

# Diversité, datation et paléoenvironnement de la faune de mammifères oligocène de Cavalé (Quercy, SO France): contribution de l'analyse morphométrique des Theridomyinae (Mammalia, Rodentia)

**Monique VIANEY-LIAUD**

Université Montpellier 2 – CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution,  
cc 064, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)  
monique.vianey-liaud@univ-montp2.fr

**Brigitte SCHMID**

Friedrich-Karl-Strasse 6, D-68165 Mannheim (Allemagne)

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 (4): 909-941.

## RÉSUMÉ

Le gisement de Cavalé (Quercy, France) a fourni une très riche faune de mammifères fossiles, les espèces dominantes étant les rongeurs Theridomyidae et les artiodactyles Cainotheriidae. Trente-cinq espèces de mammifères y sont présentes, dont huit espèces de rongeurs (*Blainvillimys gregarius*, *Atavocricetodon* aff. *nanus*, *Sciurromys cayluxi*, *Pseudoltimys major*, *Issiodoromys medius*, *Gliravus tenuis*, *Paleosciurus goti* et *Lophallomys atavus* n. comb.). Parmi les rongeurs, deux familles ont un traitement particulier. L'une, celle des Theridomyidae, est très abondante et permet l'analyse fine des modalités évolutives. L'autre, celle des Aplodontidae, n'est documentée que par une dent: elle est le support d'un nouveau genre pour l'espèce *Lophallomys atavus*. L'analyse de la riche population du Theridomyinae *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884 de ce gisement, comparée avec celles des grades évolutifs de *Blainvillimys* dans d'autres localités de l'Oligocène inférieur (Mas de Got et la Plante 2, pour MP22, et Pech Crabit pour MP23, Quercy) permet de réviser la systématique de cette lignée et de mieux définir ses caractères évolutifs. L'ensemble des changements évolutifs au sein de la lignée, et non uniquement l'accroissement de l'hyposodontie généralement évoquée, est interprété en termes de morphologie fonctionnelle, comme adaptation à une nourriture de plus en plus abrasive, dans l'environnement tempéré et relativement aride du début de l'Oligocène. Les éléments apportés par la présence de *Blainvillimys gregarius*, mais aussi par les autres espèces de la faune, permettent de dater le gisement de l'Oligocène inférieur (MP22).

## MOTS CLÉS

Mammalia,  
Theridomyidae,  
Aplodontidae,  
paléodiversité  
mammalienne,  
rongeurs,  
remplissages karstiques  
du Quercy,  
morphométrie,  
lignées évolutives,  
biochronologie,  
Oligocène inférieur,  
nouveau genre.

## ABSTRACT

*Diversity, datation and paleoenvironment of the Oligocene Mammalian fauna from Cavalé (Quercy, SW France): the contribution of morphometrics analyses of the Theridomyinae (Mammalia, Rodentia).*

The locality Cavalé (Quercy, France) has yielded a rich fossil mammalian fauna, in which Theridomyidae (Rodentia) and Cainotheriidae (Artiodactyla) are the most abundant. Thirty five mammal species are documented, with eight rodent species (*Blainvillimys gregarius*, *Atavocricetodon* aff. *nanus*, *Sciurromys cayluxi*, *Pseudoltimys major*, *Issiodoromys medius*, *Gliravus tenuis*, *Paleosciurus goti* and *Lophallomys atavus* n. comb.). The study of two rodent families is particularly developed. First are the Theridomyidae, of which the abundance allows a subtle analysis of their evolutionary modes. On the contrary, the Aplodontidae are documented by a unique upper molar, but it allows to define a new genus for the species *atavus*. The analysis of the theridomyine *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884 population, compared to that of other lower Oligocene localities (Mas de Got and La Plante 2, for MP22, and Pech Crabit for MP23, Quercy) lead to a revised systematics of this lineage, with a better definition of its evolutionary characters. The whole evolutionary changes within the lineage, and not only the increase of hypsodonty, are morpho-functionally interpreted as an adaptation to a more abrasive diet, related to the relatively arid environments of the early Oligocene. The arguments provided by the occurrence of *Blainvillimys gregarius* and other mammal species allow to assess the datation of the locality close to the mammal Paleogene standard level MP22, in the lower Oligocene.

## KEY WORDS

Mammalia,  
Theridomyidae,  
Aplodontidae,  
Mammalian biodiversity,  
rodents,  
Quercy fissure fillings,  
morphometry,  
evolutionary lineages,  
biochronology,  
Lower Oligocene,  
new genus.

## INTRODUCTION

Le gisement de Cavalé (Quercy) a été exploité par le laboratoire de Paléontologie de l'Université de Montpellier (UM2) en 2000 avec l'aide de T. Pélissié (Association des Phosphatières du Quercy). Il s'agit d'un remplissage karstique richement fossilifère de l'ensemble des « Phosphorites du Quercy » (voir par exemple Gèze 1938; Remy *et al.* 1987; Legendre *et al.* 1991; Vianey-Liaud & Marandat 1999; Pélissié & Sigé 2006). Suite à un prélèvement d'essai concluant, environ 600 kg de sédiment ont été traités par lavage – tamisage et tri. Une partie de la faune a été examinée à des fins taphonomiques (Laudet 2000). L'âge de l'assemblage faunique (Oligocène inférieur, MP22) est mentionné dans cette étude sur la base d'un examen rapide de la collection de rongeurs (par Vianey-Liaud). Enfin, l'étude des chiroptères de 36 localités quercinoises a permis d'identifier huit espèces de chauve-souris à Cavalé et de confirmer

sa position chronologique proche de MP22 (Maître 2007; Maître *et al.* 2008).

Le présent article se propose d'abord d'analyser les éléments ayant conduit à son attribution chronologique. Les lignées évolutives des rongeurs Theridomyidae constituent l'outil qui s'est révélé le plus informatif en terme de biochronologie de l'Oligocène européen (par exemple Aguilar *et al.* 1997). À Cavalé, cette famille est très bien représentée, notamment par le genre *Blainvillimys* Gervais, 1852. Il s'agit de caractériser la population de Cavalé pour la replacer précisément au sein de la lignée *B. langei* Vianey-Liaud, 1972 (Aubrelong1, MP21), *B. gregarius* Schlosser, 1884 (Mas de Got, MP22), *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (Les Chapelins et Pech Crabit, MP23). Les apomorphies des trois espèces de cette lignée – outre la pentalophodontie, la semi-hypsodontie, et l'épaisseur différente de l'émail sur les flancs opposés des synclinaux/synclinides et sinus/sinusides – sont les sinus et sinuside obliques, peu à moyennement enfoncés horizontalement sur la surface d'usure, la

présence du synclinide I (SI) variable (de très rare chez l'espèce la plus ancienne, à fréquent chez la plus récente) et sa faible profondeur, puisqu'il est visible presque uniquement sur les dents vierges ou peu usées, alors que l'hypsodontie est relativement forte. Cette lignée diffère de celle des autres *Blainvillimys* oligocènes à sinus et sinuside peu à moyennement enfoncés (*B. vassoni* Pomel, 1853; *B. heimersheimensis* Bahlo, 1975) par l'obliquité plus grande du sinus par rapport à l'axe de la rangée dentaire, une tendance plus précoce et plus forte à l'inclinaison antéro-postérieure des crêtes, provoquant une différence plus marquée de l'épaisseur de l'émail sur les flancs opposés des anticlinaux (anticlinides) et du sinus (sinuside), et enfin par une hypsodontie plus forte (Vianey-Liaud 1972 [p. 346], 1989, 1998). Ainsi, les éléments du « chronocline » *langei-gregarius-helmeri* se différencient essentiellement par des critères quantitatifs et qualitatifs, qui se modifient de façon continue et progressive. De ce fait, la définition des espèces, entités discrètes représentant les stades évolutifs au sein de ce continuum, est particulièrement délicate, d'autant plus qu'à cela s'ajoute la forte variation du dessin dentaire avec l'usure (variation dite « ontogénétique ») au sein d'une même population de dents hypsodontes (Vianey-Liaud 1998: 256). Pour pouvoir argumenter plus solidement la définition de ces trois stades évolutifs, et pour préciser leur diagnose, une étude morphométrique comparée des riches populations disponibles a ainsi été effectuée. Par ailleurs, les aspects morpho-fonctionnels des tendances évolutives enregistrées sont abordés.

La partie systématique de cette étude comprendra, outre la présentation de toutes les espèces de rongeurs du gisement, la description d'un nouveau genre d'Aplodontidae: *Lophallomys* n. gen.

Enfin, l'objectif plus global de cette étude est de présenter la diversité (liste faunique) et l'abondance relative des mammifères constituant la faune de Cavalé, pour la situer dans l'histoire de la biodiversité mammalienne à l'Oligocène.

#### ABRÉVIATIONS

AUB	Aubrelong 1;
CAT	Cavalé;
MGT	Mas de Got;
PCT	Pech-Crabit;
PLA2	La Plante 2.

Les fossiles de Cavalé sont déposés dans les collections de l'Université Montpellier 2 (Institut des Sciences de l'Évolution).

#### TERMINOLOGIE

La terminologie classiquement utilisée depuis Stehlin & Schaub (1951) pour la morphologie dentaire pentalophodonte des rongeurs Theridomyidae est spécifique (Fig. 1). Elle nomme les lophes/lophides en anticlinaux/anticlinides numérotés de l'avant vers l'arrière, tandis que les vallées sont des synclinaux/synclinides numérotés de même. Les indentations linguale supérieure et labiale inférieure sont désignées comme sinus/sinuside. Cette spécificité tient au fait que le plan pentalophodonte des Theridomyidae apparaissait alors original. Il n'en demeure pas moins que Stehlin & Schaub (1951) désignaient les cuspidés homologues à celles du plan tribosphénique sans ambiguïtés, seules les homologues de la crête antérieure, de la liaison métaconide-protoconide et de l'éventuelle cuspide antérieure de la molaire inférieure ont été interprétées différemment en terme d'homologies (voir par exemple Marivaux *et al.* 2004).

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les mesures classiques de la longueur de la surface occlusale (L) et de la hauteur (h) ont été effectuées directement sur les surfaces d'usure des dents (Fig. 1B) à l'aide d'un mesuroscope Nikon 10. Comme la majorité des mesures des structures considérées sur des dents hypsodontes est dépendante du degré de l'usure, cinq stades d'usure, ou d'âge, avaient été définis pour les Theridomyidae d'après Vianey-Liaud (1972: 302), afin de pouvoir comparer les dents ayant appartenu à des individus d'âge sensiblement équivalent (0: dents vierges; 1: dents à peine usées, dont la dentine découverte est d'une épaisseur inférieure à une fois l'épaisseur au bord externe de l'émail; 2: dents moyennement usées: l'épaisseur de la dentine découverte varie entre une et deux fois l'épaisseur de l'émail; 3: épaisseur de la dentine supérieure à deux fois l'épaisseur de l'émail; 4: les synclinaux sont réduits à l'état d'îlots fermés). La hauteur de la couronne est prise sur la

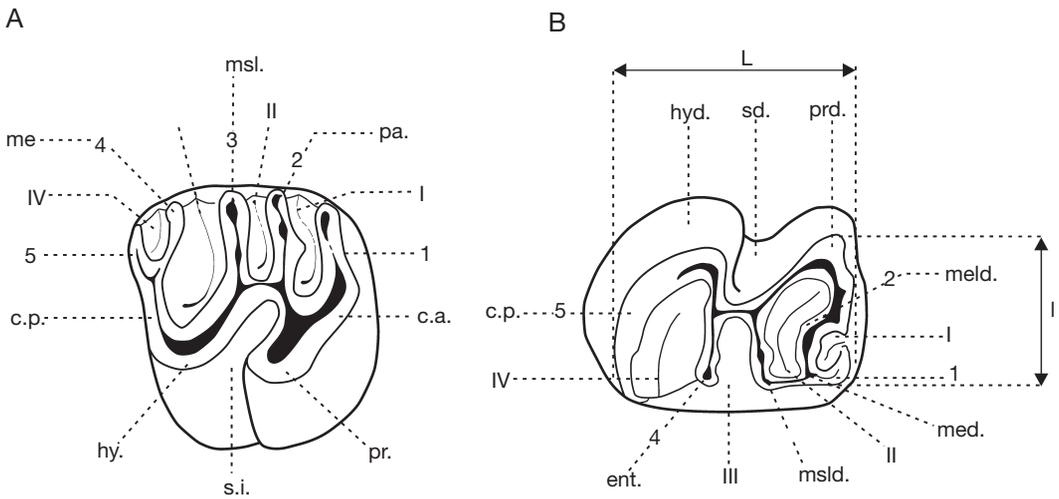


Fig. 1. — Terminologie dentaire utilisée pour les Theridomyidae Alston, 1876, avec indication des dimensions mesurées sur la molaière inférieure: longueur (L), largeur (I) (Vianey-Liaud 1979: texte-fig. 4); **A**, molaière supérieure; 1-5, anticlinaux; I-IV, syncliniaux; **c.a.**, cingulum antérieur; **c.p.**, cingulum postérieur; **hy.**, hypocône; **me.**, métacône; **msl.**, mésolophe; **pa.**, paracône; **pr.**, protocône; **s.i.**, sinus interne; **B**, molaière inférieure; 1-5, anticlinides; I-IV, synclinides; **cp.**, cingulum postérieur; **ent.**, entoconide; **hyd.**, hypoconide; **med.**, métaconide; **meld.**, métalophide; **msld.**, mésolophide; **sd.**, sinuside; **prd.**, protoconide.

