **BG-** *Diplobune minor* ; **BH-** *Paroxacron valdense*. Les schémas ne sont pas à l'échelle.

2- Liste des taxons utilisés dans l'analyse cladistique

Diacodexidae Gazin, 1955

Diacodexis antunesi Estravis & Russel, 1989

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, Southern Europe.

Origin of examined material: Silveirinha Formation, Member Rio Mondego, Portugal.

Occurrence: MP7.

References used: Estravis & Russel (1989), Boivin et al. (2018).

Diacodexis gigasei Smith *et al.* 1996

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, Southern Europe.

Origin of examined material: Dormaal, Belgium.

Occurrence: MP7.

References used: Smith *et al.* 1996, Boivin et al. (2018).

Diacodexis ilicis Gingerich, 1989

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, North America.

Origin of examined material: Big Horn Basin, USA.

Occurrence: ~MP7.

References used: Gingerich (1989), Rose et al. (2012).

Diacodexis indicus Kumar *et al.* 2010

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, India.

Origin of examined material: Cambay Formation, India.

Occurrences: ~MP8-9.

Reference used: Kumar et al. (2010).

Diacodexis pakistanensis Thewissen *et al.* 1983

Temporal and geographical distribution: Early Middle Eocene, Pakistan and India.

Origin of examined material: Barbora banda, Pakistan.

Occurrence: ~MP11.

References used: Thewissen *et al.* (1983), Kumar et al. (2010).

Bunophorus etsagicus Cope, 1882

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, North America.

Origin of examined material: Big Horn Basin, USA.

Occurrence: ~MP7-MP8-9.

Reference used: Sinclair (1914).

Bunophorus grangeri Sinclair, 1914

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, North America.

Origin of examined material: Big Horn Basin, USA.

Occurrence: ~MP7-MP8-9.

Reference used: Sinclair (1914).

Bunophorus lysitensis Sinclair, 1914

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, North America.

Origin of examined material: Buffalo Basin, USA

Occurrence: ~MP7-MP8-9.

Reference used: Sinclair (1914).

Dichobunidae Turner, 1849

Dichobuninae Turner, 1849

Dichobune leporina Cuvier, 1822

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene to Lower Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Sindou D, Escamps, Pecarel and Aubrelong 1, France.

Occurrences: MP18-MP21.

Reference used: Sudre (1978).

Dichobune jehennei Brunet and Sudre, 1980

Temporal and geographical distribution: Lower Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Villebramar, La Plante 2, France.

Occurrence: MP22

Reference used: Brunet and Sudre (1980).

Dichobune robertiana Gervais, 1848-52

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: La Défense, France.

Occurrence: MP13.

References used: Sudre and Ginsburg (1993), Luccisano et al. (2020).

Dichobune sigei Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, Le Bretou, France.

Occurrence: MP16

Reference used: Sudre, 1978.

Aumelasia gabineaudi Sudre, 1980

Temporal and geographical distribution: Early Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Aumelas, France.

Occurrences: ~MP10-MP12.

References used: Sudre (1980), Luccisano et al. (2020).

Aumelasia menieli Sudre et al. 1983

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Mancy, Monthelon, Grauves and Mont-Bernon, France.

Occurrence: MP10.

References used: Sudre et al. (1983a), Luccisano et al. (2020).

Buxobune daubreei Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Bouxwiller, Germany.

Occurrence: MP13.

Reference used: Sudre (1978).

Metriotherium mirabile Filhol, 1882

Temporal and geographical distribution: Middle Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Garouillas, ACQ, France.

Occurrence: MP25

Reference used: Brunet and Sudre (1980).

Protodichobune oweni (Lemoine, 1878)

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Monthelon and Grauves, France.

Occurrence: MP10

Reference used: Sudre et al. (1983a).

Eurodexeinae Erfurt & Sudre, 1996

Eurodexeinae indet Luccisano et al., 2020

Temporal and geographical distribution: Early Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Saint-Martin-de-Londres, France.

Occurrences: ~MP10-MP12

Reference used: Luccisano et al. (2020).

Eurodaxis russeli Sudre & Erfurt, 1996

Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Prémontré, France.

Occurrence: MP10

Reference used: Sudre & Erfurt (1996).

Hyperdichobuninae Gentry & Hooker, 1988

Hyperdichobune hammeli Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Bouxwiller, Germany, La Défense, France.

Occurrence: MP13

References used: Sudre (1978), Sudre and Ginsburg (1993), Hooker and Weidmann (2000).

Hyperdichobune langi Rüttimeyer, 1891

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lissieu, France.

Occurrence: MP14

References used: Sudre, 1972, Hooker and Weidmann (2000).

Hyperdichobune nobilis (Stehlin, 1906)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lissieu, France.

Occurrence: MP14

References used: Sudre (1972), Hooker and Weidmann (2000).

Mouillacitherium elegans Filhol, 1882

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Robiac, Le Bretou, Perrière, Sindou D, Coyrou France.

Occurrences: MP16-MP20

References used: Sudre (1978), Sudre (1988), Hooker and Weidmann (2000).

Mouillacitherium cartieri (Rüttimeyer, 1891)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Laprade, France.

Occurrence: MP14
Reference used: Sudre et al. (1990).

Cebochoeridae Lydekker, 1883

Cebochoerus fontensis Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Fons 4-6, Sindou D, Rosières 2, Pécarel, France.

Occurrences: MP16-MP20

References used: Sudre (1978), Hooker and Weidmann (2000).

Cebochoerus lacustris Gervais, 1856

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Fons 6, Le Bretou, France.

Occurrence: MP16-MP17a

Reference used: Sudre (1978).

Cebochoerus minor Gervais, 1876

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, Euzet, La Bouffie, Rosières 5, France.

Occurrences: MP16-MP17b

References used: Sudre (1978), Hooker (1986), Hooker et Weidmann (2000).

Acotherulum campichii Pictet 1855-57

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Robiac, France, Eclépens A, Switzerland.

Occurrence: MP16

References used: Sudre (1978), Hooker and Weidmann (2000).

Acotherulum saturninum Gervais 1850

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: La Bouffie, Sainte-Néboule, Escamps, ACQ, France.

Occurrences: MP17a-MP19

References used: Sudre (1978). Hooker (1986).

Gervachoerus jaegeri Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Bouxwiller, Germany.

Occurrence: MP13

References used: Sudre (1978), Erfurt (1988).

Gervachoerus dawsoni Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Bouxwiller, Germany.

Occurrence: MP13

Reference used: Sudre (1978).

Choeropotamidae Owen, 1845 [sensu Hooker & Thomas, 2001]

Choeropotamus depereti Stehlin, 1908

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Euzet, Malpérié, ACQ, France.

Occurrences: MP17a-MP17b
References used: Sudre (1978), Hooker & Thomas (2001).

Amphirhagatherium edwardsi Hooker and Thomas, 2001
Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Headon Hill Formation, England.
Occurrences: ~MP18-MP20
Reference used: Hooker and Thomas (2001).

Amphirhagatherium fronstettense (Kowalevsky, 1874)
Temporal and geographical distribution: Late Upper Eocene to Early Oligocene, Western Europe.
Origin of examined material: Bohnerz, Germany, Bouldnor Formation, England.
Occurrences: ~MP20-MP21
Reference used: Hooker & Thomas (2001).

Cuisitherium lydekkeri Sudre *et al.* 1983
Temporal and geographical distribution: Lower Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Cuis, Saint-Agnan, Mas de Gimel, Mancy and Monthelon, France.
Occurrences MP10
References used: Sudre *et al.* (1983b), Sudre et Lecompte (2000).

Hallebune krumbiegeli Erfurt & Sudre, 1995
Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Geiseltal obere Mittelkohle, Germany.
Occurrence: MP13
Reference used: Erfurt & Sudre (1995).

Haplobunodon lydekkeri Stehlin, 1908
Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Headon Hill formation, England.
Occurrences: ~MP18-MP20
Reference used: Hooker & Thomas (2001).

Haplobunodon solodurensis Stehlin, 1908
Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Egerkingen, Switzerland.
Occurrence: MP14
References used: Stehlin (1908), Hooker & Thomas (2001).

Haplobunodon muelleri (Rütimeyer, 1862)
Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Egerkingen, Switzerland, Lissieu, France.
Occurrence: MP14
References used: Stehlin (1908), Sudre, 1972, Hooker & Thomas (2001).

Haplobunodon cf. muelleri Erfurt, 1988
Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Geiseltal, Germany.

Occurrence: MP12
Reference used: Erfurt (1988)

Lophobunodon minervoensis Depéret, 1908

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: La Livinière, Aumelas, Saint-Martin-de-Londres, France.
Occurrences: ~MP10-MP12
References: Sudre & Lecomte (2000), Luccisano et al (2020).

Rhagatherium valdense Pictet, 1857

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Entreroches, Swizerland, Coanac, France.
Occurrence: ~MP18-MP20
References used: Stehlin (1908), Hooker and Weidmann (2000), Hooker and Thomas (2001).

Tapirulus depereti Stehlin, 1910

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Lissieu, France.
Occurrence: MP14
Reference used: Sudre (1972)

Tapirulus hyracinus Gervais, 1850

Temporal and geographical distribution: Middle to Early Oligocene, Western Europe.
Origin of examined material: La Bouffie, Sindou D, Rosières 2, Pecarel, Aubrelong 1, ACQ, France.
Occurrence: MP17a-MP21
Reference used: Stehlin (1910), Sudre (1978).

Tapirulus perrierensis Sudre, 1978

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: La Bouffie, Les Clapies, Perrière, Sindou D, France.
Occurrence: MP17a-MP18
Reference used: Sudre (1978).

Thaumastognathus quercyi Filhol, 1890

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: ACQ, France.
Occurrence: ~MP16
References used: Sudre (1978), Hooker and Thomas (2001).

Amphimerycidae Pearson, 1927

Amphimeryx murinus (Cuvier, 1822)

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Sainte-Néboule, La Débruge, Escamps, Tabarly, France, Entreroches, Switzerland.
Occurrences: MP18-MP20
References used: Sudre (1978), Hooker & Weidmann (2000).

Pseudamphimeryx renevieri Pictet and Humbert, 1869

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.
Origin of examined material: Lavergne, La Bouffie, Les Clapies, Perrière, Malpérié, France.

Occurrences: MP16-MP17b

References used: Sudre (1978), Hooker & Weidmann (2000).

Pseudamphimerx schlosseri (Rütimeyer, 1891)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Laprade, Lissieu, France.

Occurrence: MP14

References used: Sudre (1972), Sudre et al. (1990).