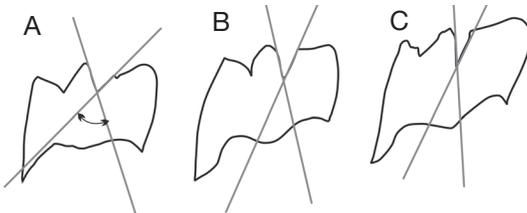


Fig. 2. — Représentation de l'angle d'ouverture linguale du synclinide III des trois populations de référence de *Blainvillimys* Gervais, 1852 de l'Oligocène inférieur: **A**, *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972 (Aubrelong 1); **B**, *B. gregarius* Schlosser, 1884 (Mas de Got); **C**, *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (Les Chapelins).

face externe des dents inférieures (distance entre la tangente à la surface d'usure et la droite parallèle qui passe par la limite la plus basse de l'émail sur la face labiale de la couronne). Pour éliminer les biais introduits par la représentation différente des classes d'âges due à la taphonomie, le degré d'hypsodontie des espèces est évalué seulement par la hauteur maximale atteinte sur les dents vierges (stade 0). Des biais identiques peuvent exister pour les largeurs, qui varient beaucoup plus en fonction de l'usure que de la longueur chez cette lignée (voir par exemple Vianey-Liaud 1972: 338), toujours en

relation avec l'hypsodontie dissymétrique. Ainsi, la moyenne de cette dimension n'est pas incluse dans les diagnoses emendées.

La fréquence du synclinide I a été évaluée pour l'ensemble des espèces et populations considérées, de façon à actualiser et compléter les données antérieures (Vianey-Liaud 1972). On n'a pris en considération que les dents vierges (stade 0), parce qu'il s'agit d'un caractère assez superficiel qui se perd rapidement avec l'usure. La présence d'un synclinide I est définie par l'existence d'un nouvel anticlinide, en excluant ainsi les cas où le cingulum antérieur est seulement courbé fortement en arrière.

Afin d'enrichir et préciser les diagnoses des espèces de Theridomyinae considérées, des paramètres non mesurés lors des premières études (Vianey-Liaud 1972, 1989) et qui se sont avérés pertinents pour l'étude d'autres lignées (Vianey-Liaud 1998) sont analysés. Il s'agit essentiellement des mesures des surfaces du synclinide III et du sinuside, ainsi que de l'angle d'ouverture linguale du synclinide III. Pour les mesures de surface, les contours du sinuside et du synclinide III ont été individualisés (cf. méthode utilisée dans Vianey-Liaud 1998). Les surfaces ont été numérisées sur la station OPTIMAS (logiciel

TABLEAU 1. — Diversité et abondance des mammifères de Cavalé (Quercy, MP 22). \*, déterminations Jean-Yves Crochet; \*\*, déterminations Jean Rémy; \*\*\*, déterminations Jean Sudre; \*\*\*\*, d'après Élodie Maître (2007 in Maître et al. 2008).

Ordre	Espèce	N
Marsupiaux*	<i>Amphiperatherium minutum</i> (Aymard, 1846)	30
	<i>Amphiperatherium ambiguum</i> (Filhol, 1877)	1
	<i>Amphiperatherium lamandini</i> (Filhol, 1876)	3
	<i>Peratherium elegans</i> (Aymard, 1846)	76
	<b>Σ</b>	<b>110</b>
Lipotyphla*	<i>Darbonetus cf. aubrelongensis</i> Crochet, 1974	20
	<i>Tetracus nanus</i> (Aymard, 1846)	11
	<i>Geotrypus</i> sp.	1
	<i>Saturninia</i> sp.	2
	<b>Σ</b>	<b>34</b>
Chiroptera****	<i>Stehlinia gracilis</i> (Revilliod, 1919)	13
	<i>Stehlinia bonisi</i> Sigé, 1990	3
	<i>Vespertiliavus gracilis</i> Revilliod, 1920	57
	<i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) morloti</i> (Pictet, 1855)	58
	<i>Palaeophyllophora quercyi</i> (Revilliod, 1917)	72
	<i>Vaylatsia prisca</i> (Revilliod, 1920)	36
	<i>Mixopteryx dubia</i> (Weithofer, 1887)	26
	<i>Mixopteryx weithoferi</i> Maître, 2008	5
	<b>Σ</b>	<b>270</b>
Creodonta*	<i>Hyaenodon leptorhynchus</i> Laizer & Parieu, 1838	1
	<i>Hyaenodon dubius</i> Filhol, 1872	1
	<b>Σ</b>	<b>2</b>
Carnivora*	<i>Amphicyonodon leptorhynchus</i> (Filhol, 1874)	3
	<i>Pachycynodon borei</i> ? (Filhol, 1876)	8
	<i>Cephalogale ? minor</i> (Jourdan, 1862)	3
	aff. <i>Cynodictis</i> ?	1
	fragments de molaires, prémolaires et canines indet.	98
	<b>Σ</b>	<b>113</b>
Perissodactyla**	<i>Plagiolophus minor</i> (Cuvier, 1804)	3
	<b>Σ</b>	<b>3</b>
Artiodactyla***	<i>Cainomeryx</i> sp.	550
	<i>Plesiomeryx</i> sp.	
	<i>Dichobune jehennei</i> Brunet & Sudre, 1980	7
	<i>Gelocus cf. villebramarensis</i> Brunet & Jehenne, 1976	5
	<b>Σ</b>	<b>562</b>
Rodentia	<i>Blainvillimys gregarius</i> Schlosser, 1884	3319
	<i>Sciurormys cayluxi</i> Schlosser, 1884	268
	<i>Pseudoltinomys major</i> Vianey-Liaud, 1976	227
	<i>Gliravus tenuis</i> Bahlo, 1975	29
	<i>Palaeosciurus goti</i> Vianey-Liaud, 1974	1
	<i>Lophallomys atavus</i> (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979) n. comb.	1
	<i>Atavocricetodon aff. nanus</i> Peláez-Campomanes, 1995	206
	<b>Σ</b>	<b>4048</b>
<b>Total</b>		<b>5102</b>

Soc. IMASYS 6.0). Pour chaque espèce, l'échantillon a été choisi afin que les stades d'usure (= âge des individus) y soient représentés de la même façon. Ainsi, les extrêmes (stades d'usure 1 à 4) sont en

petit nombre, tandis que les stades moyens 2 et 3 dominent. À partir de ces mesures linéaires et de surface, deux paramètres ont été définis : le rapport de la surface du sinuside à celle du synclinide III et

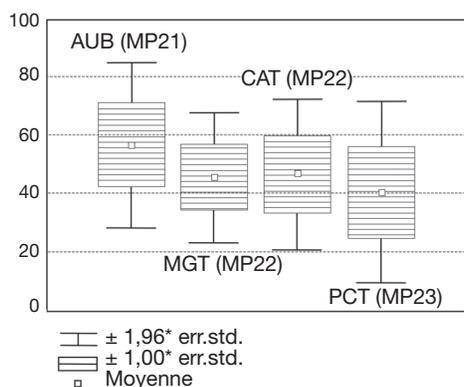


FIG. 3. — Variation de la longueur (en mm) des molaires inférieures (m1-2) des espèces de la lignée *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972 (AUB, Aubrelong1); *B. gregarius* Schlosser, 1884 (MGT, Mas de Got); *B. gregarius* (CAT, Cavalé); *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (PCT, Pech Crabit).

le rapport hauteur de la couronne sur longueur de la surface occlusale, ce dernier servant d'indice d'usure de la dent. Les résultats ont été analysés par régression linéaire du rapport des surfaces sur le rapport hauteur/longueur (h/L) (analyse de covariance sur le logiciel GLIM, version 4.0.8, Baker 1987).

Pour mesurer l'angle d'ouverture linguale du synclinide III, les tangentes à ses deux côtés (mésial et distal) ont été tracées sur le dessin du profil lingual des m1-2 pour le délimiter (Fig. 2). Étant un caractère orienté verticalement, cet angle n'est pas modifié par l'usure. Enfin, pour repérer l'angle sous lequel les dentitions inférieures et supérieures s'affrontent au moment de l'occlusion, on a examiné les stries causées par les particules abrasives de nourriture sur la surface occlusale de l'émail.

## CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

La localisation géographique précise du site du nouveau gisement de Cavalé est conservée dans le fichier des gisements du Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Montpellier. Le site, qui se trouve dans un bois sur le terrain de la commune de Concots (Lot), est un remplissage karstique vidé au cours de l'exploitation industrielle des phosphorites à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. Le remplissage de Cavalé

occupait la section d'une grande cheminée d'environ 25 m de profondeur. Le sédiment fossilifère n'occupe qu'une petite partie de la base de la cheminée : c'est une argile de teinte rouge située en placage sur les parois. Le lavage-tamissage du sédiment prélevé a fourni une faune abondante (Tableau 1). Le nombre de spécimens (N) indiqué dans le Tableau 1 est une approximation minimaliste de l'abondance de chaque espèce. En effet, sont décomptés tous les spécimens dentaires ou portant des dents (fragments de dentaire ou de maxillaire), excepté les nombreuses incisives de rongeurs ou les non moins nombreuses incisives et prémolaires antérieures d'artiodactyles. Il ne s'agit en aucun cas d'un décompte du nombre d'individus représentés. Le matériel postcrânien, également abondant, n'est pas détaillé ici.

La concentration fossilifère de Cavalé aurait une double origine : accumulation de reliefs de repas de carnivores (nombreuses morsures sur les os de petits artiodactyles Cainotheriidae) ainsi qu'enfouissement de pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes comme l'atteste la forte accumulation de rongeurs dont les dents et les os portent des traces de digestion. Pour ces derniers, la faible proportion de juvéniles attesterait de la très courte durée du dépôt, alliée à une sur-représentation de *Blainvillimys gregarius*, du fait d'une prédation spécifique par certains rapaces (Laudet 2000).

Le cadre chronologique de référence est l'échelle mammalienne européenne de niveaux – repères, définie lors des symposia « International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene-Mainz » (Schmidt-Kittler 1987; Vianey-Liaud & Schmidt-Kittler 1987; Brunet & Vianey-Liaud 1987) et « Biochro'M » (Aguilar *et al.* 1997). Il est utile de rappeler à ce propos les bases fondamentales du concept (Jaeger & Hartenberger 1975), dans la mesure où il apparaît mal utilisé voire incompris dans plusieurs publications (par exemple Maître *et al.* 2006: 124; Picot *et al.* 2008). « The faunas of the reference localities (= standard levels = niveaux-repères) form points on the time axis, no intervals. Thus, no boundaries between the reference levels are defined, and the faunas to be correlated have to be assigned to a particular level on the basis of their affinities as expressed by evolutionary stages and first or last

TABLEAU 2. — Fréquences des caractères de la dp4 de la population de *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884 de Cavalé. L'intervalle de variation de la fréquence est indiqué, pour un coefficient de sécurité de 95 %.

Stade d'usure	N	Anticlinide 2 non lié au protoconide	Anticlinide 2 lié au lobe antérieur	Anticlinide 2 transversal
0	14	100 % (0-0,1)	100 % (0-0,31)	93 % (0,75-0,97)
1	21	86 % (0,69-0,99)	76 % (0,56-0,94)	81 % (0,62-0,97)
2	53	79 % (0,69-0,91)	92 % (0,96-0,99)	81 % (0,69-0,91)
3	46	35 % (0,21-0,49)	91 % (0,71-0,94)	100 % (0,92-1)
4	16	13 % (0,06-0,44)	100 % (0,83-1)	94 % (0,68-0,99)

evidence of species» (Schmidt-Kittler 1987). De ce fait il apparaît qu'un nouveau gisement est soit du même âge qu'un niveau MP donné, soit plus ancien, soit plus récent. Toute autre considération sur le «sommet ou la base...» sort du cadre de la définition des MP et entre dans le périmètre du concept des «biozones», avec les questions afférentes de leurs limites, qui n'ont pas lieu d'être dans le cadre conceptuel des niveaux-repères.

## ANALYSES MORPHOMÉTRIQUES ET MORPHO-FONCTIONNELLES

### PLACE DE LA POPULATION DE CAVALÉ AU SEIN DU GENRE *BLAINVILLIMYS*

Dans les gisements du Quercy, deux lignées coexistent à l'Oligocène inférieur : celle de *Blainvillimys gemellus* Vianey-Liaud, 1989 et celle incluant *B. gregarius* Schlosser, 1884 (Vianey-Liaud 1989). Il s'agit d'abord de vérifier si la population de Cavalé est monospécifique, ou bien si elle comprend les deux espèces. En effet, ces deux lignées ont une morphologie très proche et témoignent ainsi du fort parallélisme, caractéristique de l'évolution des Theridomyidae. Les deux lignées sont présentes en même temps dans les localités voisines du niveau MP22, La Plante 2 et Baraval (Sigé *et al.* 1998). *Blainvillimys gemellus* à des dents plus grandes que celles de *B. gregarius* et *B. heimersheimensis*, et plus hypsodontes que celles de *B. heimersheimensis*. Bahlo, 1975. Cette dernière espèce représente une autre lignée montrant des caractères et tendances évolutives différentes (Vianey-Liaud 1998). Chez *B. gemellus*, le synclinide I est présent sur une grande partie des m1-2 (20

à 60 %). Mais les caractéristiques les plus marquantes sont décelables sur les dents de lait. Les dp4 (dents de laits inférieures) de *B. gemellus* montrent un anticlinide 2 généralement oblique et séparé du prélobe sur son bord lingual, tandis que le protoconide et l'anticlinide 2 communiquent généralement sur le bord labial. La crête longitudinale des DP4 (dents de laits supérieures) est absente sur les dents peu usées alors qu'elle est très généralement présente chez *B. gregarius*.

Afin de déterminer la présence éventuelle de *B. gemellus* à Cavalé, une étude morphologique des 375 dents de lait a été effectuée. Pour éviter une éventuelle altération des observations due à l'effet important de l'usure, les différentes classes d'âges de dents ont été distinguées parmi les dents de laits inférieures. Pour les DP4 supérieures, seules les dents peu usées (stades 0, 1, 2) ont été prises en considération, car l'absence de la crête longitudinale n'est qu'un phénomène superficiel. Elle est présente de la même manière sur les dents plus usées des deux espèces. Sur les dp4 inférieures (Tableau 2), la présence ou l'absence de connexion entre l'anticlinide 2 et le protoconide dépend largement de l'âge de l'individu. Cette connexion est toujours absente sur les dents vierges et rare sur les stades 1 et 2, du fait d'une incisure relativement profonde de la crête de connexion. Elle est alors généralement présente sur les dents bien usées des stades 3 et 4. Ainsi, le critère de la connexion entre l'anticlinide 2 et le protoconide ne peut être utilisé que pour distinguer les dents de lait peu usées de *B. gemellus* et *B. gregarius* (Fig. 11G-I). Dans la population de Cavalé seulement un pourcentage très faible des dp4 peu usées (stades 0, 1)

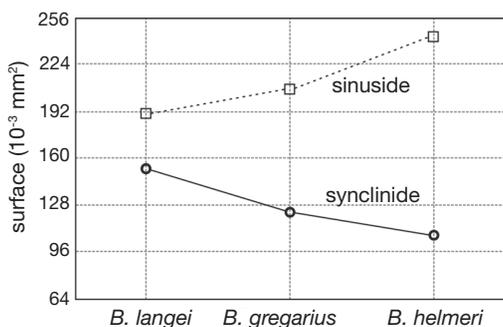


Fig. 4. — Évolution comparée des surfaces du synclinide III et du sinuside des m1-2 de *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972 (Aubrelong 1), *B. gregarius* Schlosser, 1884 (Mas de Got) et *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (Pech-Crabit).

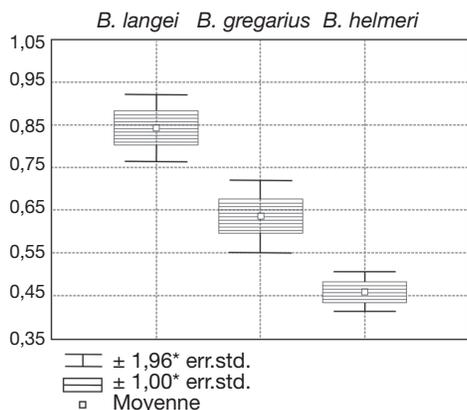


Fig. 5. — Rapport des surfaces du synclinide III par rapport à celles du sinuside pour les m1-2 de *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972 (Aubrelong 1), *B. gregarius* Schlosser, 1884 (Mas de Got) et *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (Pech-Crabit).

montre cette connexion de crêtes. L'anticlinide 2 est très généralement lié au prélobe (137/150). Sur une partie des dents, l'anticlinide 2 se joint à une crête continue au bord labial, formée dans sa partie antérieure par le prélobe et dans sa partie postérieure par l'allongement antéro-postérieur du métaconide, à l'extrémité labiale de l'anticlinide 3. Seul un faible pourcentage des dents de lait inférieures possède un anticlinide 2 qui est détaché du prélobe. Le caractère diagnostique le plus pertinent différenciant *B. gemellus* de *B. gregarius*, et indépendant de l'effet de l'usure, réside dans l'orientation de l'anticlinide 2. Cette orien-

tation est très généralement transverse (134/150) (Fig. 11G-I). Une certaine obliquité de l'anticlinide 2 est très rare, et presque toujours liée à sa connexion directe avec l'avant du métaconide. Cette obliquité est plus forte chez *B. gemellus* où l'anticlinide 2 est toujours connecté à la partie postérieure du métaconide. Seulement trois des 150 (2 %) dents de lait de la population de Cavalé montrent l'ensemble des trois critères caractéristiques de *B. gemellus*, 7 % des dents y ressemblent par deux des trois critères. Cependant, la taille de ces dents est inférieure à celle des dents de *B. gemellus*. La majorité des 150 dp4 mesurées a une longueur semblable à celle de *B. gregarius*, avec une moyenne légèrement supérieure à celle de La Plante 2 (2,76 vs 2,71 mm). Cinq dp4 de Cavalé ont une longueur qui fait partie de l'intervalle de variation de *B. gemellus* (2,85-3,4 mm). Cependant parmi ces grands spécimens, aucun ne montre clairement la morphologie caractéristique de *B. gemellus*.

Les DP4 de l'espèce type *B. gemellus* montrent une communication quasi constante (93 % des 225 dents) entre sinus et synclinal 2, alors qu'elle est barrée par une crête longitudinale chez *B. gregarius*. C'est ce dernier cas qui est la règle pour la population de Cavalé. De plus, toutes les DP4 mesurées ont la même taille que *B. gregarius* de La Plante 2 (cf. histogrammes de fréquences des longueurs, Vianey-Liaud 1989: 230). Les moyennes de la longueur y sont identiques (2,38 et 2,36 mm) et l'intervalle de variation des DP4 de Cavalé (2,3-2,56 mm) fait entièrement partie de celui de La Plante 2 (2,0-2,6 mm). À cela s'ajoute surtout le fait que les m1-2 de Cavalé ont la même longueur que celles de *B. gregarius* de La Plante 2 et des autres populations de cette espèce. La longueur moyenne des m1-2 des *Blainvillimys* de Cavalé est même très légèrement inférieure à celle d'autres populations de *B. gregarius*, ce qui rend très improbable l'hypothèse de l'hétérogénéité de cette population (Fig. 3).

La présence de *B. gemellus* à Cavalé est donc considérée comme peu probable, bien qu'il ne soit pas exclu qu'un ou deux individus de cette espèce puissent se trouver parmi des centaines de *B. gregarius*.

TABLEAU 3. — Taille des m1-2 inférieures (longueur et hauteur maximales) dans la lignée *Blainvillimys langei*-*B. helmeri*. \*, mesures données par Vianey-Liaud (1998: 268). Abréviations: voir texte.

	longueur				$\sigma$	hauteur
	n	min	moy	max		max
<i>B. langei</i> (AUB)	42	1,60	1,81	2,10	0,011	2,20
<i>B. gregarius</i> (MGT)	34	1,59	1,84	2,04	0,009	2,44
<i>B. gregarius</i> (CAT)	49	1,56	1,82	2,18	0,013	2,42
<i>B. gregarius</i> (PLA2)	133	1,60	1,83	2,12	0,105	2,39
<i>B. helmeri</i> (PCT)	34	1,61	1,84	2,08	0,011	2,90

TABLEAU 4A. — Comparaison des populations de *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884 des localités de référence (Aubrelong 1, Mas de Got, Pech Crabit). Valeur du test de Fisher ( $F_c$ ) pour la comparaison des courbes de régression de la surface du synclinide III relativement à la hauteur (SIII/h) des m1-2 sur leur longueur. Les chiffres entre parenthèses indiquent le degré de liberté des tests. Abréviations: voir texte; **Fr**, test de Fisher des régressions; **p**, niveau de probabilité du test.

Espèces comparées	Comparaison des $F_r$	Probabilité
<i>B. langei</i> (AUB)/ <i>B. gregarius</i> (MGT)	$F_c$ (2;74) = 3,639	p = 0,030
<i>B. gregarius</i> (MGT)/ <i>B. helmeri</i> (PCT)	$F_c$ (2;74) = 21,046	p = 0,002
<i>B. helmeri</i> (PCT)/ <i>B. langei</i> (AUB)	$F_c$ (2;74) = 6,930	p < 10 <sup>-5</sup>

TABLEAU 4B. — Comparaison de la population de *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884 de Cavalé avec celles des localités de référence (Aubrelong 1, Mas de Got, Pech Crabit). Valeur du test de Fisher ( $F_c$ ) pour la comparaison de la droite de régression du *Blainvillimys* de Cavalé avec celles des trois stades évolutifs de la lignée, les chiffres entre parenthèses indiquent le degré de liberté des tests. Abréviations: voir texte; **Fr**, test de Fisher des régressions; **p**, niveau de probabilité du test.

Espèces comparées	Comparaison des $F_r$	Probabilité
<i>B. gregarius</i> (CAT)/ <i>B. langei</i> (AUB)	$F_c$ (2;94) = 4,446	p = 0,014
<i>B. gregarius</i> (CAT)/ <i>B. gregarius</i> (MGT)	$F_c$ (2;81) = 0,290	p = 0,752
<i>B. gregarius</i> (CAT)/ <i>B. helmeri</i> (PCT/CHA)	$F_c$ (2;81) = 5,974	p = 0,004

#### PLACE DE LA POPULATION DE *B. GREGARIUS* DE CAVALÉ AU SEIN DE LA LIGNÉE

##### *B. LANGEI*-*B. GREGARIUS*-*B. HELMERI*

L'abondance de cette espèce, ainsi que l'utilisation de paramètres définis sur la surface occlusale (Vianey-Liaud 1998) permet de mieux caractériser les trois espèces du début de l'Oligocène de la lignée *B. langei*-*B. gregarius*-*B. helmeri*. La longueur des molaires (ici des m1-2) n'est pas un caractère suffisamment discriminant des espèces de la lignée *B. langei*-*B. gregarius*-*B. helmeri* (Tableau 3). Les études antérieures avaient montré une augmentation progressive de l'hypsodontie dans la lignée, cependant des contradictions apparaissaient au sein d'une même espèce, selon les catégories dentaires (Vianey-Liaud 1972: 351, 352). Il est possible que la délimitation, subjective, des stades d'usure, s'ajoutant à l'effet de la

taphonomie dans la sélection des classes d'âge, aient été la cause de ces contradictions. C'est pour ces raisons que, par la suite, seule la hauteur maximale sur les dents vierges a été prise en considération. Les résultats obtenus ainsi pour les trois populations des localités types (Tableau 3) semblent montrer une augmentation progressive du degré d'hypsodontie. Pour ce caractère, la population de Cavalé s'intègre bien au sein de l'espèce *B. gregarius*.

Les dimensions des indentations de la couronne et de la surface d'usure apportent des données plus pertinentes. On constate une augmentation hautement significative de la surface du sinuside et une diminution aussi nette de la surface du synclinide III dans la lignée. L'augmentation de la surface du sinuside est plus forte entre *B. gregarius* et *B. helmeri*, tandis que la réduction du synclinide III se ralentit

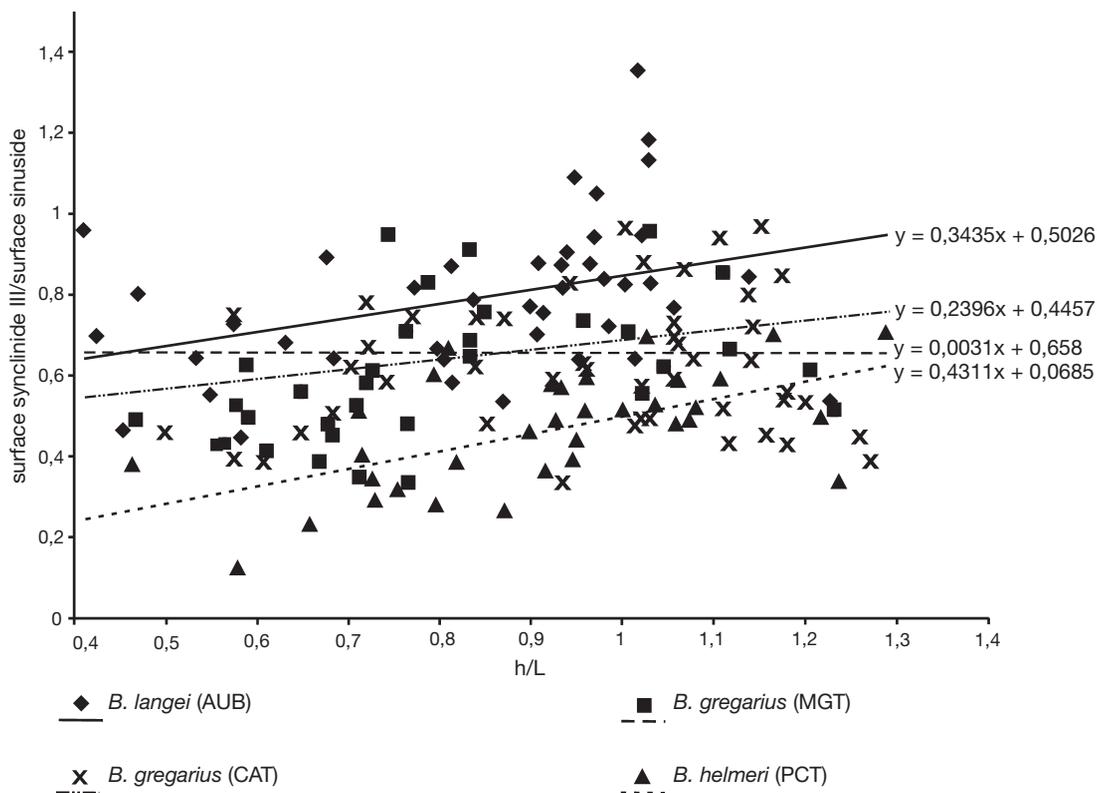


Fig. 6. — Répartition du rapport de la surface du synclinide III/sinuside en fonction du taux d'hypsodontie (h/L) des m1-2 inférieures de *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972 (Aubrelong 1), *B. gregarius* Schlosser, 1884 (Mas de Got) et *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (Pech-Crabit). La population de Cavalé est ajoutée, et montre une répartition et une droite de régression linéaire voisine de celle de *B. gregarius* du Mas de Got.

comparativement au changement intervenu entre *B. langei* et *B. gregarius* (Fig. 4). Ainsi les moyennes des rapports entre la surface du synclinide III et la surface du sinuside diminuent significativement (Fig. 5). La Figure 6 exprime la relation entre le rapport des surfaces et celui du taux d'hypsodontie (h/L) pour les populations considérées. Les analyses de covariance montrent que deux populations diffèrent significativement (*B. langei*-*B. gregarius*) et très significativement (*B. gregarius*-*B. helmeri* et *B. langei*-*B. helmeri*). La droite de la population de Cavalé ne diffère pas de celle du Mas de Got (Tableaux 4A, B). Ces résultats traduisent quantitativement les faits observés : chez *B. langei*, la crête longitudinale se trouve encore dans la moitié labiale de la dent ; chez *B. gregarius* elle atteint déjà le milieu de la dent et le dépasse chez *B. helmeri*. À mesure

que le sinuside s'enfonce, le synclinide III perd en profondeur. En même temps, l'allongement du sinuside s'accompagne de son rétrécissement, son ouverture labiale devenant moins large et son extrémité interne plus pincée. Le fait que la surface mesurée augmente malgré l'effet minorant du rétrécissement montre clairement que l'allongement est la modification la plus importante.