Xiphodontidae Flower, 1884

Xiphodon gracile Cuvier, 1822

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Sainte-Néboule, Escamps, Pecarel, ACQ, France.

Occurrences: MP18-MP20

References used: Sudre (1978).

Xiphodon castrense Kowalesky, 1873

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Robiac, Le Bretou, La Bouffie, France.

Occurrences: MP16-MP17a

References used: Sudre (1978), Sudre (1988).

Dichodon cervinum (Owen, 1841)

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Le Bretou, La Bouffie, Euzet, Perrière, Gousnat, Rosières 2, Pécarel, France, Eclépens B, Switzerland.

Occurrences: MP16-MP20

References used: Sudre (1978), Hooker & Weidmann (2000).

Dichodon frohnstettense Meyer, 1852

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, Les Clapies, Sainte-Néboule, Escamps, Pécarel, France.

Occurrences: MP16-MP20

References used: Sudre (1978).

Haplomeryx picteti Stehlin, 1910

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, La Bouffie, Perrière, Enrouane, France.

Occurrences: MP16-MP18

References used: Sudre (1978), Sudre (1988).

Leptotheridium lugeoni Stehlin, 1910

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, La Bouffie, Euzet, Perrière, Malpérié, France, Eclépens A, Switzerland.

Occurrences: MP16-MP17b

References used: Sudre (1978), Hooker & Weidmann (2000).

Anoplotheriidae Bonaparte, 1850

Anoplotheriinae Bonaparte, 1850

Anoplotherium commune Cuvier, 1804

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Sindou D, Rosières 2, Coanac, Pecarel, ACQ, France.

Occurrences: MP18-MP20

Anoplotherium latipes (Gervais, 1852)

Temporal and geographical distribution: Earliest Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Ham 3, UK.

Occurrence: ~MP21

Reference used: Hooker (2007).

Anoplotherium laurillardi Pomel, 1851

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: ACQ, France.

Occurrence: ~MP18-MP20

Ephelcomenus filholi (Lydekker, 1889)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: ACQ, France.

Occurrence: ~MP16

Reference used: Stehlin (1910), Hürzeler (1938), De Beaumont (1963).

Diplobune minor (Filhol, 1877)

Temporal and geographical distribution: Lower Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Mas De Got, Itardies, France.

Occurrence: MP22-MP23

Reference used: Sudre (1974)

Diplobune secundaria (Cuvier, 1822)

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Sindou D, Escamps, Pecarel, ACQ, France.

Occurrence: MP18-MP20

Reference used: Gagnaison and Leroux (2013)

Duerotherium sudrei Cuesta and Badiola, 2009

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Mazateron Formation, Spain.

Occurrence: MP15-MP16

Reference used: Cuesta and Badiola (2009)

Robiatheriumournovense (Sudre, 1969)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Le Bretou, France.

Occurrence: MP16

Reference used: Sudre (1988).

Dacrytheriinae Depéret, 1917

Dacrytherium ovinum Owen, 1857

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Euzet, Perrière, Gousnat, Célarié Ocre, ACQ, France.

Occurrences: MP17a-MP19

References used: Stehlin (1910), Sudre (1978), Erfurt & Métais (2007).

Dacrytherium elegans (Filhol, 1884)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, Le Bretou, ACQ, France.

Occurrence: MP16

References used: Stehlin (1910), Sudre (1978).

Dacrytherium saturnini Stehlin, 1910

Temporal and geographical distribution: Middle to Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Perrière, Sainte-Néboule, Gousnat, France.

Occurrences: MP17b-MP18

References used: Sudre (1978).

Catodontherium robiacense (Depéret, 1906)

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, Le Bretou, France, Eclépens A, Switzerland.

Occurrence: MP16

References used: Stehlin (1910), Sudre (1988), Hooker & Weidmann (2000).

Mixtotheriidae Pearson, 1927

Mixtotherium cuspidatum Filhol, 1880

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Perrière, Les Sorcières, ACQ, France.

Occurrence: MP17b

References used: Stehlin (1908).

Mixtotherium gresslyi Rutimeyer, 1891

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lissieu, La Défense, France.

Occurrence: MP14

References used: Stehlin (1908), Sudre (1972).

Robiacinidae Weppe et al., 2020a

Robiacina minuta Sudre, 1969

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Robiac, Le Bretou, France.

Occurrence: MP16

References used: Sudre (1969), Sudre (1977), Sudre (1978), Sudre (1988), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Robiacina lavergnensis Sudre, 1977

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Lavergne, France, Eclépens-Gare, Switzerland.

Occurrence: MP16

References used: Sudre (1977), Sudre (1978), Hooker and Weidmann (2000), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Robiacina quercyi Sudre, 1977

Temporal and geographical distribution: Middle Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: La Bouffie, Les Pradigues, Les Sorcières, ACQ, France.

Occurrences: MP17a-MP17b

References used: Sudre (1977), Sudre (1978), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Cainotheriidae Camp and Van der Hoof, 1940

Palembertina desplasi, Weppe et al., 2020b

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene, Western Europe.

Origin of examined material: Palembert, France.

Occurrences: ~MP18-MP19

Reference used: Weppe et al. (2020b).

Oxacroninae Hürzeler, 1936

Oxacron courtoisii Gervais, 1852

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene to Lower Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Sindou D, Escamps, Rosières 2, Pecarel, France.

Occurrences: MP18-MP21

References used: Hürzeler (1936), Legendre (1980), Hooker et Weidmann (2000), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Paroxacron valdense (Stehlin, 1906)

Temporal and geographical distribution: Upper Eocene to Early Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Escamps, Dam1-2, Coyrou, Aubrelong 1, Cavalé, Dam3, France.

Occurrences: MP19-MP22

References used: Legendre (1980), Hooker et Weidmann (2000), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Cainotheriinae Camp and Van der Hoof, 1940

Cainotherium commune Bravard, 1835

Temporal and geographical distribution: Upper Oligocene to Lower Miocene, Western Europe.

Origin of examined material: Cournon, Saint Gérard le Puy, France.

Occurrences: MP28-MN2b

References used: Berthet (2003).

Cainotherium laticurvatum Geoffroy Saint-Hilaire, 1833

Temporal and geographical distribution: Lower Miocene, Western Europe.

Origin of examined material: Saint Gérard le Puy, Saulcet, France.

Occurrences: MN1-MN3

References used: Berthet (2003), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Caenomeryx filholi (Lydekker, 1885)

Temporal and geographical distribution: Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Mas De Got, Mounayne, Rigal-Jouet, Mas de Pauffié, Pech Dess, ACQ France.

Occurrences: MP22-MP28

References used: Blondel (2005), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Caenomeryx procommunis Hürzeler, 1936

Temporal and geographical distribution: Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Dam3, Valbro, Rigal-Jouet, Garouillas, ACQ France.

Occurrences: MP22-MP25

References used: Blondel (2005), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Plesiomeryx cadurcensis Gervais, 1873

Temporal and geographical distribution: Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: Aubrelong 1, La Plante 2, Pech Crabit, Rigal-Jouet, Garouillas, Pech Dess, ACQ, France.

Occurrences: MP21-MP28

References used: Blondel (2005), Weppe et al. (2020a, 2020b).

Plesiomeryx huerzeleri Berger, 1959

Temporal and geographical distribution: Oligocene, Western Europe.

Origin of examined material: La Plante 2, Pech Crabit, Rigal-Jouet, Mas De Pauffié, Pech de Fraysse, ACQ, France.

Occurrences: MP22-MP28

References used: Berger (1959), Blondel (2005), Weppe et al. (2020a, 2020b).

3- Caractères de la matrice

1. **Lower incisors:**
 0. one endocristulid
 1. two endocristulids
2. **Lower canine (NA):**
 0. caniniform
 1. incisiform
 2. premolariform
3. **Diastema between C-P1/:**
 0. absence
 1. presence
4. **Diastema between P1/-P2/:**
 0. absence
 1. presence
5. **Diastema between P1-P2/:**
 0. reduced to absent
 1. short to important
6. **Diastema between P2-P3/:**
 0. reduced to absent
 1. short to important
7. **Upper M: styles, crests:**
 0. reduced to absent
 1. short, pronounced
 2. long, strongly pronounced
8. **Upper M: parastyle, size:**
 0. reduced to small
 1. large
9. **Upper M: parastyle mesially projected:**
 0. absence
 1. presence
10. **Upper M: parastyle, position:**
 0. preparacristyla joins the preparacrista and preparacristula junction
 1. parastyle at the junction between preparacrista and preparacristula
11. **M1/-M2/: mesostyle:**
 0. reduced to absent
 1. large
12. **M1/-M2/: mesostyle, shape (connection between premetacrista and postparacrista):**

- 0. looped
 - 1. pinched
- 13. M1/-M2/: contact between premetacrista and postparacrista:**
- 0. buccal (crests buccally directed)
 - 1. more lingual (crests mesiodistally directed)
- 14. M1/-M2/: endomesocristyla:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 15. M1/-M2/: endomesocristyla, contact premetacrista and postparacrista:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 16. M3/: mesostyle:**
- 0. reduced to absent
 - 1. small to large
- 17. M1-M2/: metastyle, size:**
- 0. reduced to small
 - 1. large
- 18. M1-M2/: metastyle, position (A):**
- 0. at the same level than parastyle
 - 1. lower than parastyle
 - 2. very lower than parastyle
- 19. M3/: metastyle, size:**
- 0. reduced to small
 - 1. large
- 20. Upper M: mesiostyle:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 21. Upper M: mediostyle:**
- 0. reduced to absent
 - 1. large
- 22. M1/-M2/: hypocone:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 23. M1/-M2/: hypocone, size (A):**
- 0. very small
 - 1. small
 - 2. large
- 24. M3/: hypocone:**

- 0. reduced to absent
 - 1. small to large
- 25. Upper M: distostyle:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 26. Upper M: distostyle, size:**
- 0. small
 - 1. large
- 27. Upper M: protocone, position (A):**
depends on the axis of symmetry of the tooth
- 0. mesial
 - 1. central
 - 2. distal
- 28. Upper M: paraconule:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 29. Upper M: paraconule, size (A):**
- 0. very small
 - 1. small
 - 2. large
- 30. Upper M: metaconule:**
- 0. small
 - 1. large (as the other cusps)
- 31. Upper M: centroconule:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 32. Upper M: relative position between paraconule and protocone (A):**
- 0. protocone more distal than paraconule
 - 1. at the same level
 - 2. protocone more mesial than paraconule
- 33. M1/-M2/: paracone and metacone, relative position (A):**
- 0. paracone more lingual than metacone
 - 1. paracone and metacone at the same level
 - 2. metacone little more lingual than paracone
 - 3. metacone more lingual than paracone
- 34. Upper M: paracone and metacone pinched, delineated by marked fossi:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 35. Upper M: mesial cingulum:**