À cela s'ajoute l'obliquité de plus en plus forte du sinuside comme troisième tendance évolutive de ce caractère dans la lignée *Blainvillimys* étudiée. Chez *B. langei* il est orienté presque transversalement et donc symétrique, tandis qu'il est oblique et asymétrique chez *B. helmeri*, tout en passant par un stade intermédiaire chez *B. gregarius*. Cette inclinaison et ses implications fonctionnelles sont discutées plus loin. Ce critère quantitatif est pris en

TABLEAU 5. — Angle d'ouverture linguale du synclinide III et fréquence du synclinide I chez différentes populations des différentes espèces de la lignée *Blainvillimys langei-helmeri*. L'intervalle de variation de la fréquence pour un coefficient de sécurité de 95 %. \*, Vianey-Liaud (1998: 258). Abréviations: voir texte.

	Angle d'ouverture linguale du S III					Fréquence du synclinide I
	n	min	moy	max	$\sigma$	
<i>B. langei</i> (AUB)	44	34°	57°	100°	14,33	4/64 (6 %) (0,02-0,16)
<i>B. gregarius</i> (MGT)	53	26°	46°	83°	11,28	6/33 (18 %) (0,08-0,39)
<i>B. gregarius</i> (CAT)	44	27°	47°	91°	13,09	32/133 (24 %)
<i>B. helmeri</i> (PCT)	30	17°	41°	78°	15,64	19/27 (71 %) (0,43-0,80)
<i>B. langei</i> (AUB)*						1-3 %
<i>B. gregarius</i> (PLA2)*						10-15 %
<i>B. helmeri</i> (MLB)*						> 50 %

compte dans les diagnoses des taxons, sous forme du rapport simple des surfaces (Fig. 5).

On constate enfin un rétrécissement progressif de l'ouverture linguale du synclinide III dans l'évolution de la lignée. L'angle mesuré est un paramètre indépendant de l'usure pour exprimer la largeur du synclinide III (plus l'angle est pincé, plus le synclinide est étroit), complémentaire des mesures faites sur la surface occlusale (Tableaux 5 ; 6 ; Fig. 7). Le test de Student indique une différence hautement significative (pour un coefficient de sécurité de 99 %) pour les populations de *B. langei* (moyenne = 57°) et *B. gregarius* (moyenne = 46°). La différence entre *B. gregarius* et *B. helmeri* (moyenne = 41°) est moins significative ( $p = 0,07$ ). Les modifications concernant cet angle sont alors plus importantes entre les deux premières espèces de la lignée. Le critère de l'ouverture linguale du synclinide III permet donc au moins de bien distinguer des populations assez grandes de *B. langei* et *B. gregarius*. Ces résultats quantitatifs et statistiques ne confirment cependant pas l'hypothèse émise par Vianey-Liaud (1998: 258), à partir de l'observation de l'ouverture linguale très pincée de quelques-uns des spécimens de *B. helmeri*, d'un taux d'évolution plus important entre *B. gregarius* et *B. helmeri*. Ainsi, la quantification de critères montrant une variabilité intrapopulationnelle considérable est indispensable.

Le synclinide I est constitué par l'individualisation d'une crête supplémentaire beaucoup moins fréquemment chez les formes anciennes de la lignée *Blainvillimys* étudiée, que dans la lignée de *Theridomys aquatilis-T. major* (Vianey-Liaud 1972). C'est d'abord une encoche repoussant la partie antéro-

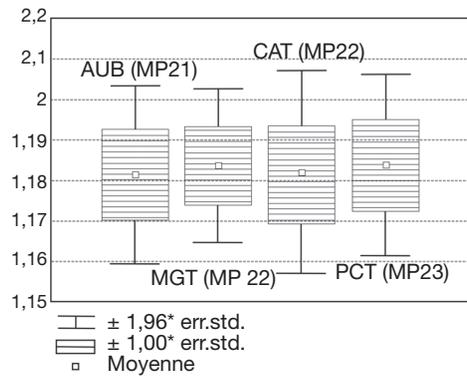


FIG. 7. — Variations (en mm) de l'angle d'ouverture linguale du synclinide III de *B. langei* Vianey-Liaud, 1972 (AUB: Aubrelong 1), *B. gregarius* Schlosser, 1884 (MGT: Mas de Got), *B. gregarius* (CAT: Cavalé) et *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972 (PCT: Pech Crabit).

linguale du cingulum antérieur vers l'arrière, lequel est remplacé ensuite par un nouveau cingulum constitué en partie de la portion antéro-labiale de l'ancienne crête antérieure (antérocingulide) et du bras antérieur du métaconide (métalophulide I). Les pourcentages obtenus pour la présence du synclinide I sur les m1-2 vierges des trois espèces de la lignée dans les localités type correspondent aux tendances indiquées par Vianey-Liaud (1998: 258), mais ils sont supérieurs pour *B. langei* et *B. gregarius* (Tableau 5): 6 % chez *B. langei*, 18 % chez *B. gregarius* et 71 % chez *B. helmeri*. La comparaison des proportions à l'aide du test Chi-carré (corrigé d'après Yates) révèle une différence hautement significative entre les populations de *B. gregarius*-*B. helmeri* et *B. langei*-*B. helmeri* ( $p < 0,01$ ) tandis qu'elle ne l'est

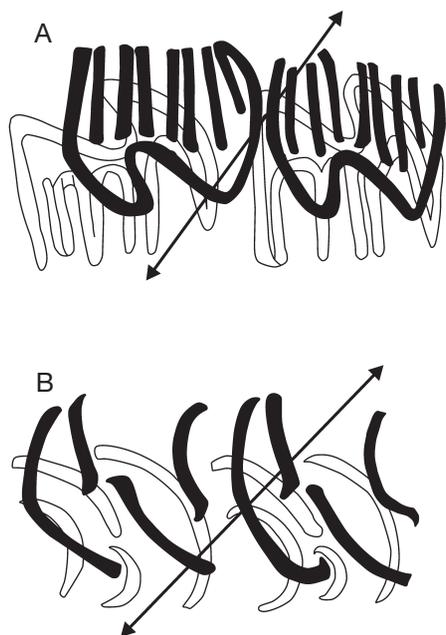


FIG. 8. — Schéma occlusal : **A**, *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972; **B**, *B. helmeri* Vianey-Liaud, 1972. Molaires 1 et 2 supérieures en noir, molaires inférieures en blanc. Les flèches indiquent la direction du mouvement occlusal sous un angle d'environ 45°. L'avant des rangées dentaires est vers la gauche.

pas pour les populations de *B. langei*-*B. gregarius* ( $p = 0,2$ ). Le critère du synclinide I ne permet donc de distinguer nettement que les deux espèces les plus évoluées *B. gregarius* et *B. helmeri*.

#### RÉVISION DE LA DIAGNOSE DES TAXONS

##### *B. LANGEI*-*B. HELMERI*

Les analyses morphométriques effectuées sur la population de Cavalé ont permis de préciser et quantifier la variabilité des caractères diagnostiques des stades évolutifs de la lignée *B. langei*-*B. helmeri*.

##### *Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972

*Blainvillimys langei* Vianey-Liaud, 1972: 326.

HOLOTYPE. — dp4-m2 inf. sin., AUB 2352 (Collections de Paléontologie, Université de Montpellier 2).

LOCALITÉ TYPE. — Aubrelong 1 (Quercy, Lot); MP21, Oligocène basal.

RÉPARTITION. — MP 21 : Soumailles (Aquitaine); Olalla 4 et ?\* Agaton 5 et ?\* Olalla 10 (Espagne), Aubrelong 1, Ravet (Quercy). (?\* : attribution incertaine à *B. langei*).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Blainvillimys* moins hypsodonte et plus petit que *B. gregarius* et *B. helmeri*. Aux molaires inférieures, faible fréquence du synclinide I (de 1 à 10 %). Le synclinide II y est droit et les anticlinides parallèles. L'ouverture linguale du synclinide III des m1-2 est large (autour d'une moyenne de 55 à 60°). La profondeur du sinuside est nettement inférieure à la moitié de la largeur des m1-2 et le rapport des surfaces du synclinide III et du sinuside est grand (entre 0,81 et 0,89). La crête longitudinale des DP4 est généralement présente et l'antésinus généralement présent. Aux dents supérieures, le synclinal IV est peu développé, souvent absent sur les prémolaires; le synclinal I est un peu plus long que le synclinal II.

##### *Blainvillimys helmeri* Vianey-Liaud, 1972

*Theridomys (Blainvillimys) helmeri* Vianey-Liaud, 1972: 339, 340, pl. II, fig. 6; pl. IV, fig. 8.

HOLOTYPE. — Portion de mandibule droite avec dp4-m1-2; CHA-2 (collections de Paléontologie, Université de Montpellier 2).

LOCALITÉ TYPE. — Les Chapelins (Vaucluse).

RÉPARTITION. — Oligocène inférieur, MP23: Montalban (Espagne); Mounayne, Itardies, Pech Crabit, Mège, Roqueprune 2, Coulou, Gardiol 3 (Quercy); Möhren 13 (sud de l'Allemagne).

DIAGNOSE ORIGINALE. — Voir Vianey-Liaud (1972: 340).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce plus hypsodonte et téniodonte que *B. gregarius* et *B. langei*. Présence d'un synclinide I sur une majorité des dents vierges (> 50 %). Le synclinide II y est courbé. L'ouverture linguale du synclinide III des m1-2 est pincée (autour d'une moyenne de 40°). Le sinuside, étroit, dépasse le milieu des m1-2 et le rapport des surfaces du synclinide III et du sinuside est faible (entre 0,47 et 0,48). La crête longitudinale des DP4 est généralement interrompue et l'antésinus absent. Réduction des synclinides III et IV, IV étant toujours nettement plus long que III. Le synclinal III est très nettement plus long que I et II, pratiquement égaux. Amincissement très marqué de l'émail sur le flanc postérieur des anticlinaux des molaires supérieures, et du flanc antérieur des anticlinides des molaires inférieures.

TABLEAU 6. — Comparaison, à l'aide du test du Student, des valeurs obtenues pour l'angle d'ouverture linguale du synclinide III sur les m1, 2 chez les espèces de la lignée *Blainvillimys* étudiée. \*, coefficient de sécurité = 95 %. Abréviations : voir texte.

Populations comparées	Signification *	Populations comparées	Signification *
<i>B. langei</i> - <i>B. gregarius</i> (AUB-MGT)	+ (p = 0,001)	<i>B. gregarius</i> - <i>B. gregarius</i> (CAT-MGT)	– (p = 0,64)
<i>B. gregarius</i> - <i>B. helmeri</i> (MGT-PCT/CHA)	– (p = 0,09)	<i>B. langei</i> - <i>B. gregarius</i> (AUB-CAT)	+ (p = 0,001)
<i>B. langei</i> - <i>B. helmeri</i> (AUB-PCT/CHA)	+ (p = 0,001)	<i>B. gregarius</i> - <i>B. helmeri</i> (CAT-PCT/CHA)	– (p = 0,07)

### Analyse morpho-fonctionnelle

La plupart des conclusions concernant la phylogénie des mammifères sont basées sur des structures crâniennes et dentaires. Mais, malgré la connaissance anatomique détaillée de ces structures, les différences morphologiques observées ne sont souvent pas mises en rapport avec leur rôle fonctionnel. L'analyse de la morphologie mandibulaire en relation avec le fonctionnement du complexe masticateur est une voie en cours d'exploration (Michaux *et al.* 2008; Hautier *et al.* 2009), tandis que se développent des analyses quantifiant les micro- et méso-usures dentaires comparativement à des référentiels morpho-fonctionnels actuels (Merceron *et al.* 2004; Charles *et al.* 2006). Concernant les Theridomyoidea, c'est essentiellement la sous-famille des Issiodoromyiinae, avec sa spécialisation forte, qui a fait l'objet d'analyses (Vianey-Liaud 1976; Schmidt-Kittler 1984; Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987). Pour appréhender les tendances évolutives dans la lignée considérée, on a d'abord examiné *B. langei* et *B. helmeri*, espèces suffisamment éloignées dans le temps pour pouvoir discriminer les changements évolutifs. Ensuite la persistance des tendances observées a été vérifiée chez *B. gregarius*.

Trois tendances évolutives importantes se manifestent au sein de la lignée *B. langei*-*B. helmeri*: l'élargissement de la zone du sinus/sinuside, l'obliquité plus forte des crêtes relativement à l'allongement mésio-distal de la dent et l'inégalité de plus en plus nette de l'épaisseur de l'émail. Ainsi, chez *B. langei*, les crêtes des synclinaux/synclinides sont transverses et parallèles, tandis qu'elles sont plus obliques et courbes chez *B. helmeri*. Le passage d'un synclinide II (synclinal I) droit chez *B. langei* à un synclinide II (synclinal I) courbé, suivant avec sa partie labiale

l'inclinaison plus forte du sinuside chez *B. helmeri*, est quantifiable. La droite prolongeant la médiane de cette partie du synclinide II coupe la tangente du bord antérieur des dents inférieures par un angle moyen de presque 0° chez *B. langei*, de 35° chez *B. gregarius* et 47° chez *B. helmeri*. On observe également une asymétrie marquée entre les synclinaux/synclinides, le synclinide II (synclinal III) ayant gagné en longueur, tandis que le synclinide IV (synclinal I) en a perdu. Finalement, le bord postérieur des m1-2 (et le bord antérieur des P4, M1-2) est plus courbe chez les stades plus évolués.

L'épaisseur des bandes d'émail des crêtes se différencie sur leurs flancs opposés. Chez *B. langei* l'épaisseur de l'émail est en général uniforme, mais on observe aussi quelques bandes d'émail du sinus/sinuside d'épaisseur inégale. Chez *B. helmeri* par contre, les flancs antérieurs du sinuside (flancs postérieur du sinus), de même que le cingulum postérieur (cingulum antérieur sur les dents supérieures) et les flancs postérieurs des anticlinides 2, 3 et 4 (flancs antérieurs des anticlinaux) sont considérablement plus épais que les autres crêtes. En résumé, il résulte de ces tendances évolutives que les crêtes d'émail s'organisent en une série d'arcs, concaves mésialement sur les dents inférieures et distalement sur les supérieures. Le relief occlusal, chez les formes hypsodontes à surface occlusale aplanie, est déterminé avant tout par l'épaisseur relative d'émail, la distance entre les crêtes d'émail et la différence de dureté de l'émail et de la dentine (Rensberger 1975). Chez *B. langei* la surface d'usure est relativement plate et uniforme, les crêtes sont toutes de même hauteur et les aires de dentine se trouvent presque au même niveau que les bandes d'émail. La surface y est caractérisée aussi par l'exposition d'une plus

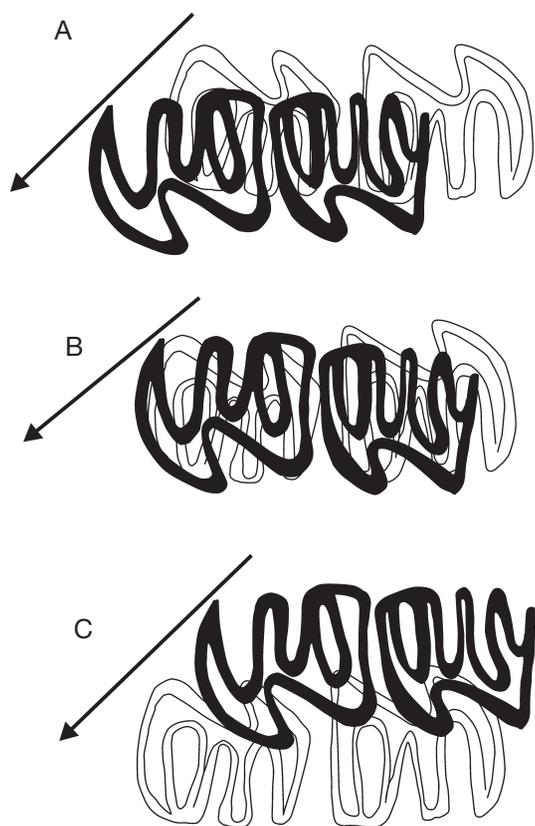


FIG. 9. — Représentation du contact des surfaces chez *B. langei* pendant les trois phases (A, B, C). Molaires 1 et 2 supérieures en noir, molaires 1 et 2 inférieures en blanc. Les flèches indiquent la direction du mouvement occlusal sous un angle d'environ 45°.

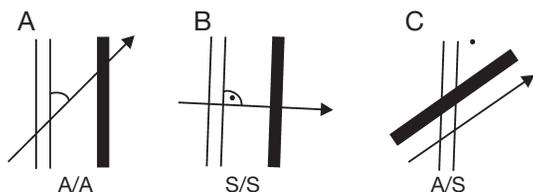


FIG. 10. — Cas général chez *Blainvillimys langei-gregarius-helmeri*. Les crêtes et creux des dents s'affrontent sous un angle différent : **A**, affrontement de deux parties A (= anticlinaux/anticlinides) ; **B**, affrontement de deux parties S (= synclinaux/synclinides) ; **C**, croisement d'une zone A avec une zone S. Les crêtes de la molaire supérieure sont en noir, celles de la molaire inférieure sont en blanc.

grande quantité d'émail par rapport à la quantité de dentine, du fait des crêtes plus longues et plus épaisses de la zone des anticlinaux/anticlinides.

Il s'agit ensuite d'une tendance à l'amincissement de certaines parties de l'émail, plutôt que d'une augmentation des autres. Chez *B. helmeri*, l'usure affecte la hauteur des zones minces de l'émail plus fortement et plus rapidement que celle des zones épaisses. D'autre part, la différence de niveau entre ces zones d'émail et les aires de dentine est fortement marquée, les dernières formant des creux profonds au voisinage des crêtes d'émail épaisses. En effet, ces inégalités sont associées à l'évolution vers l'hypsodontie.

Dans les lignées pour lesquelles on dispose d'un bon échantillonnage fossile, l'épaisseur différente de l'émail et l'apparition d'inflexions tranchantes dans les bords d'émail près de la base de la couronne apparaissent d'abord dans les stades intermédiaires d'hypsodontie (Rensberger 1975: 11). Chez les rongeurs spécialisés, notamment hypsodontes, le mouvement de la phase buccale de l'occlusion est souvent aligné avec la phase linguale, formant ainsi une seule phase de mastication, produisant un aplatissement de la couronne. Comme Butler (1980) l'a également décrit pour le genre *Theridomys*, la surface occlusale dans la lignée *Blainvillimys*, elle aussi, est devenue presque plane, les cuspidés supérieures buccales et les cuspidés inférieures linguales étant relativement peu proéminentes. Afin de représenter les relations occlusales entre les dents opposées dans la lignée *Blainvillimys*, les crêtes principales ont été dessinées et les schémas superposés (Fig. 8). Dans toutes les espèces de la lignée, l'action de broyage est un simple mouvement oblique sous l'angle quasiment stable de 45° par rapport à l'axe de la rangée dentaire. L'efficacité masticatoire est liée au maintien d'une pression critique (Rensberger 1973: 518). Dans la lignée de *Blainvillimys* étudiée, comme chez beaucoup de rongeurs, la direction des crêtes d'émail sur les dents supérieures est opposée à celle des crêtes occlusales des dents inférieures. Par conséquent, le contact entre les crêtes est minimal et relativement constant, ce qui correspond à un maximum de pression continue. Chez *B. langei* la bande d'émail est plus longue et en général plus épaisse que chez *B. helmeri*, de sorte que la surface effective est plus grande. On peut en conclure théoriquement que l'optimum de pression était inférieur chez *B. langei* à celui chez *B. helmeri* et le contact

entre les crêtes d'émail plus grand, pour être plus efficace. Les résultats des simulations du processus occlusal effectuées par Rensberger (1973) favorisent la première hypothèse. Dans les conditions d'une abrasion faible, une épaisseur uniforme de l'émail, produisant une surface plane, est plus efficace. Par contre, une épaisseur variable et des surfaces obliques sont plus efficaces pour des valeurs élevées d'abrasion. La réduction de la longueur totale de la bande d'émail efficace chez *B. helmeri* permettrait donc une pression plus grande, et plus adaptée au broyage d'une nourriture plus abrasive. Selon Rensberger (1975), la formation de bassins profonds dans les aires de dentine, comme on les observe chez *B. helmeri*, est également en rapport avec le broyage d'une nourriture plus abrasive. Il distingue deux sortes de causes pour l'abrasion. L'usure peut être due à l'affrontement des parties d'émail des dents opposées, et alors elle affecte les crêtes. Elle peut être causée aussi par les particules alimentaires et affecte alors surtout les aires de dentine. Cette dernière est plus forte lorsque la nourriture est abrasive. Elle est ici plus intense contre les parties les plus épaisses et les plus hautes de l'émail, car le bol alimentaire, transporté obliquement par le mouvement occlusal, y est coincé et pressé.

Tout changement dans le dessin dentaire est coordonné entre dents supérieures et inférieures de sorte que les interrelations entre les cuspidés sont maintenues pendant l'occlusion : ainsi, tenant compte des homologies définies entre les facettes d'usure (Butler 1961, 1980; Lazzari *et al.* 2008a, b), on peut reconstruire les relations occlusales entre rangée dentaire supérieure et inférieure. Chez les Theridomyidae, les dents des rangées opposées sont un peu décalées : le protoconide de la m2 se positionne entre le métacon et l'hypocône de la M1 et le paracône et le protocône de la M2 (Butler 1980: fig. 1). Ainsi, chez *B. helmeri* le cingulum antérieur de la M1 a son extrémité linguale entre les anticlinides 3 et 4 et sa partie linguale affronte le flanc antérieur du sinuside inversement courbé, tandis que sa partie labiale est libre (Fig. 8B). Chez *B. langei* les crêtes des anticlinaux/anticlinides sont parallèles dans cette position, de même que la partie linguale de l'antérocingulum et le flanc antérieur du sinuside. Une fois que cette position

est trouvée, le mouvement occlusal est aisément reconstitué. Les surfaces occlusales glissent l'une sur l'autre le long d'un axe antérolingual formant un angle d'environ 45° avec l'axe des rangées dentaires. Ainsi, le mouvement occlusal dans le genre *Blainvillimys* peut être décrit par trois phases successives (Fig. 9). Phase I : à partir de la position décrite, où les parties S (parties des dents occupées par le sinus/sinuside) se chevauchent et les parties A (celles occupées par les anticlinaux/anticlinides) sont libres, les parties S glissent au-dessus des parties A jusqu'à ce que les surfaces coïncident complètement. Phase II : les parties A continuent ensuite de glisser au-dessus des parties S jusqu'au moment où les parties A se chevauchent et les parties S sont libres. Phase III : poursuite du mouvement occlusal, jusqu'au moment où les dents ne se touchent plus. La longueur exacte de l'attaque occlusale est inconnue pour les formes fossiles. Rensberger suppose une longueur égale à la longueur antéropostérieure des molaires pour ses simulations. On ne sait pas non plus si il s'agit d'un mouvement aller-retour, ou si le mouvement occlusal est unidirectionnel, les rangées dentaires se détachant pour le « retour » à la position de départ.

On observe deux tendances principales dans la lignée *B. langei-helmeri* quant à l'évolution de l'occlusion, l'altération de l'angle prédominant sous lequel s'affrontent les crêtes et l'acheminement plus précis du bol alimentaire. Les crêtes des parties A, parallèles chez *B. langei* et plus courbes chez *B. helmeri*, s'affrontent sous un angle d'environ 45°, tandis que celles des parties S s'affrontent sous un angle d'environ 90° (Fig. 10). Lorsqu'une partie S glisse sur une partie A les crêtes ne s'affrontent pas, mais elles se croisent, de sorte que le contact est plus continu mais moins large. Du fait que les parties S deviennent de plus en plus importantes au cours de l'évolution dans la lignée *Blainvillimys* étudiée ici, l'angle d'attaque est de plus en plus proche de 90°. Chez *B. blainvillei* et chez les genres *Protechimys* et *Archaomys* de l'Oligocène supérieur, la zone des anticlinaux/anticlinides est extrêmement réduite. Avec l'augmentation de l'angle d'attaque, le stress qui se produit au moment du contact est concentré. Cela correspond à un développement plus efficace des vecteurs de forces

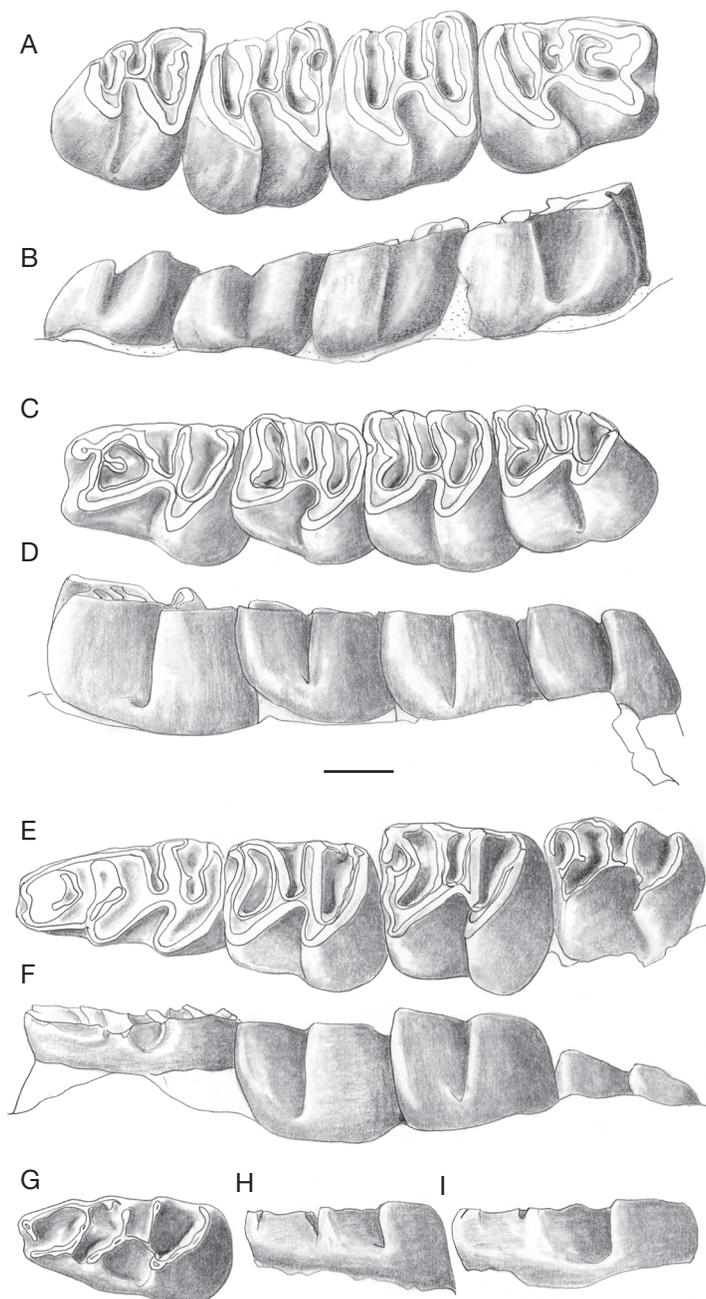


FIG. 11. — **A-H**, *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884; **I**, *B. gemellus* Vianey-Liaud, 1989; **A, B**, héli-mandibule droite avec p4-m3, MGT 1146a, neotype; **C, D**, héli-mandibule gauche avec p4-m3, CAT 1511; **E, F**, héli-mandibule gauche avec dp4-m3, CAT 1527; **G, H**, dp4 gauche, Cavalé (Quercy), CAT 1802; **I**, dp4 gauche, La Plante 2 (Quercy); **A, C, E, G**, vues occlusales; **B, D, F, H, I**, vues labiales. Pour cette figure et les suivantes comportant des dents inférieures, les dents sont orientées avec le bord labial vers le bas. Le bord mésial est à gauche pour les dents gauches, et à droite pour les dents droites. Échelle: 1 mm.

horizontales du mouvement occlusal et pourrait donc être interprété comme une adaptation à une nourriture plus abrasive.