- 0. absent to very weak
 - 1. small
 - 2. large
- 36. Upper M: buccal cingulum:**
- 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large
- 37. Upper M: buccal cingulum, position:**
- 0. surrounds the metacone
 - 1. surrounds the entire buccal part of the tooth
- 38. Upper M: endometacristula:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 39. Upper M: endometacristula, length:**
- 0. short
 - 1. long, extend into the central valley
- 40. Upper M: endometacristula, shape:**
- 0. continuous
 - 1. discontinuous
- 41. Upper M: endometacristula contact the metacone or endometacrista:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 42. Upper M: endometacristula, directed:**
- 0. mesiobuccally
 - 1. buccolingually
- 43. Upper M: premetacristula:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 44. Upper M: premetacristula contact the postprotocrista, crests:**
- 0. poorly marked
 - 1. marked
- 45. Upper M: premetacristula and endometacristula fused:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 46. Upper M: premetacristula and endometacristula fused, level:**
- 0. partially fused
 - 1. completely fused
- 47. Upper M1/: postmetacristula:**

- 0. absence
 - 1. presence
- 48. Upper M: preectometacristula:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 49. Upper M: preparacrista, length:**
- 0. as long as the postparacrista
 - 1. shorter than postparacrista
- 50. Upper M: preprotocrista:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 51. Upper M: ectoparacristula:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 52. Upper M: closed valley between protocone and paraconule:**
Important valley between paraconule and protocone is present if junction is absent
- 0. absence
 - 1. presence
- 53. Upper M: individualisation between protocone and paraconule (A):**
- 0. very weak, valley very shallow
 - 1. weak, valley shallow
 - 2. important, valley deep and long (extended to the central valley)
- 54. Upper M: postprotocrista:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 55. Upper M: postprotocrista, directed:**
- 0. internal to the tooth
 - 1. external to the tooth
- 56. Upper M: postprotocrista, angular line shape:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 57. Upper M: endprotocrista, contact paracone:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 58. Upper M: postectoprotocrista:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 59. Upper M: preparacristula, junction with:**

- 0. parastyle
 - 1. paracone
- 60. Upper M: postparacristula:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 61. Upper M: endoparacristula:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 62. Upper M: endoparacristula, junction with (NA):**
- 0. endometacristula
 - 1. preprotocrista
 - 2. paracone
 - 3. independent
- 63. Upper M: endoparacristula, direction and size:**
- 0. short and transverse
 - 1. long and distal
- 64. Upper M: cusps and basin pinched:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 65. M3/: relative position of the two lingual lobes (mesial and distal):**
- 0. at the same level
 - 1. one more lingual
- 66. M1/-M2/: relative position of the two lingual lobes (mesial and distal):**
- 0. at the same level
 - 1. one more lingual
- 67. M2/: bucco-lingual width (A):**
- 0. smaller than mesio-distal length
 - 1. as long as mesio-distal length
 - 2. longer than mesio-distal length
 - 3. very longer than mesio-distal length
- 68. Upper M: shape, position of the protocone (A):**
- 0. triangular, protocone very lingual
 - 1. subtriangular, protocone lingual
 - 2. quadrangular, protocone relatively at the same level than distal or mesial cusp
- 69. Upper M: size (NA):**
- 0. M3/ the largest molar
 - 1. M3/ and M2/ with a similar size
 - 2. M3/ reduced, smaller than M2/
- 70. Lower M: metaconulid:**

- 0. absence
 - 1. presence
- 71. Lower M: metaconulid, size (A):**
- 0. very small
 - 1. small
 - 2. large (like other cuspids)
- 72. Lower M: metaconulid and metaconid, relative height:**
- 0. metaconulid lower than the metaconid
 - 1. metaconulid slightly lower than the metaconid
- 73. Lower M: metaconulid, relative position (A):**
- 0. mesial, very close to the metaconid
 - 1. distal, closer to metaconid than entoconid
 - 2. very distal, equidistant from entoconid and metaconid
- 74. Lower M: metaconulid, buccal:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 75. M/3: hypoconulid, relative position:**
- 0. disto-buccal, far from entoconid
 - 1. disto-lingual, close to entoconid
- 76. M/3: third lobe, secondary lingual conulid (A):**
- 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large
- 77. M/3: third lobe, lingual conulid, size (A):**
- 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large (as the hypoconulid)
- 78. M/3: third lobe, bucco-medial conulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 79. M/1-M/2: hypoconulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 80. M/1-M/2: hypoconulid, position:**
- 0. central
 - 1. lingual
- 81. M/1-M/2: posthypocristulid:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long

- 82. M/1-M/2: posthypocristulid contact postectoentocristid or entoconid:**
0. absence
 1. presence
- 83. M/1-M/2: postectoentocristid:**
0. absent to reduced
 1. long
- 84. M/1-M/2: postentocristid:**
0. absent to reduced
 1. long
- 85. M/1-M/2: talonid bassin, bucco-lingually (A):**
0. as wide as the trigonid basin
 1. larger than trigonid basin
 2. very larger than trigonid basin
- 86. M/3: trigonid, relative size (bucco-lingually) (A):**
0. smaller than talonid
 1. as the same size than talonid
 2. slightly larger than talonid
 3. larger than talonid
- 87. M/1-M/2: hypoconid and protoconid relative height:**
0. at the same level
 1. protoconid higher than hypoconid
- 88. M/3: postectoentocristid:**
0. absent to reduced
 1. long
- 89. M/3: postectoentocristid, fused (cusp or crest) :**
0. absence
 1. presence
- 90. M/3: postectoentocristid, fused with (NA):**
0. posthypocristulid or lingual conulid
 1. prehypocristulid
- 91. M/3: postentocristid:**
0. absence
 1. presence
- 92. Lower M: paraconid (A):**
0. absent to reduced
 1. small
 2. large
- 93. Lower M: paraconid and metaconid, relative position:**

- 0. paraconid close to metaconid
 - 1. paraconid far from metaconid
- 94. Lower M: prehypocristid, fused (cusp or crest):**
- 0. absence
 - 1. presence
- 95. Lower M: prehypocristid, junction with (NA):**
- 0. metaconulid
 - 1. postprotocristid
 - 2. preentocristid
- 96. Lower M: premetacristulid, junction with:**
- 0. postectometacristid
 - 1. postectometacristid and prehypocristid
- 97. Lower M: end of prehypocristid is:**
- 0. linguallly situated
 - 1. centrally situated
- 98. Lower M: postectometacristulid:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 99. M/1-M/2: postectometacristid:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 100. Lower M: postmetacristid:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 101. Lower M: postprotocristid, fused (cusp or crest):**
- 0. absence
 - 1. presence
- 102. Lower M: postprotocristid, fused with:**
- 0. postmetacristid
 - 1. postmetacristulid
 - 2. postectometacristid
- 103. Lower M: centroconulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 104. Lower M: neotrigonid, postcentrocristulid elongated:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 105. M/3: preectoentocristid:**

- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 106. M/1-M/2: preectoentocrisid:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long
- 107. Lower M: preectoentocrisid, fused (cusp or crest):**
- 0. absence
 - 1. presence
- 108. Lower M: preectoentocrisid, fused to:**
- 0. postectometacristid
 - 1. postectometacristulid
- 109. Lower M: valley between entoconid and metaconid or metaconulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 110. Lower M: preentocrisid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 111. Lower M: preentocrisid, junction with:**
- 0. endohypocrisid (hypocrisid)
 - 1. prehypocrisid
 - 2. bucco-medial conulid
- 112. Lower M: preentocrisid, directed:**
- 0. bucco-lingually
 - 1. boucled
- 113. Lower M: premetacristid:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 114. Lower M: premetacristid contact paraconid or preprotocrisid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 115. Lower M: premetacristid, inclined (A):**
- 0. lingually
 - 1. medio-distally to buccally
- 116. Lower M: prehypocrisulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 117. M/3: prehypocrisulid, fused (cusp or crest):**
- 0. absence

- 1. presence
- 118. M/3: posthypocristulid:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 119. M/3: ectohypocristulid:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 120. M/3: entoconid and hypoconulid form a basin:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 121. Lower M: mesial cingulid (A):**
 - 0. absent to very weak
 - 1. small
 - 2. large
- 122. P4/: shape:**
 - 0. triangular
 - 1. quadrangular
- 123. P4/: metacone (A):**
 - 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large (similar to paracone)
- 124. P4/: paracone and metacone dissociated by a valley:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 125. P4/: valley between paracone and metacone, size:**
 - 0. shallow
 - 1. deep
- 126. P4/: paraconule:**
 - 0. reduced to absent
 - 1. large
- 127. P4/: endoparacristula, contact the paracone:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 128. P4/: metaconule (A):**
 - 0. reduced to absent
 - 1. large
 - 2. very large
- 129. P4/: postprotoconule:**

- 0. absence
 - 1. presence
- 130. P4/: protocone elongated buccolingually and compressed mesiodistally:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 131. P4/: protocone, position:**
- 0. central
 - 1. mesial
- 132. P4/: preprotocrista, contact the paracone:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 133. P4/: postprotocrista:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 134. P4/: postprotocrista fused:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 135. P4/: postprotocrista fused to (NA):**
- 0. metaconule or metacristyla (distal crest)
 - 1. metacone or endometacrista
 - 2. postprotoconule
- 136. P4/: endoprotocrista, internal cristule :**
- 0. absence
 - 1. presence
- 137. P4/: postmetacristyla:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 138. P4/: ectometacristyla long and metastyle strongly inclined mesiobuccally:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 139. P4/: mesostyle:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 140. P3/: metacone, size (A):**
- 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large (metacone and paracone sub-equal)
- 141. P3/: triangular (protocone elongated bucco-lingually):**

- 0. absence
 - 1. presence
- 142. P3/: protocone, mesio-distal width (A):**
- 0. small
 - 1. large
 - 2. very large
- 143. P3/: protocone, position:**
- 0. central
 - 1. distal
- 144. P3/: mesial lobe, elongated:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 145. P3/: individualized distobuccal lobe, disto-buccally inclined:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 146. P3/: parastyle very large:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 147. P3/: preparacristyla:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long
- 148. P3/: preectoparacristyla:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long
- 149. P3/: preprotocrista:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long
- 150. P3/: mesiolingual crest, contact between protocone and parastyle:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 151. P3/: preprotocrista contact paracone or endoparacrista:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 152. P3/: mesiolingual crest, height:**
- 0. low
 - 1. high
- 153. P3/: postprotocrista:**
- 0. reduced to absent

- 1. long
- 154. P3/: postmetacristyla:**
 - 0. reduced to absent
 - 1. long
- 155. P3/: distolingual crest (wall), contact between protocone and metastyle (valley is absent):**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 156. P3/: endoprotocrista:**
 - 0. reduced to absent
 - 1. long
- 157. P3/: endoprotocrista contact the metacone:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 158. P2/: protocone:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 159. P2/: mesiolingual crest, contact between protocone and parastyle:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 160. P2/: parastyle protruding:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 161. P/4: metaconid:**
 - 0. absence
 - 1. presence
- 162. P/4: metaconid, size:**
 - 0. small
 - 1. large
- 163. P/4: protoconid and metaconid, relative position (A):**
 - 0. at the same level
 - 1. metaconid slightly more distal than protoconid
 - 2. metaconid more distal than protoconid
- 164. P/4: metaconid, relative height (A):**
 - 0. protoconid higher than metaconid
 - 1. protoconid and metaconid at the same level
 - 2. metaconid higher than protoconid
- 165. P/4: postmetacristid:**

- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 166. P/4: postmetacristid fused (cusp or crest):**
- 0. absence
 - 1. presence
- 167. P/4: postmetacristid, fused to:**
- 0. postectoprotocristid
 - 1. postprotocristid
- 168. P/4: postprotocristid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 169. P/4: postectoprotocristid fused to prehypocristid or prehypocristulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 170. P/4: secondary postectoprotocristid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 171. P/4: distolingual basin open (valley between metaconid and entoconid):**
- 0. absence
 - 1. presence
- 172. P/4: postectometacristid:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long
- 173. P/4: entoconid, size (A):**
- 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large (similar to major cusps)
- 174. P/4: hypoconid, size:**
- 0. reduced to absent
 - 1. small
 - 2. large
- 175. P/4: distal crest (buccolingually inclined and high; distal wall):**
- 0. absence
 - 1. presence
- 176. P/4: hypoconulid:**
- 0. small to reduced
 - 1. large
- 177. P/4: centroconulid:**

- 0. absence
 - 1. presence
- 178. P/4: preparacristid:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 179. P/3: paraconid:**
- 0. very small
 - 1. large
- 180. P/3: paraconid, shape:**
- 0. flat
 - 1. protruding
- 181. P/3: hypoconid:**
- 0. reduced to absent
 - 1. large
- 182. P/3: hypoconulid:**
- 0. absence
 - 1. presence
- 183. P/3: preparacristid:**
- 0. absent to reduced
 - 1. long
- 184. P/3: metaconid (groove visible) :**
- 0. absence
 - 1. presence
- 185. P/3: metaconid and protoconid (A):**
- 0. practically fused
 - 1. close
- 186. P/3: entoconid:**
- 0. reduced to absent
 - 1. large
- 187. P/3: preentocristid:**
- 0. reduced to absent
 - 1. long
- 188. P/3: preentocristid, contact:**
- 0. postprotocristid
 - 1. hypoconid
- 189. P/3: distal crest (buccolingually inclined; distal wall):**
- 0. absence
 - 1. presence

- 190. P/2: entoconid:**
0. absence
1. presence
- 191. P/1: roots:**
0. uniradicated
1. biradicated
- 192. P/1: shape:**
0. caniniform
1. premolariform
- 193. Lower P: premolars, bucco-lingual width (main cusp):**
0. thin
1. large
- 194. P: premolars, mesio-distally elongated:**
0. absence
1. presence

4- Matrice Nexus

'Paroxacron valdense' 1101010101 1000-11010 00-0102121 000000-100 000---1001
0021100000 1110113111 212010000- --011010-- 10-1010011 1011110-10 --11111001 1010-00000 1011011102
1011100000 0-1110-000 111110-010 1111101011 0000-0--10 1101

'Oxacron courtoisii' 1101010101 1000-11010 00-0102121 000000-100 000---1001
0021100000 1110113111 212010000- --011010-- 10-1010011 1011110-10 --11111001 1010-10000 1011001102
1011100000 0-1110-000 111110-010 1111100011 0000-0--10 1000

'Plesiomeryx huerzeleri' 1110100101 1100-11010 00-0102121 000000-100 000---1001
0021100000 1110113211 212010000- --011000-- 10-1010111 1011110-10 --11111001 110--00000 0011011102
1110100001 001110-100 111110-010 1111100011 0000-0--10 0110

'Plesiomeryx cadurcensis' 1110100101 1100-11010 00-0102121 000000-100 000---1001
0021100000 1110113211 212010000- --011000-- 10-1010111 1011110-10 --11111001 110--00000 0011011102
1110100001 001110-100 111110-010 1111100011 0000-0--10 0110

'Caenomeryx procommunis' ?110100101 1100-11010 00-0102121 000000-100 000---
1001 0021100000 1110113211 212010000- --011000-- 10-1010111 1011110-10 --11111001 110--00000
0011011102 1210100010 0-11110100 111110-010 1111100011 0000-0--10 0110

'Caenomeryx filholi' 1110100101 1100-11010 00-0102121 000000-100 000---1001
0021100000 1110113211 212010000- --011000-- 10-1010111 1011110-10 --11111001 110--00000 0011011102
1210100010 0-11110100 111110-110 1111100011 0000-0--10 0110

'Cainotherium laticurvatum' 1100001101 1100-11010 00-0102121 000010-100 000---1001
0021100000 1110002211 212000000- --011000-- 10-1010111 1011111100 --11111001 110--00000 0011011102
0011100001 001110-010 111110-010 1111100011 0000-0--10 0111

'Cainotherium commune' 1110001101 1100-11010 00-0102121 000010-100 000---1001
0021100000 1110002211 212000000- --011000-- 10-1010111 1011111100 --11111001 110--00000 0011011102
0011100001 001110-010 111110-010 1111100011 0000-0--10 0111

'Palembertina deplasi' ???010101 1000-110?1 00-0111111 001020-100 000---1000
0020--0000 1110?121?1 211000000- --012010-- 1101010011 101000--10 --11111001 1????????? ??????????
?????????? ?????????? 111100-010 1?12100011 ?????????? ?00

'Robiacina minuta' 10?0000111 1100-11110 00-00-1111 003000-111 000---1011
0120--0000 0--0112011 1101000011 0-012000-- 10-1000110 110-00--10 --0--11101 2020-00101 000--01102
1110000010 0-1000-?0 110200-010 1112100110 001110--00 ?000

'Robiacina quercyi' 1?00??1111 1100-11110 00-00-1111 003000-111 000---1011
0120--0000 0--0112011 1101000011 0-012000-- 10-1000110 110-00--10 --0--11101 2020-00101 000--01102
1110000010 0-1000-000 110200-010 1112100110 101110--0? 0?10

'Robiacina lavergnensis' 1000001111 1100-11110 00-00-1111 003000-100 000---1011
01210-0000 0--0112011 1101000011 0-01200110 10-1101111 100-00--10 --1111101 2020-10101 100--01102
1110100110 0-1100-1?0 110200-010 1022100011 1010-1--10 0010

'Mixtotherium cuspidatum' 0000001111 1100-10110 00-00-0111 002011-100 000---1001
1101000000 0--0112101 1001000011 1111100110 10-0-01111 100-111100 --11011101 2021110100 1010-01011
1011101110 0-0100-100 1102111100 0122000110 1010-0--00 0010

'Mixtotherium gresslyi' ???0??1111 1100-101?0 00-00-0111 002011-100 000---1001
1101000000 0--0?121?1 1001000011 1111100110 10-0-01111 100-111100 --11011101 2021110100 1010-01011
1011101110 0-0100-??? ?????????? ?????????? ?????????? ??10

'Robiatheriumournovense' ??????1111 1100-10210 00-00-0121 002010-100 000---1001
1110--0000 0--0111201 10000000?? ??????1?10- 12010000?1 100-0?0-10 --0--11101 0????????? ??????????
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Duerotherium sudrei' ??????1111 1100-10210 00-00-0121 002010-110 000---1001
1110--0000 0--011120? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?10--00100 0011001001
12101?1?11 011110-??? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Diplobune secundaria' ?200001111 1100-10210 00-00-0121 002010-100 000---1000
0010--0000 0--0111201 1000000011 0-01010111 1201000011 100-110-10 --0--11100 000--00000 1011001001
1110101111 011110-110 1120110010 1102000110 1010-11100 0110

'Diplobune minor' 0200001111 1100-10210 00-00-0121 002010-110 000---1000
0010--0000 0--0101201 1000000011 0-0101010- 1201000011 100-00--10 --1111100 100--00000 1011001001
0110101110 0-11011100 1110110010 1102000110 1010-11101 0110

'Anoplotherium commune' 0200002111 1100-10210 00-00-0121 002020-100 000---
1000 0010--0000 0--0000201 0000000011 0-000200-- 1211000011 100-00--10 --0--10100 010--00100 1010-
01001 1210101111 010110-110 1120110010 1102000110 101100--00 0110

'Anoplotherium latipes' 0?0002111 1100-102?0 00-00-0121 002020-110 000---1000
0010--0000 0--0?00201 0000???011 0-000?0??? ?211000011 100-00--10 --0--1???? 010--00100 1011001001
1210101111 010110-110 112010-010 0102100110 101100--00 ??10

'Anoplotherium laurillardi' ??????2111 1100-10210 00-00-0121 002020-100 000---1000
0010--0000 0--0000201 0000000011 0-000200-- 1211000011 100-00--10 --0--10100 010--00100 101100100?
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ???0

'Ephelcomenus filholi' ??????01111 1000-10210 00-00-0121 002010-110 000---1001
1110--0000 0--0112201 1000000011 0-11010??? 1201000011 100-00--10 --0--11100 000--?0100 001100100?
?????????? ?????????? 1120110010 1002000110 1010-0--00 ?110

'Dacrytherium ovinum' 0200000111 1000-10210 00-00-0121 002010-100 000---1001
1110--0000 0--0111201 1000010011 111001010- 10-1100111 100-110-10 --11011101 1011010100 1010-01001
1110101111 001110-100 1120110010 1012000110 1011010-00 0110

'Dacrytherium elegans' 0210100111 1000-10210 00-00-0121 002010-100 000---1001
1110--0000 0--0111201 1000010011 111001010- 10-1100111 100-110-10 --11011101 1011010100 0010-01001
1110101111 001110-110 1120110010 1002000110 101100--00 0?11