En outre, on observe dans l'évolution de la lignée étudiée la tendance très générale à la simplification du dessin dentaire en relation avec l'augmentation de l'hypsodontie. Pour les molaires inférieures de *B. helmeri*, la bande d'émail du cingulum postérieur (cingulum antérieur sur les molaires supérieures), le flanc antérieur du sinuside (flanc postérieur du sinus), qui est souvent prolongé par le flanc postérieur de l'anticlinide 4 (flanc antérieur de l'anticlinal 2), et le flanc postérieur de l'anticlinide 2 (flanc antérieur de l'anticlinal 4) sont pratiquement les seules crêtes effectives, car elles se trouvent au niveau de la surface d'usure. Elles forment trois larges courbes disposées en série, mises en relief à cause des creux de dentine voisins. S'affrontant en direction inverse lors de l'occlusion, ces structures semblent bien appropriées à la compression des particules alimentaires entre les surfaces des dents supérieures et inférieures.

## SYSTÉMATIQUE DES RONGEURS DE LA FAUNE DE CAVALÉ

Famille THERIDOMYIDAE Alston, 1876

Sous-famille THERIDOMYINAE Alston, 1876

Genre *Blainvillimys* Gervais, 1848-1852

ESPÈCE TYPE. — *Blainvillimys blainvillei* Gervais, 1848-1852, par désignation originale.

*Blainvillimys gregarius* (Schlosser, 1884)  
(Figs 11; 12)

*Theridomys gregarius* Schlosser, 1884: 52 (34), pl. VIII (IV), fig. 1.

*Theridomys speciosus* Schlosser, 1884: 55 (37).

*Theridomys varians* Thaler, 1969: 197, 199-200.

*Theridomys (Blainvillimys) gregarius* – Vianey-Liaud 1972: 332-338.

LECTOTYPE. — P4-M3 sin. 1879 XV 518 (Munich), Vianey-Liaud, 1972: 333-334.

LOCALITÉ TYPE. — Mouillac (Quercy, anciennes collections).

RÉPARTITION ET ÂGE. — Oligocène inférieur. MP 22: Villebramar, Ruch, Fumel (Bassin d'Aquitaine, France); Coulou, Gardiol 3, Mas de Got, La Plante 2, (Quercy); Lovagny (Savoie); Balm (Suisse).

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — 434 maxillaires et 235 dentaires portant des dents, 2630 dents isolées dont: 132 dp4; 230 p4; 564 m1-2; 220 m3; 173 DP4; 188 P4; 897 M1-2; 226 M3.

DIAGNOSE ÉMENDÉE DE VIANEY-LIAUD (1972). — Pourcentage de présence du synclinide I aux molaires inférieures compris entre 10 et 60 % environ (en attribuant la population abondante de Pech Crabit à *B. helmeri* et non plus à *B. gregarius*, la fréquence du synclinide I pour *B. gregarius* a été réévaluée); aux molaires supérieures, le synclinide I est toujours nettement plus réduit que le synclinide III et il est à peine plus long que le synclinide II; le synclinide IV est toujours bien individualisé, bien que réduit, sur la prémolaire supérieure.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Blainvillimys* d'hypsodontie et de taille intermédiaire entre *B. langei* et *B. helmeri*. Fréquence du synclinide I sur les molaires inférieures compris environ entre 15 et 25 %. L'ouverture linguale du synclinide III des m1-2 varie autour d'une moyenne de 45 à 50°. Le sinuside atteint le milieu des m1-2 et le rapport des surfaces du synclinide III et du sinuside est moyen (entre 0.67 et 0.59). La crête longitudinale et l'antésinus des DP4 sont généralement présents. Aux molaires supérieures, le synclinide I est toujours nettement plus réduit que le synclinide III et il est à peine plus long que le synclinide II. Le synclinide IV est toujours bien individualisé, bien que réduit, souvent absent sur la P4.

DESCRIPTION DES SPÉCIMENS DE RÉFÉRENCE  
DU MAS DE GOT MGT 1146A ET B (FIGS 11A,  
B; 12A, B)

La mandibule droite avec une rangée dentaire complète (p4-m3) et une incisive, montre le stade d'usure 2 et une longueur de 8,22 mm (longueur/largeur individuelles des dents: p4 = 2,23/1,30 mm; m1 = 1,86/1,58 mm; m2 = 1,86/1,69 mm; m3 = 1,52/1,65 mm). Le sinuside est enfoncé jusqu'au milieu de la dent et il est plus rétréci sur la m1 que sur la m2. La relation des surfaces du synclinide III et du sinuside est 0,56 sur la m1 et 0,62 sur la m2. L'ouverture linguale du synclinide III montre un angle de 46° sur la m1 et de 44° sur la m2. La deuxième molaire possède un petit synclinide

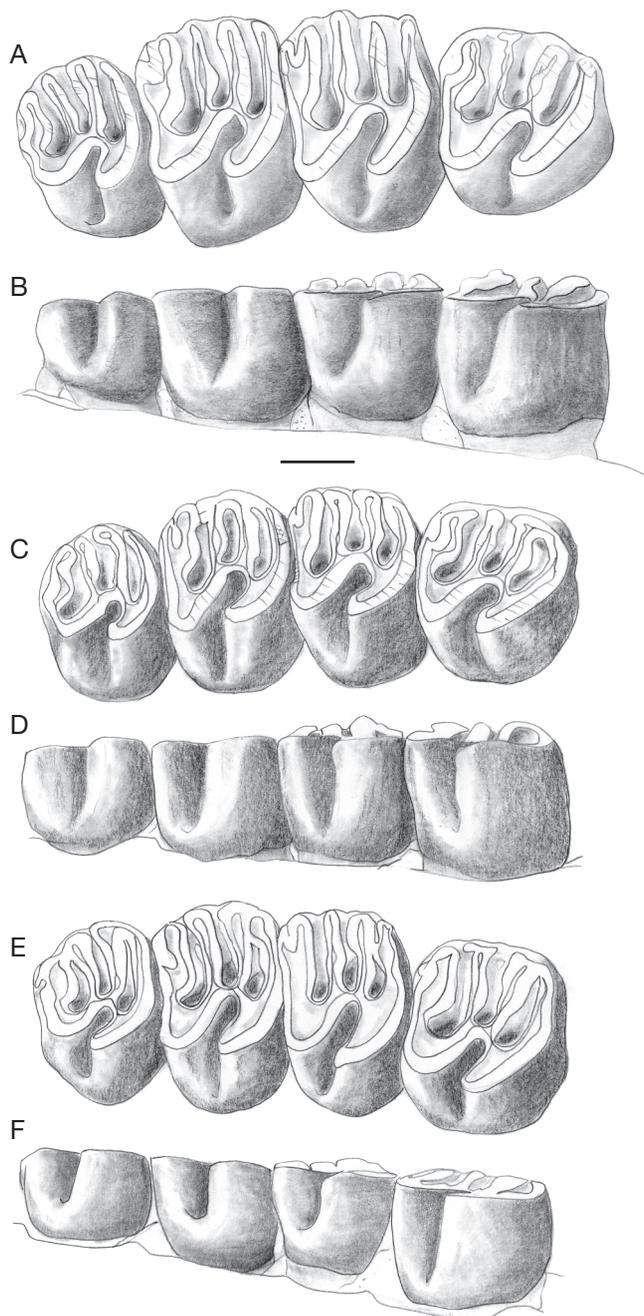


FIG. 12. — *Blainvillimys gregarius* Schlosser, 1884 : **A, B**, Mas de Got (Quercy) ; **C-F**, Cavalé (Quercy) ; **A, B**, hémi-maxillaire droit avec P4-M3, MGT 1146b ; **C, D**, hémi-maxillaire droit avec P4-M3, CAT 1131 ; **E, F**, hémi-maxillaire droit avec P4-M3, CAT 1130 ; **A, C, E**, vues occlusales ; **B, D, F**, vues linguales. Pour cette figure et les suivantes comportant des dents supérieures, les dents sont orientées avec le bord lingual vers le bas. Le bord mesial est à droite pour les dents droites, et à gauche pour les dents gauches. Échelle : 1 mm.

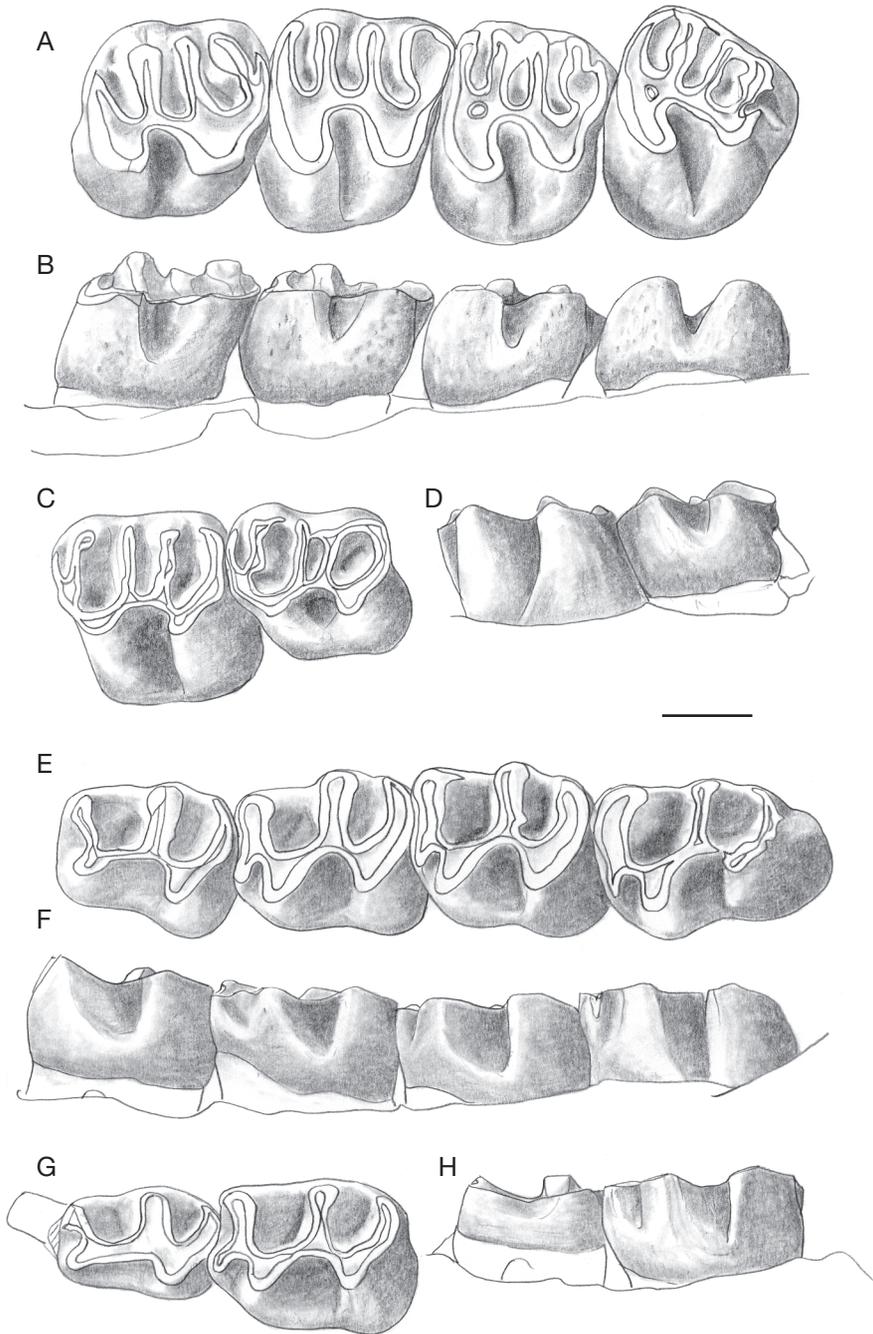


FIG. 13. — *Sciurumys cayluxi* Schlosser, 1884, Cavalé (Quercy): **A, B**, hémi-maxillaire gauche avec P4-M3, CAT 380; **C, D**, fragment de maxillaire droit avec DP4-M1, CAT 412; **E, F**, hémi-mandibule gauche avec p4-m3, CAT 350; **G, H**, fragment de mandibule gauche avec dp4-m1, CAT 349; **A, C, E, G**, vues occlusales; **B, D, F, H**, vues linguales. Échelle: 1 mm.

sous forme d'îlot. Il n'existe pas sur la première molaire inférieure.

Le maxillaire droit figuré (Fig. 12A, B) a une longueur de 7,47 mm. La variabilité de la population a été analysée depuis Vianey-Liaud (1972) : elle est complétée ici, et en partie quantifiée dans la première partie de ce travail.