'Dacrytherium saturnini' ??????00111 1000-10210 00-00-0121 002010-100 000---1001
1110--0000 0--0111201 1000010011 111001010- 10-1100111 100-110-10 --11011101 1011010100 0010-01001
1110101110 0-1110-100 1120110010 1002000110 101100--00 0?10

'Catodontherium robiacense' ?????01111 1100-10210 00-00-0121 002120-110 000---1001
1110--0000 0--0111201 1000020011 111001010- 00-1100111 100-110-10 --11011100 200--00000 000--01001
1011101111 001110-101 1120110010 1000010110 1110-0--00 ?101

'Xiphodon castrense' 0100111111 1100-10210 00-00-0121 012020-100 000---1000
0121010000 1310110200 ---020011 1110010110 00-12-0-11 100-111000 --10011100 210--00010 1011201002
0011100011 001110-001 112010-010 0101000010 1110-11000 ?101

'Xiphodon gracile' ???0?01111 1100-10210 00-00-0121 012020-100 000---1000
0121010000 1310110200 ---020011 1110010110 00-12-0-11 100-111000 --10011100 210--00010 1011211002
0011001011 001110-011 112010-010 0101000010 1110-11000 ??01

'Dichodon cervinum' ?2?0000101 1000-10100 00-00-00-1 012010-100 000---1000 0-
-101000- ---0101200 ---020011 1110010110 00-12-0-10 0-0-111000 --10011100 1121100200 1010-01012
0111111011 001110-111 11020--010 0122000010 111100--00 0111

'Dichodon frohnstettense' ?2??000101 1000-10100 00-00-00-1 012010-100 000---1000
0--101000- ---0111200 ---020011 1110010110 00-12-0-10 0-0-111000 --10011100 1121100200 1010-0101?
?????????? ?????????? 11020--110 0122000010 1111011?00 0111

'Leptotheridium lugeoni' 01???10111 1000-10200 00-00-0121 012020-100 000---1001
1111000000 0--0101210 ---020011 100001010- 00-11-0-11 100-110-10 --11011100 2021000000 0011001002
1011101100 0-1110-00? 1120110010 1001000011 1110-0--00 ??01

'Haplomeryx picteti' ?????10111 1000-10100 00-00-0111 012010-100 000---1001
1101000000 0--0111210 ---020011 1110010110 00-11-0-11 100-111000 --11011100 2021000000 101100100?
?????????? ???????001 11200--010 0101000011 1110-11000 ??01

'Amphimeryx murinus' ?101110101 1000-10210 01010-0121 022000-100 000---1001
0021000000 1010112110 ---000011 0-010100-- 10-0--0-10 0-0-111000 --0--11000 1021000010 0011201002
1011011010 0-1110-001 11200--010 0001100011 1110-0--00 0101

'Pseudamphimeryx renevieri' 0111110101 1000-10210 01010-0121 012020-100 000---
1001 0021000000 1010112110 ---000011 0-000100-- 00-0--0-10 0-0-111000 --0--11000 200--10000
0011001002 1011111010 0-1110-001 11200--010 1001100011 1110-0--00 0101

'Pseudamphimeryx schlosseri' ?????1101 1100-10100 01010-0121 002021-100 00110-
1001 1121000000 1210113120 ---000011 0-00111??? 0200--1-10 120-111000 --111111?? 2?????????
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Dichobune leporina' 0?01110110 0110-00100 01200-0101 0010221100 000---1001
1100--0000 0--0102220 ---000010 10001310-- 0100--1-11 1010010-11 0011111000 1010-10100 100--01001
1110001111 000100-000 11010--010 0010010011 1110-0--00 0100

'Dichobune robertiana' ??01110001 0110-00001 01200-0111 0020221100 0011--1001
1101100000 1200102220 ---020010 10000210-- 02011-1-11 100-00--11 0011111110 200--00100 000--0100?
?????????? ?????????? 1111111110 0???010111 0110-0--00 0?01

'Dichobune jehennei' ?0?1111000 0110-00100 01210-0101 0010221100 000---1001
1100--0000 0--0102220 ---000010 10001310-- 0100--1-11 101000--11 0011111100 1010-10100 100--01001
1110001111 000100-00? 11010--010 0010010011 1110-0--0? 0010

'Dichobune sigei' ?????1001 0110-00000 01100-0111 0020221100 0010--1001
1101100000 0--0002220 ----000010 10000210-- 01011-1-11 100-00--11 0011111110 100--10100 100--01001
1200001111 001110-?? ???? ?????? ?????? ?????? ????

'Metritherium mirabile' ??1?11110 0110-00100 0120100101 0010221100 000---1001
1100--0000 0--0102210 ----000010 10000310-- 02011-1-11 101000--11 000--11100 1110-10000 0011001001
1210001111 101110-0?? 1101111110 0010010111 1110-0--10 0?00

'Mouillacitherium elegans' 0?11110001 0111110000 01200-0101 0010120100 10110-
1001 1101100000 1200102220 ----000010 10001210-- 0100--1-11 100-111000 --11111100 2010-00001 100--
01001 1100001111 000?00-?? 10100--011 0101110011 1100-0--00 1101

'Mouillacitherium cartieri' ?????0?01 01111?00?0 012?0-0111 001011?100 10110-1001
1101100000 1200?022?0 ----??10 10001?1?? ??00--1-11 100-?11001 001111?? ???? ?????? ??????
????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Hyperdichobune langi' ?????0001 0111110000 01200-0121 0010221100 0?110-1001
1111100000 1?00102220 ----000011 0-1012?? ?0-0--1-10 0-0-111000 --11111100 20?0-00000 0010-01002
1011010010 1-1110-1?? 111?0--011 1?0???011 0?00-0--? ??00

'Hyperdichobune nobilis' ?????0001 01111?00?0 012?0-01?1 0010221100 10110-1001
11?1100000 ??0?022?0 ----000010 100012?0-- 00-0--1-11 100-111000 --11111100 ?0211?0100 000--01002
1111010?10 1-01011?? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Hyperdichobune hammeli' ?????0001 01111?00?0 012?0-0121 0010221100 00110-
1001 1111100000 1?00?022?0 ----????11 0-001?1?? ??0--1-11 100-?????0 --????????? 2021100000 000--0100?
????????? ?????????? 11100--01? ?0001?00?? ?????????? ????

'Bunophorus etsagicus' ?????0001 ?????0?00 0???0-?1?? 001?221100 111?0-?011
111??0000 120011?220 ----120110 11001210-- 02111-1-11 1010111000 --0--11000 1????????? ??????????
????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Bunophorus lysitensis' ????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
????????? ??????????0 ----100010 11001210-- 0210--1-11 100-111000 --0--11?00 1????????? ??????????
????????? ?????????? 0-----010 0-000101?? ?????????? ????

'Bunophorus grangeri' ????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
????????? ??????????0 ----1?010 110012???? 0210--1-11 100-111000 --0--????? 1????????? ??????????
????????? ?????????? 0-----110 0-000101?? ?????0--0? ??10

'Diacodexis antunesi' ?????0001 0110-00000 00-00-1110 0010221100 11110-1001
1111100000 1200113220 ----100011 11001210-- 0210--1-01 100-110-00 --0--0-000 200--00001 100--11000
1?00011?? ?0?10?000 ?????????? ??????????11 0100-0--00 ??00

'Diacodexis pakistanensis' ?011110001 0110-00000 00-00-1110 0010221100 11110-1001
1111100000 1200112020 ----100011 1110121110 0210--1-11 100-111000 --0--11110 200--00001 000--11000
1101001111 00?1?11?? 0-----010 0-00010111 01?0-0--00 0000

'Diacodexis indicus' ?0??100001 0110-?00?0 00-?0-1110 0010221100 11110-1001
1111100000 1200?121?0 ----100011 1110121110 0210--1-11 100-111000 --10-11110 ?????????? ??????????
1101001111 0-1110-?? 0-----110 0-?0010110 ?110-0--00 ??00

'Diacodexis ilicis' ?????0001 0110-?00?0 00-?0-1110 0010221100 110-0-1001
1111100000 1200?132?0 ----010010 1110121110 0210--1-01 100-110-00 --0--11110 200--00001 100--01001
1011001111 001100-?? 0-----010 0-001101?? ?????????? ???

'Diacodexis gigasei' ???110001 0110-?00?0 00-?0-1110 0010221100 110-0-1001
1111100000 1200?132?0 ----100010 1110111110 0210--1-01 100-110-00 --0--11100 200--00001 100--?100?
????????? ?????????? 0-----010 0-00010111 0110-0--00 ??00

'Eurodexis russelli' ?????0101 0110-00001 01000-1120 0010221100 11110-1001
1111100000 1200102220 ----100011 11101210-- 1210--1-11 100-111000 --0--11100 200--00001 000--11000
1110001111 001110-?? 10110--011 1110010100 ?????????? ????

'Eurodexeinae indet' ?????0101 0110-?000? 011?0-1120 0010221100 11110-1001
1111100000 1200?022?0 ----000010 10001210-- 02?0--1-11 100-111000 --0--11100 2????????? ??????????
????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'Cebochoerus minor' ?111101001 0110-00000 10-00-0121 102020-0-- --11--1001
1111001000 0--1103220 ----010110 101003110- 02011-1-11 1010110-11 0011111110 2110-00000 0011001000
1200001111 001110-000 11010--010 0110010000 1100-0--00 1010

'Cebochoerus lacustris' 0111101001 0110-00000 10-00-0121 10202100-- --11--1001
1111001000 0--1103210 ----010110 10100210-- 02011-1-11 1010110-11 0011111110 200--00000 0011001000
1210001111 001110-100 11110--010 0110010000 1100-0--00 1010

'Cebochoerus fontensis' ???101001 0110-00000 10-00-0121 102010-0-- --11--1001
0111000000 0--1102220 ----010110 10100310-- 02011-1-11 1010110-11 0011111110 200--00000 0011001000
1200001111 001110-000 11110--010 010001000? 110??????? 1010

'Acotherulum campichii' ?1?101001 0110-00000 10-00-0111 102000-0-- --11--1001
0101000000 0--1102220 ----010110 10100310-- 02011-1-11 1010010-11 0011111110 2010-10200 1011001000
1200001011 001110-?? 11100--010 0100010000 ?????0--0? ??10

'Acotherulum saturninum' ?????1001 0110-00000 10-00-0111 102010-0-- --11--1001
0101000000 0--1102220 ----010110 10100310-- 02011-1-11 1010010-11 00111111?0 2010-00100 1011001000
1200001111 001110-?? 11110--010 0100010000 ?110-0--00 1010

'Gervachoerus jaegeri' 0111101001 0110-00100 00-00-0121 00201210-- --11--1001
0111100000 0--1102210 ----020110 1010031110 01011-1-11 1010010-10 --11111110 200--00000 0011001000
1210001011 001110-0?? 0-----010 0-10010011 1110-???00 ??01

'Gervachoerus dawsoni' ?????1001 0110-00000 00-00-0121 002000-0-- --11--1001
0111100000 0--1102210 ----0201?? ?????310-- 0201?-?-?1 ??100?-10 --11111110 200--00000 0011001???
120?????1? ??1?????? ?????????? ??????????11 1110-0--00 ??01

'Tapirulus perrierensis' ??11111111 0000-01000 00-00-0111 0120221100 11100-0001
1101000010 0--0001220 ----012010 10000210-- 0100--1-01 100-00--11 0011111100 0010-00000 0111101000
1100101000 0-1100-001 1110111110 1000010011 1110-0--00 ??01

'Tapirulus hyracinus' 0?11111111 0000-01000 00-00-0111 0120221100 11100-0001
1101000010 0--0002220 ----0?2010 10000210-- 0100--1-01 100-00--11 0011111100 1010-00000 0111101000
1111101000 0-1100-001 1110111110 1000010011 1110-0--00 ??01

'*Tapirus depereti*' ?????0101 0110-10000 00-00-0111 0020221100 11110-0001
1101000000 1200?0222? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'*Lophiobunodon minervoisensis*' ???0??1101 1100-10100 00-00-0111 0020221100 000---
1001 1100--0000 0--0112210 ---020010 10000210-- 02011-1-11 100-00--11 0011111100 2010-00000
0011101000 1201101111 001100-101 ?????????? ?????????? ?????????? ??10

'*Cuisitherium lydekkeri*' ?????0101 0110-00100 00-00-0111 0020221100 00110-1001
1101100000 1200113210 ---010010 10000210-- 02011-1-11 100-110-11 0011111100 210--00000 0011101000
1200101111 000100-000 ?????????? ?????????? ?????????? ??10

'*Aumelasia gabineaudi*' ??????2001 1111010000 00-00-0121 0020221100 10110-1001
1111100000 1200113220 ---000010 10000210-- 00-11-1-11 100-11??1 0011011100 11??00000 001100100?
????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'*Aumelasia menieli*' ??????2001 1111010000 00-00-1121 0020221100 10110-1001
1111100000 1200113220 ---???10 10000?1?? ?0-11-1-11 100-?11001 00111????? ?????????? ??????????
????????? ?????????? 0-----010 0-000100?? ?????????? ????

'*Protodichobune oweni*' ??????2001 1111010000 00-00-1120 0020221100 10110-1001
1111100000 1200113220 ---000010 10000210-- 0200--1-11 100-111001 0010-11100 200--00000 001100100?
????????? ?????????? 0-----011 0-100100?? ?????????? ????

'*Buxobune daubreei*' ??????0001 01111?00?0 00-?0-0121 00212210-- --11--1001
1121100000 1200?122?0 ---0?010 10001210-- 020??1-11 100-111001 ??10-111?0 ?????????? ??????????
????????? ?????????? 1110????10 0100010011 0110-0--00 ??10

'*Hallebune krumbiegeli*' ?????10001 0110-?0000 00-00-0121 00212210-- --11--1001
1121100000 1200112200 ---000110 111012?110 02011-1-11 100-111001 ?????111?0 2010-00000 0011001001
1211001111 001110-??? 0-----010 0-02010011 1110-0--00 ??01

'*Haplobunodon cf. muelleri*' 0111112001 1111010100 00-00-0121 0020221100 10110-
1001 1121100000 1200113210 ---0?0010 1110?210-- 02011-1-11 100-?1??11 1111111110 200--00000
0011001001 1110001111 001110-000 0-----010 0-?0010011 1100-0--00 ??10

'*Haplobunodon muelleri*' ??????1101 1101110100 00-00-0121 0021221100 101?101001
1121000000 12001122?0 ---021010 100002?0-- 02011-1-11 100-00--11 0011111100 ?????????? ??????????
????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ????

'*Rhagatherium valdense*' ??11111111 1100-10110 00-00-0121 002121-100 1011101101
1121000001 1200113201 1010010110 10011010-- 1201101011 100-110-11 2111111100 2021111000
0011011012 1111001111 0011111?? 1110111100 0000010011 1110-0--00 1001

'*Haplobunodon lydekkeri*' ??10?01001 1111110000 10-00-0121 002121-100 1011111101
1121000000 ??0113200 ---011010 10000210-- 00-11-1-11 100-110-11 0111111110 200--00000 1010-01000
1110001111 0011110000 11100--110 0010011000 0100-10-00 ??10

'*Haplobunodon solodurens*' ??????1001 1111110000 10-00-0121 0021221100
1011111101 1121000000 1200113200 ---021010 10000210-- 00-11-1-11 100-110-11 0111111110 ?00--00000
?010-0100? ?????????? ?????????? 0-----111 0-000110?? ?????????? ????

'Amphirhagatherium edwardsi' ??????2001 1111110000 00-00-0121 0021221100
1011101001 1121000101 1210113200 ----020010 1110021110 00-11-1-11 100-111001 1111111110 2?????????
?????????? ?????????? ?????????? 1101111100 0122000111 1110-0--00 ??10

'Amphirhagatherium fronstettense' ??????2001 1111110000 10-00-0121 0021221100
1011101001 1121000101 1210013200 ----0?0010 1110011110 00-11-1-11 100-111001 0111111110 2121111200
101100101? ?????????? ?????????? 1111111100 01220001?? ?????????? ??1?

'Choeropotamus depereti' ??11111001 1111110000 10-00-0121 1021220100 1011111101
1121000001 1200112200 ----012110 10000210-- 00-11-1-11 1010110-11 1111111100 110--00100 0010-01000
1010001110 0-1110-??? 0-----110 0-11101000 0100-0--00 1000

'Thaumastognathus quercyi' ???111001 11111?00?0 10-00-0121 0021221100 1011111101
1121000001 1200?132?0 ----012010 10000210-- 00-11-1-11 1010110-11 1111111100 2????????? ??????????
?????????? ?????????? 0-----110 0-11101000 0100-0--00 0000

5- Phylogénie calibrée dans le temps

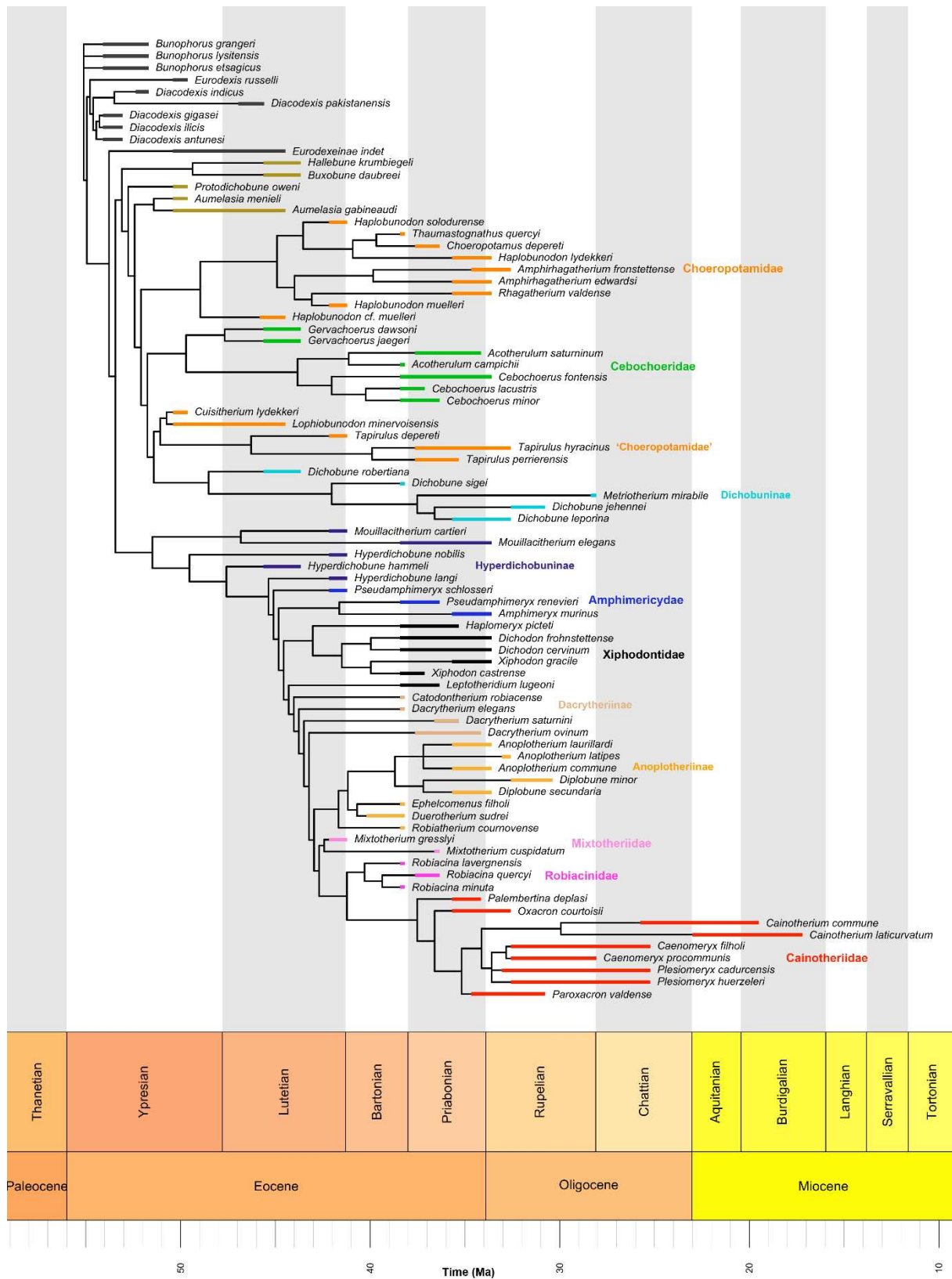


Figure S2 : Phylogénie des artiodactyles endémiques européens, calibrée dans le temps avec la méthode de Brusatte et al. (2008 ; *equal*). Arbre consensus des 27 arbres les plus parcimonieux avec 969 pas (IC seulement sur les caractères informatifs = 0,236, IR = 0,751). En gras la répartition stratigraphique des espèces (voir section 3.2 – *Matériels et méthodes*). En couleur les groupes systématiques, voir **Figure 4**.