#### DISCUSSION

Les spécimens regroupés sous le nom de *B. gregarius* par Schlosser (1884) proviennent de Mouillac (anciennes collections du Quercy). Il est bien connu que cette provenance n'a aucune signification stratigraphique précise, le village de Mouillac étant entouré de zones où les cavités exploitées ont été nombreuses, et d'âges variés. Rien n'indique que les nombreux spécimens étudiés par Schlosser, puis Freudenberg (1941), proviennent de la même localité. Schlosser n'a pas désigné de type, de sorte que la première pièce figurée alors sous le nom de *Theridomys (Blainvillimys) gregarius* devait être considérée comme le lectotype de l'espèce (Vianey-Liaud 1972: 334). Il s'agit d'une rangée dentaire supérieure gauche (P4-M3 sin. 1879 XV 518 München). Le stade évolutif n'est cependant pas clairement identifiable, eu égard aux critères développés depuis pour caractériser les espèces de la même lignée que *B. gregarius* (Vianey-Liaud 1989, 1998). En effet, le lectotype a été désigné comme stade évolutif comparable à celui des dents de Montalban, Mège, Pech Crabit, Mas de Got, etc. Or, depuis, du nouveau matériel, une analyse plus poussée et une quantification de la variabilité des populations, ont permis un meilleur degré de résolution pour la définition des espèces de *Blainvillimys*. Ainsi, la population de *Blainvillimys* de Pech Crabit (Quercy), comme celles de Montalban (Espagne) ou Mège (Quercy), considérées dans Vianey-Liaud (1972), ont pu être attribuées à *B. helmeri* tandis que celles du Mas de Got (Quercy) et Lovagny (Suisse) étaient rapprochées de l'espèce *B. gregarius*. Celle-ci – et la faune associée – marquent le niveau-repère mammalien MP22, tandis que *B. helmeri* et la faune associée repèrent MP23. Comme les critères quantitatifs ne peuvent pas être définis sur la pièce du lectotype seule, la population entière de *Blainvillimys* du

Mas de Got (Quercy) a alors été choisie comme localité de référence. De plus, dans ce gisement, la deuxième lignée de *Blainvillimys* du niveau MP22 (*B. gemellus*, Vianey-Liaud 1989, 1998) n'est pas représentée. L'hémi-mandibule droite du Mas de Got (MGT-1146a, Fig. 11A, B), portant p4 à m3 et le maxillaire droit portant P4-M3 (MGT-1146b; Fig. 12A, B) sont décrits ici en détail, tandis que les caractères de la population dont ils proviennent permettent de définir la variabilité du taxon.

Sous-famille COLUMBOMYINAE Thaler, 1966

#### *Sciurromys cayluxi* Schlosser, 1884 (Fig. 13)

LECTOTYPE. — Hémi-mandibule gauche, avec p4- m3; n°1879 XV 173 (collections : Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München), Vianey-Liaud 1979: 142-144, fig. 6.

LOCALITÉ TYPE. — Mouillac (Quercy, anciennes collections).

RÉPARTITION ET ÂGE. — Oligocène inférieur. MP 22: Mège, Mas de Got, La Plante 2 (Quercy), Lovagny (Savoie); MP 23: Roqueprune 2 et 3, La Nauze 2, Les Bories, Pech Crabit, Mounayne, Coulou (Quercy), Montalban (Espagne).

DIAGNOSE ORIGINALE. — Columbomyinae à denture peu hypsodonte, avec antésinuside bien développé aux molaires inférieures.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (MÖDDEN 1993). — *Sciurromys* à molaires relativement brachyodontes. Sur les p4, les synclinides II et III sont complètement confondus. Le synclinide IV des molaires inférieures reste lié au bord lingual jusqu'aux stades d'usures terminaux.

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — 67 maxillaires, 53 mandibules et 274 dents isolées dont: 14 dp4; 22 p4; 78 m1-2; 30 m3; 12 DP4; 16 P4; 77 M1-2; 25 M3.

Sous-famille ISSIODOROMYINAE Lavocat, 1951

#### *Pseudoltinomys major* Vianey-Liaud, 1976 (Fig. 14A-M')

*Pseudoltinomys* aff. *gaillardi* – Thaler 1969: 204.

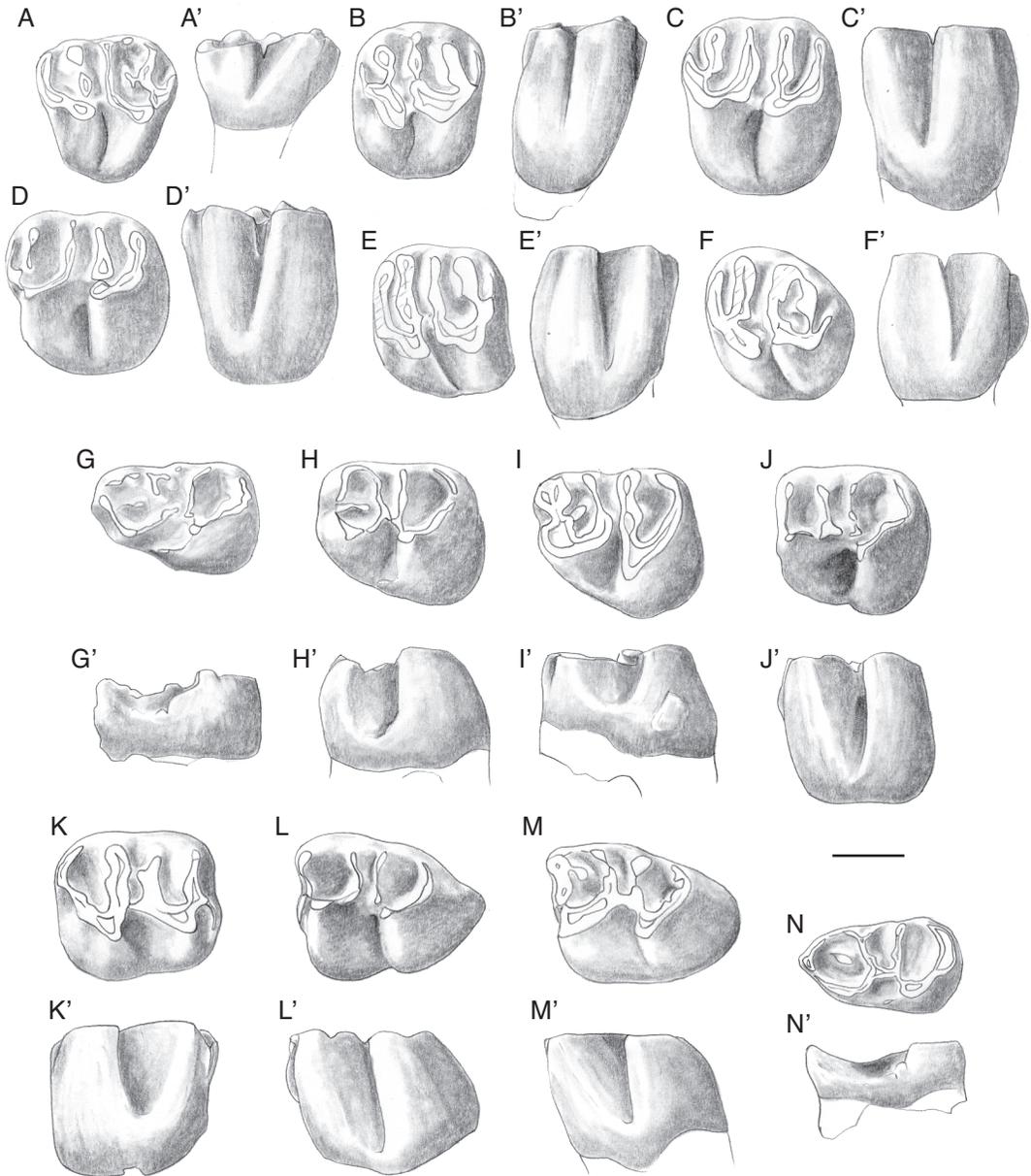


FIG. 14. — **A-M'**, *Pseudoltinomys major* Vianey-Liaud, 1976; **N, N'**, *Issiodoromys medius* (Vianey-Liaud, 1976), Cavalé (Quercy); **A, A'**, DP4 gauche, CAT 1028; **B, B'**, P4 gauche, CAT 1046; **C, C'**, M1-2 droite, CAT 1073; **D, D'**, M1-2 droite, CAT 1078; **E, E'**, M1-2 gauche, CAT 1080; **F, F'**, M3 gauche, CAT 1116; **G, G'**, dp4 gauche, CAT 913; **H, H'**, p4 gauche, CAT 916; **I, I'**, p4 gauche, CAT 915; **J, J'**, m1-2 gauche, CAT 960; **K, K'**, m1-2 droite, CAT 959; **L, L'**, m3 gauche, CAT 1013; **M, M'**, m3 gauche, CAT 1012; **N, N'**, dp4 gauche, CAT 914; **A-N** vues occlusales; **A'-N'**, vues labiales. Échelle: 1 mm.

*Pseudoltinomys major* Vianey-Liaud, 1976: 15-21.

HOLOTYPE. — p4 dex., PLA 12. (collections de Paléontologie, Université de Montpellier 2).

LOCALITÉ TYPE. — La Plante 2 (Quercy).

RÉPARTITION ET ÂGE. — MP22: Villebramar (Bassin d'Aquitaine), Mas de Got A, La Plante 2 (Quercy). MP23: Les Chapelins (Vaucluse), Montalban (Espagne), Itardies, Roqueprune 2 et 3, Pech Crabit, Coulou, Mounayne (Quercy).

DIAGNOSE. — Espèce plus grande et plus hypsodonte que *P. gaillardii*.

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — 220 dents isolées, six fragments de maxillaires et 1 d'une mandibule, dont: 11 dp4; 13 p4; 80 m1-2; 13 m3; 19 DP4; 7 P4; 66 M1-2; 18 M3.

#### REMARQUE

Le matériel de *Pseudoltinomys major* est moins bien conservé que celui de *Sciurormys cayluxi*. Le nombre de dents isolées des deux espèces est à peu près semblable, tandis qu'il y a beaucoup moins de dents insérées sur les mâchoires chez *P. major*.

#### *Issiodoromys medius* (Vianey-Liaud, 1976) (Fig. 14N, N')

*Elfomys medius* Vianey-Liaud 1976: 25, 26, fig. 12b.

*Issiodoromys medius* – Schmidt-Kittler *et al.* 1997: 383, 384.

HOLOTYPE. — Fragment d'hémi-mandibule gauche avec p4-m2 PLA24 (collection de Paléontologie, Université de Montpellier 2).

LOCALITÉ TYPE. — La Plante 2 (Quercy).

RÉPARTITION ET ÂGE. — MP22: Villebramar (Bassin d'Aquitaine), Mas de Got A, La Plante 2 (Quercy). MP23: Les Chapelins (Vaucluse), Itardies, Roqueprune 2 et 3, Pech Crabit, Coulou, Mounayne (Quercy); Balm (Suisse).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir Schmidt-Kittler *et al.* 1997: 384.

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — Une seule dent a pu être attribuée à *Issiodoromys medius*. Il s'agit d'une dp4, de plus petite taille que celle de *Pseudoltinomys major*. Elle en diffère par une couronne plus basse, un antéroconide

unique, fermant la pointe antérieure du prélobe, tandis qu'il apparaît double sur les dp4 de *P. major*.

#### Famille APLDONTIDAE Brandt, 1855

#### Genre *Lophallomys* n. gen.

ESPÈCE TYPE. — *Plesispermophilus atavus* Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979, présente désignation.

DIAGNOSE. — Voir celle de l'espèce type.

#### *Lophallomys atavus*

(Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979)  
(Fig. 15A-C)

*Plesispermophilus atavus* Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979: 50.

HOLOTYPE. — m1-2 inf. gauche, MÖ 20 1975-XXII-13 (collections: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München).

LOCALITÉ TYPE. — Möhren 20 (Jura Souabe), Oligocène inférieur (MP21).

RÉPARTITION ET ÂGE. — Oligocène inférieur MP21: Ravet, Aubrelong 1 (Quercy, France); Möhren 20 (Jura Souabe, Allemagne) MP22: Cavalé (Quercy, France); Möhren 13-19, Zdant 1, Haag 2 (Jura Souabe, Allemagne).

DIAGNOSE ORIGINALE. — Voir Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1979: 50).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aplodontidae de petite taille (M1-2: L = 1,36 mm; l = 1,90 mm) bunolo-phodonte à crêtes grêles, P4 de petite taille relativement aux molaires.

Aux molaires inférieures, métalophulide II généralement incomplet, entolophide (= hypolophide) généralement complet (même si discontinu), tendance au développement de crêtes transverses labiales sur le mésoconide (= ectomésolophide), le protoconide et l'hypoconide; développement de connexions longitudinales entre entolophide et postérolophide; mésostylide réduit, isolé ou relié à l'entoconide; développement de minces crestules accessoires centripètes dans le bassin central des dents.