Conclusion générale

L'ensemble des résultats obtenus dans ce travail permet d'éclaircir un peu plus notre compréhension de l'histoire évolutive des artiodactyles endémiques européens et de déterminer les facteurs qui ont influencé leur diversité autour d'une des plus importantes crises climatiques et d'extinctions du Cénozoïque, la transition Eocène-Oligocène. Les objectifs de ce travail étaient doubles : i) à partir de la révision et d'un inventaire des occurrences fossiles des taxons d'artiodactyles de la région quercynoise, il s'agissait de déterminer la dynamique de diversité de ces derniers et d'identifier le rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur leur diversification ; ii) à partir de la construction d'une matrice de données dentaires originale incluant une représentation exhaustive de la diversité des AEE, il s'agissait de clarifier les relations phylogénétiques au sein de ces derniers.

Un premier travail s'est tout d'abord focalisé sur le groupe restreint des Cainotherioidea, permettant d'établir un protocole d'analyse qui a par la suite été affiné et appliqué à l'ensemble des artiodactyles européens du Quercy. Les résultats obtenus par ces approches ont permis ainsi de répondre aux interrogations suivantes :

Quel est le tempo de l'extinction des AEE ? Est-elle fortement corrélée à la TEO ?

Aussi bien dans le cadre d'une analyse menée sur un groupe taxinomique restreint que pour l'analyse de diversité menée à l'échelle des AEE, on observe une phase d'extinction majeure au moment de la transition Eocène-Oligocène. Cette chute drastique de la diversité n'était pas identifiable dans les travaux précédents et correspond à la disparition de plus de 80% des espèces endémiques européennes, appartenant notamment aux familles des Xiphodontidae, Cebochoeridae et Amphimerycidae. Un important événement de spéciation à l'Oligocène inférieur est également observé, correspondant aux familles endémiques survivantes. Ainsi, les Cainotheriidae, Dichobunidae et Anoplotheriidae vont persister durant l'Oligocène, bien que les Dichobunidae et Anoplotheriidae disparaissent rapidement à la fin de l'Oligocène inférieur. Les résultats mettent également en évidence une phase d'extinction des AEE moins importante au milieu de l'Eocène supérieur (40 % de la diversité spécifique), avec la disparition des familles des Mixtotheriidae et Robiacinidae. Deux histoires évolutives distinctes semblent ainsi se distinguer de part et d'autre de la crise de la TEO marquant le renouvellement majeur de la *Grande Coupure* : à l'Eocène, une faune d'artiodactyles composée exclusivement d'espèces endémiques présentant une diversité comparable aux savanes africaines actuelles ; et à l'Oligocène, une faune composée à la fois d'espèces endémiques survivantes et d'espèces immigrantes d'Asie qui atteignent une diversité semblable à la fin de l'Oligocène inférieur.

Quelle est l'influence des facteurs abiotiques et biotiques sur la dynamique de diversité des AEE ?

L'ensemble des résultats a mis en évidence une histoire évolutive complexe des artiodactyles endémiques d'Europe occidentale et différentes approches ont permis de déterminer les moteurs évolutifs associés à leur diversification. A l'échelle des Cainotherioidea, la spéciation semble être positivement associée dans le temps à la température et à la fragmentation continentale, tandis que l'extinction semble se synchroniser de manière ponctuelle avec les changements environnementaux. La diversité-dépendance intra-clade semble quant à elle influencer négativement la diversification des Cainotherioidea, correspondant à une saturation des niches écologiques par ces derniers. A l'échelle des AEE, les fluctuations de la température, de la fragmentation continentale, du niveau marin et du carbone organique semblent avoir une influence importante sur leur spéciation et extinction au cours du temps. On constate au niveau spécifique que la quasi-totalité des corrélations avec les variables abiotiques concernent la dynamique des AEE, ce qui souligne la sensibilité des espèces endémiques aux variations de leur environnement, notamment au milieu de l'Eocène supérieur et au moment de la TEO. Les résultats mettent également en évidence le rôle marquant de la diversité-dépendance intra-clade dans la diversification des groupes d'artiodactyles endémiques en Europe, soulignant le partitionnement important des niches écologiques occupées par les AEE au cours de l'Eocène. Les résultats suggèrent aussi le rôle prépondérant des Xiphodontidae, Choeropotamidae et Anoplotheriidae sur le maintien des autres familles endémiques à l'Eocène, alors que les Choeropotamidae et les Cainotheriidae influencent au contraire négativement leur diversification. En outre, la diversité des artiodactyles immigrants influence significativement la diversification des artiodactyles endémiques, en diminuant notamment leurs taux de spéciation au cours de l'Oligocène. Cependant, l'absence de corrélation entre les taux d'extinction des AEE et la diversité des AI semble suggérer que l'arrivée des espèces d'artiodactyles immigrants n'est pas le facteur responsable de l'extinction massive des taxons endémiques au moment de la TEO, et laisse plutôt supposer à un remplacement passif. De manière surprenante, la diversité des AEE semble quant à elle affecter positivement la diversification des AI.

Quelles sont les caractéristiques des AEE qui s'éteignent en comparaison de celles des immigrants et des AEE survivants post-TEO ?

Que ce soit pour l'exemple particulier des Cainotherioidea ou à plus grande échelle au niveau des AEE, les résultats indiquent qu'aucun des caractères morpho-mandibulaire testés

(e.g. masse corporelle, hauteur du corpus mandibulaire, largeur de P/3) n'a d'effet significatif sur les taux de spéciation et d'extinction. D'autre part, l'évolution des caractères au cours du temps met clairement en évidence la disparité morphologique des AEE, mais celle-ci diminue fortement au moment des changements environnementaux de la TEO. Les niches écologiques laissées vacantes sont comblées en grande partie par les nouvelles espèces d'artiodactyles immigrants en Europe, et par d'autres espèces de familles endémiques européennes dont celle des Cainotheriidae. Cette famille connaît un important succès adaptatif au cours de l'Oligocène, que ce soit en termes d'abondance ou de diversité morphologique. L'étude de la morphologie dentaire et mandibulaire des espèces de Cainotheriidae de l'Eocène et de l'Oligocène met en évidence une grande adaptabilité morphologique et une capacité de réponse rapide de ce groupe aux changements environnementaux de la TEO. De manière surprenante, les espèces qui survivent à la TEO présentent une morphologie et/ou écologie particulièrement dérivées : le petit anoplothère *Diplobune minor* présente des caractéristiques morphologiques arboricole ; les espèces de Cainotheriidae (sélénodontes) et de Dichobunidae (bunosélénodontes) possèdent des schémas dentaires particuliers avec une large cuspide distale supplémentaire sur les molaires supérieures ; et le choeropotame *Tapirus hyracinus* présente une morphologie dentaire bilophodonte convergente des Tapiridae actuels. Ces caractères « clés » ou « innovants » ont probablement joué un rôle dans la survie de ces espèces pendant et après la crise. Enfin, la longévité et la probabilité d'extinction des espèces d'artiodactyles semble différer de part et d'autre de la crise de la TEO. Les résultats mettent en évidence qu'à l'Eocène, les espèces jeunes présentent une probabilité d'extinction plus importante que les espèces anciennes, tandis qu'à l'Oligocène les espèces jeunes et anciennes semblent avoir la même probabilité de s'éteindre. La longévité des espèces entre l'Eocène et l'Oligocène est également très différente, avec une longévité des espèces éocènes largement inférieure à celle des espèces oligocènes. Ceci suggère que l'environnement plus propice et plus stable des régions tropicales de l'Eocène permettrait un taux de spéciation plus important, mais également plus de compétition ; tandis que les espèces cosmopolites continentales de l'Oligocène seraient dans des conditions plus instables avec un taux d'extinction plus important, mais qui diminuerait la pression de sélection. De plus, les espèces Oligocènes seraient probablement plus tolérantes aux changements de condition du milieu, contrairement aux espèces endémiques.

Quelles sont les relations phylogénétiques au sein des AEE ?

Les relations phylogénétiques au sein des AEE ont été abordées en deux temps, à l'échelle de la super-famille des Cainotherioidea, puis à l'échelle de l'ensemble des

artiodactyles endémiques européens. La révision de la systématique et de la nomenclature dentaire des Cainotheriidae et la description d'un nouveau taxon permettent de proposer la première phylogénie formelle des Cainotherioidea et de mieux comprendre la mise en place du plan dentaire unique des Cainotheriidae. La construction d'une matrice de taxons/caractères dentaires originale intégrant un large échantillonnage taxinomique représentatif de la diversité morphologique des AEE a permis ensuite de proposer une des premières phylogénies exhaustives de ces derniers. La topologie du consensus strict obtenu par l'analyse phylogénétique présente un grand clade intégrant l'ensemble des espèces d'AEE et se divisant en deux grands ensembles monophylétiques : le premier se composant de taxons bunodontes/bunosélénodontes appartenant aux Choeropotamidae, Cebochoeridae, Dichobuninae et aux genres *Aumelasia*, *Protodichobune*, *Buxobune* et *Hallebune* ; et le second de taxons bunosélénodontes/sélénodontes appartenant successivement aux Hyperdichobuninae Amphimerycidae, Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea. La plupart des (sous-)familles d'AEE sont soutenues par des synapomorphies dentaires à l'exception des Choeropotamidae, Hyperdichobuninae, Amphimerycidae et Dacrytheriinae. La position très dérivée des genres *Cuisitherium*, *Lophiobunodon* et *Dichobune* dans la topologie remet en question l'âge de la radiation initiale des artiodactyles endémiques européens. Ceux-ci sont documentés dans le registre fossile en Europe dès le MP10, reculant ainsi l'âge de la radiation des AEE à la fin de l'Eocène inférieur.

Une thèse dans le Quercy. L'ensemble des résultats obtenus dans cette thèse indique ainsi l'intérêt de travailler à une échelle régionale, à la fois en termes de résolution temporelle, de géographie et de niveau taxinomique. En effet, ils mettent en évidence que les phosphorites du Quercy présentent des taux de préservation exceptionnels pour les mammifères terrestres (comparables aux organismes marins) et qu'une révision systématique approfondie permet de fournir des résultats fiables et solides, les nouvelles occurrences dépassant nettement la dernière révision disponible datant des années 80. La résolution fine sans précédent du registre fossile quercynois sur une période de 15 Ma permet de décrire avec un niveau de détail inattendu les interactions entre les familles d'artiodactyles européens. Les résultats soulignent la complexité des interactions inter- et intra- clades, et indiquent que certaines familles semblent être cruciales pour la structuration de l'environnement et des réseaux alimentaires. Sur cette expérience de près de trois ans, j'ai pu ainsi établir un « workflow » optimal et affiné ma démarche en termes de datation des localités (combinaison d'âges numériques et de magnétochrones) et d'analyses

(adaptées au pas de temps court et au traitement d'une crise biologique). Ma thèse s'inscrit ainsi dans une continuité historique de la recherche quercynoise et prouve que même 150 ans après leur découverte, les phosphorites du Quercy restent une source unique de nouvelles données, couvrant une période de temps d'une haute précision rarement rencontrée dans le reste du monde.

Remerciements

Il est difficile de savoir par où commencer pour remercier tous ceux qui m'ont soutenu jusqu'à aujourd'hui. Je voudrais remercier tout d'abord ma famille, qui m'a permis d'être actuellement ce que je suis et qui m'a toujours encouragé à poursuivre ma passion de la paléontologie. Je remercie également mes amis, allant du collège de Sète à l'Université de Montpellier, et qui ont été un véritable moteur dans mon parcours de vie.

De manière plus formelle, j'aimerais remercier l'ensemble de l'ISEM pour son accueil chaleureux et sa parfaite organisation, qui m'a permis d'avoir une très belle première expérience dans le domaine de la recherche. Je remercie également très sincèrement l'ensemble de l'équipe paléontologie, composée uniquement de personnes adorables. Je remercie notamment Lionel pour sa gestion irréprochable de l'équipe, Fabrice pour sa bonne humeur perpétuelle, Laurent pour nos nombreuses discussions dans son bureau, Rodolphe pour sa disponibilité bibliographique ou encore Renaud pour ses impressions 3D et nos petites moqueries. Je remercie également Pierre-Olivier, de m'avoir soutenu et permis de rencontrer l'équipe pour la première fois grâce aux stages de L3 et de M1. Guillaume et Fabien, pour leurs encouragements, nos longues discussions aussi intéressantes qu'enrichissantes, et pour leurs conneries et leur amour du rose. Je remercie Alexandre Assemat, Alexandre Hamon, Quentin et Mickaël, mes partenaires paléontologues et géologues thésards. Des gars incroyablement gentils, à l'écoute et toujours souriants. Jacob, mon binôme de toujours depuis le master. Un mec atypique, attachant et drôle, avec un comportement désagréable faisant tout son charme. Il m'a beaucoup aidé, dans mes recherches mais aussi dans la vie. Il m'a appris à garder mon sang-froid face à ses provocations incessantes. Et enfin Maëva, pour son encadrement exceptionnel et sa personnalité ô combien attachante. Difficile de rêver mieux, tant elle m'a appris professionnellement que personnellement. Je ne la remercierai jamais assez de m'avoir fait confiance, et malheureusement pour elle, nos chemins ne sont pas près de se séparer.

Je voudrais également remercier tous les gestionnaires de collections de m'avoir accueilli et aidé avec gentillesse. Je pense évidemment en premier lieu à Suzanne, Anne-Lise et Medhi à Montpellier, mais aussi à Loïc Costeur à Bâle, Emmanuel Robert à Lyon, Aude Medina à Montauban, Yves Laurent à Toulouse ou encore Christine Argot à Paris. Je remercie aussi

chaleureusement François Escuillé de m'avoir laissé accéder à ses fantastiques collections du Quercy.

Bien évidemment un immense merci aux coordinateurs, conservateur, chercheurs, fouilleurs et amateurs du Quercy et qui sans eux ma thèse n'aurait pas été possible. Je pense notamment à Thierry, Gilles, Monique et Cécile et à leur incroyable gentillesse, mais également à tous les autres qui ont été largement cités dans ma thèse.

Enfin, j'aimerais exprimer toute ma gratitude à Julien Clavel, Grégoire Métais, Brigitte Meyer-Berthaud, Thierry Smith et Jessica Theodor pour avoir accepté de participer à mon jury de thèse.

Abstract

The Eocene-Oligocene transition (EOT) is a period of global environmental change particularly marked in Western Europe that coincides with a spectacular faunal turnover called the *Grande Coupure*. European endemic artiodactyls (EEA), which evolved in an insular context until the end of the Eocene, are strongly impacted during this period. The objectives of this thesis are: i) to determine the diversity dynamics of EEA around the TEO by identifying the role of abiotic and biotic factors on their diversification; and ii) to clarify phylogenetic relationships within EEA. The multi-site *Konzentrat-Lagerstätte* in the Quercy region (southwest, France) allows us to analyze the diversity dynamics of European artiodactyls on both sides of the TEO and to reconstruct their diversification history at the specific and generic levels using a Bayesian approach under a birth-death model (PyRate software). The results show an extinction of 80% of the EEA during the TEO. This drastic drop in diversity had not been previously identified and seems to be significantly correlated with abiotic factors such as temperature, sea level and organic carbon levels. The artiodactyl results argue against an extinction of endemic taxa through active competition with Asian immigrants and instead suggest that endemic forms became extinct prior to the arrival of immigrants from Asia. Moreover, surprisingly, they reveal that some endemic families may have even facilitated immigrant diversification. The detailed resolution of the Quercy fossil record allows us to describe the interactions between families in unexpected detail. The results highlight the complexity of inter-clade interactions and strong intra-clade competition, and show that some families appear to be crucial for environmental and food web structuring. The results also highlight that some "key" or "innovative" traits probably played a role in the survival of several endemic species during and after the crisis. The phylogenetic analyses performed then resolve the relationships within the superfamily of Cainotherioidea and the whole of EEA. The revision of the systematics and dental nomenclature of the Cainotheriidae and the description of a new taxon allow us to propose the first formal phylogeny of Cainotherioidea and to better understand the establishment of the unique dental pattern of Cainotheriidae. The construction of an original taxon/dental character matrix integrating a broad taxonomic sampling of EEA then allows us to propose one of the first comprehensive phylogenies of the latter. The topology of the strict consensus presents a large clade integrating all EEA species and splitting into two monophyletic groups: the first comprising the Choeropotamidae, Cebochoeridae, Dichobuninae, and the genera *Aumelasia*, *Protodichobune*, *Buxobune*, and *Hallebune*; and the second comprising successively the Hyperdichobuninae Amphimerycidae, Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae, and Cainotherioidea. Most (sub)families of EEA are supported by dental synapomorphies with the exception of Choeropotamidae, Hyperdichobuninae, Amphimerycidae and Dacrytheriinae. The highly derived position of the genera *Cuisitherium*, *Lophiobunodon* and *Dichobune* in the topology calls into question the age of the initial radiation of the endemic European artiodactyls and places it at the end of the Lower Eocene. My thesis thus underlines the exceptional character of the Quercy phosphorites and is part of a historical continuity of Quercy research, proving that even 150 years after their discovery, Quercy remains a unique source of new data.

Keywords

Mammals - Diversity - Eocene-Oligocene transition - Grande Coupure - Phylogeny

Résumé

La transition Eocène-Oligocène (TEO) est une période de changements environnementaux globaux particulièrement marquée en Europe occidentale qui coïncide avec un renouvellement faunique spectaculaire nommé la *Grande Coupure*. Les artiodactyles endémiques européens (AEE), qui avaient évolué en contexte insulaire jusqu'à la fin de l'Eocène, sont fortement impactés pendant cette période. Les objectifs de cette thèse sont : i) de déterminer la dynamique de diversité des AEE autour de la TEO en identifiant le rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur leur diversification ; et ii) de clarifier les relations phylogénétiques au sein des AEE. Le *Konzentrat-Lagerstätte* multi-sites quercynois (sud-ouest, France) permet d'analyser la dynamique de la diversité des artiodactyles européens de part et d'autre la TEO et de reconstituer l'histoire de leur diversification au niveau spécifique et générique par une approche bayésienne sous un modèle de birth-death (logiciel PyRate). Les résultats mettent en évidence une extinction de 80% des AEE durant la TEO. Cette chute drastique de la diversité n'avait pas été identifiée précédemment et semble être significativement corrélée avec les facteurs abiotiques tels que la température, le niveau marin et les taux de carbone organique. Les résultats sur les artiodactyles vont à l'encontre d'une extinction des taxons endémiques par compétition active avec les immigrants asiatiques et suggèrent plutôt que les formes endémiques se sont éteintes avant l'arrivée des immigrants d'Asie. De plus, de manière surprenante, ils révèlent que certaines familles endémiques auraient même facilité la diversification des immigrants. La résolution fine du registre fossile du Quercy permet de décrire avec un niveau de détail inattendu les interactions entre les familles. Les résultats soulignent la complexité des interactions inter-clades et une forte compétition intra-clade, et montrent que certaines familles semblent être cruciales pour la structuration de l'environnement et des réseaux alimentaires. Les résultats mettent également en évidence que certains caractères « clés » ou « innovants » ont probablement joué un rôle dans la survie de plusieurs espèces endémiques pendant et après la crise. Les analyses phylogénétiques réalisées permettent ensuite de résoudre les relations au sein de la super-famille des Cainotherioidea et de l'ensemble des AEE. La révision de la systématique et de la nomenclature dentaire des Cainotheriidae et la description d'un nouveau taxon permettent de proposer la première phylogénie formelle des Cainotherioidea et de mieux comprendre la mise en place du plan dentaire unique des Cainotheriidae. La construction d'une matrice de taxons/caractères dentaires originale intégrant un large échantillonnage taxinomique des AEE permet ensuite de proposer une des premières phylogénies exhaustives de ces derniers. La topologie du consensus strict présente un grand clade intégrant l'ensemble des espèces d'AEE et se divisant en deux ensembles monophylétiques : le premier se composant des Choeropotamidae, Cebochoeridae, Dichobuninae et des genres *Aumelasia*, *Protodichobune*, *Buxobune* et *Hallebune* ; et le second se composant successivement des Hyperdichobuninae Amphimerycidae, Xiphodontidae, Anoplotheriidae, Mixtotheriidae et Cainotherioidea. La plupart des (sous-)familles d'AEE sont soutenues par des synapomorphies dentaires à l'exception des Choeropotamidae, Hyperdichobuninae, Amphimerycidae et Dacrytheriinae. La position très dérivée des genres *Cuisitherium*, *Lophiobunodon* et *Dichobune* dans la topologie remet en question l'âge de la radiation initiale des artiodactyles endémiques européens et la situe à la fin de l'Eocène inférieur. Ma thèse souligne ainsi le caractère exceptionnel des phosphorites du Quercy et s'inscrit dans une continuité historique de la recherche quercynoise, prouvant que même 150 ans après leur découverte, le Quercy reste une source unique de nouvelles données.

Mots-clés

Mammifères – Diversité – Transition Eocène-Oligocène – Grande Coupure – Phylogénie