Aux molaires supérieures, protocône peu élargi, hypocône peu renflé; mésostyle marginal, relié à un court mésolophe; ectolophe absent; métaconule simple; pas de crêtes de jonction des conules avec les cingulum.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — 1) se différencie du genre *Ephemeromys* par des cuspidés moins renflées et des crêtes et des crestules plus grêles, le métaconule simple et le

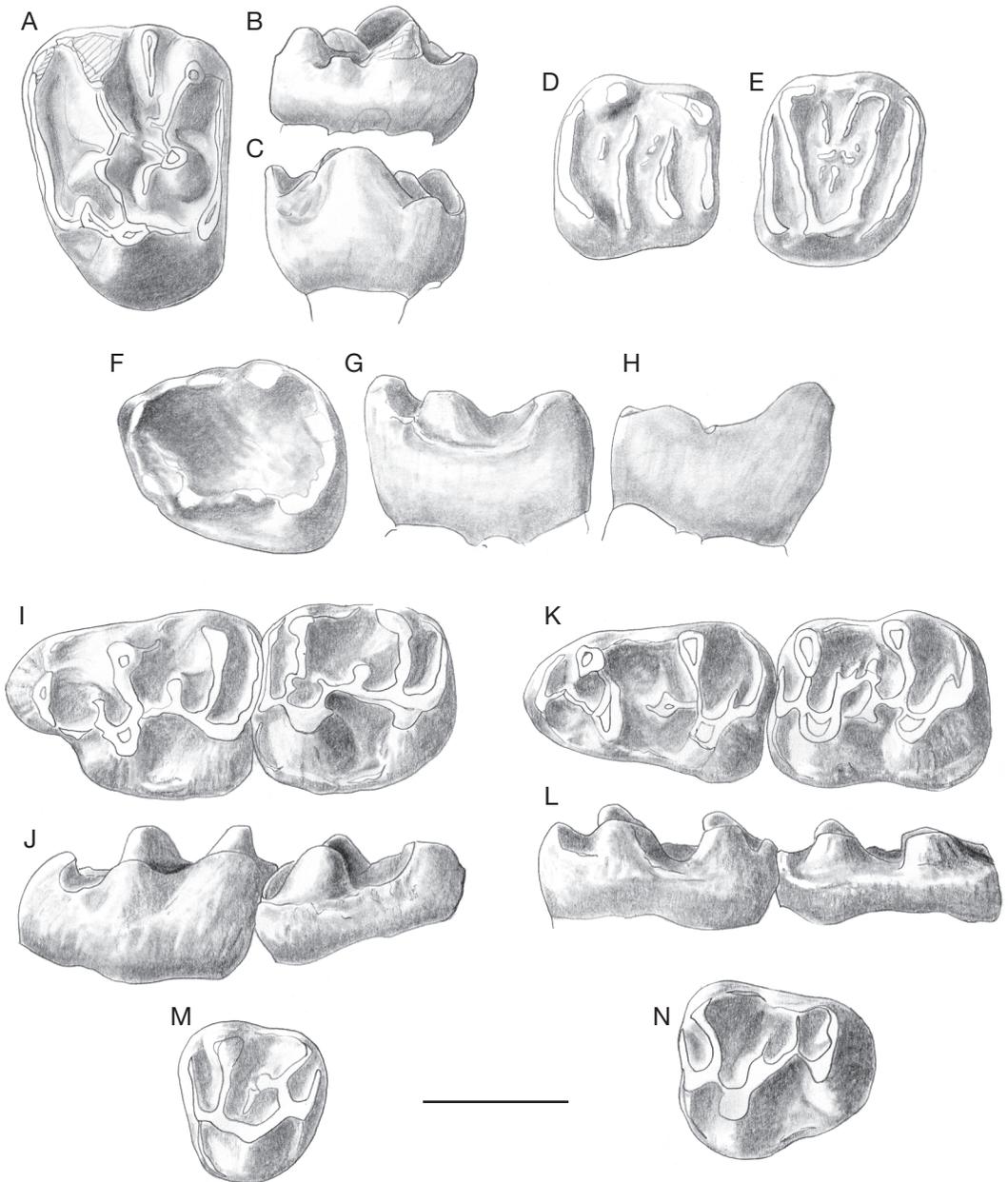


FIG. 15. — **A-C**, *Lophallomys atavus* (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979) n. comb., Cavalé (Quercy), M1-2 droite, CAT 4000; **D, E**, *Gliravus tenuis* Bahlo 1975, Cavalé (Quercy); **D**, m1 droite; **E**, M1 droite; **F-H**, *Palaeosciurus goti* Vianey-Liaud 1974, Cavalé (Quercy), dp4 gauche; **I-N**, *Atavocricetodon* aff. *nanus* Peláez-Campomanes, 1995; **I, J**, M1-2 droites, CAT 724; **K, L**, m1-2 gauches, CAT 700; **M**, M3 droite, CAT 911; **N**, m3 gauche, CAT 824; **A, F, I, K, M, N**, vues occlusales; **B, G**, vues labiales; **C-E, H, J, L**, vues linguales. Échelle: 1 mm.

mésolophe plus long. Aux dents inférieures, le métalophide est plus complet, le mésostylide moins isolé; et 2) se différencie de *Plesispermophilus* et *Sciurodon* par l'absence de séléodontie.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ. — CAT4000, M1 supérieure gauche; Cavalé (Quercy, MP22).

#### DESCRIPTION

La diagnose originale portait seulement sur les dents inférieures, dans la mesure où les molaires supérieures n'étaient représentées que par une seule M3, et l'espèce était rapportée au genre *Plesispermophilus*. La découverte à Cavalé d'une M1 ne présentant aucun indice de séléodontie permet donc de compléter la diagnose, et de ne pas attribuer l'espèce au genre *Plesispermophilus*.

Aux dents inférieures, l'hypolophide est faible à bien marqué, le métalophide est plus complet que chez *P. angustidens*; un fort entoconulide est généralement présent; l'hypoconide ne montre pas de bras antérieur. Aux dents supérieures, le mésostyle, bas et renflé, est clairement séparé des paracône et métacône, et prolongé par un court mésolophe; le protocône est plus conique que chez *P. angustidens*; le métaconule simple, s'il est adjacent au postéro-cingulum, n'est relié à ce dernier par aucune crête.

#### DISCUSSION

Depuis l'étude du matériel des gisements du Quercy et du Jura Souabe (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1979), de nouvelles formes ont été décrites et la systématique des Aplodontidae oligocènes a été revisitée (Rensberger 1983; Wang & Heissig 1984; Wang 1987; Korth 1989; Flynn & Jacobs 2007), tandis que Hopkins (2001, 2008) développait progressivement une analyse phylogénétique incluant tous les genres d'Aplodontoida depuis l'Éocène supérieur à l'actuel et insérant les formes européennes au sein des taxons nord-américains. Une discussion de ces propositions fait l'objet d'un travail en cours.

Wang & Heissig (1984) ont créé le genre *Ephemeromys* pour une population de rongeurs Prosciurinae de Möhren 13 (Allemagne). Ces rongeurs ont des dents de taille nettement supérieure (Lm1-2 de 2,83 à 3,10 mm) à celles de *L. atavus* (Lm1-2 de 1,43 à

1,76 mm). *Ephemeromys* a des dents plus bunodontes que celles d'*atavus*, ainsi qu'un paraconule globuleux, et un métalophe incomplet, sans indication de crête partant en direction linguale au delà du métaconule, vers le protocône ou le protolophe. Leurs caractères communs sont essentiellement des caractères plésiomorphes, comme le protocône conique, le court bras antérieur du protocône souvent visible, le mésostyle arrondi, situé en position labiale, et prolongé par un court mésolophe, l'entolophide souvent incomplet, le mésostylide isolé. *Ephemeromys* montre un caractère dérivé: le métaconule parfois dédoublé. L'espèce *atavus* possède un métaconule simple (mais une seule M1 et une seule M3 sont connues), tandis que les lophes sont nettement plus fins que ceux d'*E. hopses* Wang & Heissig, 1984. Il semble donc que les deux espèces, qui arrivent en même temps en Europe Occidentale, témoignent de tendances évolutives différentes au sein des Aplodontidae, ce qui peut justifier leur attribution à deux genres différents, voire à deux sous-familles.

Korth (1994) considère *Ephemeromys* comme l'ancêtre le plus probable des Allomyinae. Ce genre est cependant contemporain des formes plus dérivées *Plesispermophilus atavus* et *Sciurodon cf. cadurcensis*, ce qui tendrait à l'exclure de l'ascendance directe de ces genres. Les caractères diagnostiques présentés comme annonçant les Allomyinae chez *Ephemeromys* sont les crénelations de l'émail et le dédoublement du métaconule. Les crénelations de l'émail sont peu nombreuses, et surtout limitées aux dents inférieures. Le dédoublement du métaconule est une tendance qui se manifeste dans plusieurs lignées d'aplodontoides, à des moments différents, chez *Prosciurus* et tous les «Allomyinae» nord américains (Flynn & Jacobs 2007), et chez une partie des «Allomyinae» de l'Oligocène supérieur européen.

Les caractères dérivés dans les lignées d'Aplodontidae sont: le dédoublement du métaconule, qui apparaît chez certains Prosciurinae et Allomyinae, la lophodontie et la séléodontie (ectolophe en W, conules reliés par des crêtes en forme de croissant), le développement centripète de crestides surnuméraires ou l'accentuation des crénelations du protocône par exemple, l'élévation soit des seules cuspidés soit de l'ensemble de la couronne, observé chez les Allomyinae, auxquels il faut ajouter l'agrandissement des

P4/4, la très forte hypsodontie, l'aplanissement de la couronne et la simplification du dessin occlusal de la couronne chez les Meniscomyinae puis les Mylagaulidae.

Parmi les Aplodontidae européens, deux espèces apparaissent donc plutôt bunodontes à bunolophodontes, *Ephemeromys hospes* et *Lophallomys* (= *Plesispermophilus*) *atavus* n. comb. Les autres espèces *Plesispermophilus angustidens* Filhol, 1882, *Parallomys ernii* (Stehlin & Schaub, 1951), *P. macrodon* (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979), ?*Ansomys argoviensis* (Stehlin & Schaub, 1951), ?*Ansomys descendens* Dehm, 1950 et *Sciurodon cadurcensis* Schlosser, 1884 montrent des degrés divers de sélénodontie, et un développement des lophes. La ressemblance avec le genre nord américain *Allomys* Marsh, 1877, soulignée à maintes reprises, était attribuée par Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1979) à de la convergence et les espèces *ernii* et *argoviensis* rapportées au genre *Plesispermophilus* Filhol, 1882. Cette hypothèse a été remise en cause par Rensberger (1983), qui a créé le nouveau genre *Parallomys* pour les grandes espèces de l'Oligocène supérieur européen attribuées à *Plesispermophilus*, considérant que les ressemblances sont trop nombreuses et complexes pour être attribuées à de la convergence. La dénomination *Parallomys* traduisait alors la parenté d'*Allomys* avec les formes européennes à métaconule dédoublé. La question de la parenté entre ces espèces et, aussi, d'une part avec *Plesispermophilus angustidens*, d'autre part avec *Sciurodon cadurcensis*, n'est pas tranchée par Rensberger (1983). Qiu (1987) attribue l'espèce *descendens*, du Miocène inférieur d'Allemagne, au genre *Ansomys* (Rensberger & Li 1986), également documenté en Amérique du Nord (Hopkins 2004; Flynn & Jacobs 2007). Ce genre serait originaire d'Asie et se serait ensuite dispersé en Europe et Amérique du Nord. L'espèce *descendens* ne montre cependant pas de continuité entre le bras antérieur du protocône et le cingulum antérieur, des connexions différentes sur les molaires inférieures (pas de mésostylide distinct, ectomésolophide développé, métalophide incomplet...). L'hypothèse de relations phylogénétiques entre *atavus*, *argoviensis* et *descendens* sur le territoire européen avait été avancée par Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1979). Comme *Lophallomys atavus* ne montre pas la sélénodontie de *descendens*, cette hypothèse demande à être reconsidérée.

Par ailleurs, l'évolution dentaire des Aplodontidae oligocènes européens ne montre pas de tendance nette à l'augmentation de la hauteur de la couronne et des cuspidés. Deux lignées distinctes au moins ne sont pas sélénodontes, au début de l'Oligocène, celles représentées par *Ephemeromys* et par *Lophallomys atavus*. Les *Plesispermophilus* et *Sciurodon* sont d'emblée sélénodontes, au début de l'Oligocène, tandis qu'*Ameniscomys selenooides* montre des tendances particulières. Contemporain de ?*Ansomys descendens* dans le gisement du Miocène inférieur de Wintershof-West (Dehm 1950), ce genre est très sélénodonte, avec le mésostylide saillant que montrent les Meniscomyinae. Il diffère pourtant nettement des genres nord-américains de cette sous famille par l'inclusion de ce mésostylide dans une crête buccale continue reliant le métaconide à l'entoconide, ainsi que par un métaconule sélénodonte développé lingualemment, presque jusqu'au même niveau que le protocône sur la P4. Enfin, le dédoublement du métaconule ne se manifeste que tardivement dans l'Oligocène européen, et dans les lignées à dents sélénodontes les plus grandes (*Parallomys macrodon* et *P. ernii* notamment). Ainsi, l'histoire des Aplodontidae en Europe apparaît singulière et demande à être reconsidérée, tout comme l'attribution des espèces européennes à des genres nord-américains ou asiatiques.

Famille GLIRIDAE Thomas, 1897  
Sous-famille GLIRAVINAE Schaub, 1958  
Genre *Gliravus* Stehlin & Schaub, 1951

*Gliravus tenuis* Bahlo, 1975  
(Fig. 15D, E)

HOLOTYPE. — M<sub>2</sub> dex., HLMD/Hhm 409 (Hessisches Landesmuseum Darmstadt).

LOCALITÉ TYPE. — Heimersheim (Rheinhausen).

RÉPARTITION ET ÂGE. — Oligocène inférieur et moyen. MP22 : La Plante (Quercy) ; MP23 : Montalban (Espagne) ; MP24 : Heimersheim (Allemagne).

DIAGNOSE ORIGINALE. — Voir Bahlo 1975: 106, 107.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir Vianey-Liaud 1994: 128.

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — Dix molaires inférieures, 19 molaires supérieures. Le trigone des molaires supérieures est généralement symétrique avec une base soit aiguë soit faiblement étirée. De même, la présence d'un ou deux centrolophes indique qu'il ne s'agit pas du genre *Glamys*. Le protocône est séparé des extrémités linguales des antérolophe et postérolophe. Sur les molaires inférieures, le mésoconide est toujours présent et le mésolophe long (plus long que la moitié de la largeur de la dent et souvent prolongé jusqu'au bord lingual ou jusqu'à l'entoconide). De petites crestules sont présentes auprès du mésolophide (Vianey-Liaud 1994).

Famille SCIURIDAE Gray, 1821  
Genre *Palaeosciurus* Pomel, 1853

*Palaeosciurus goti* Vianey-Liaud, 1974  
(Fig. 15F-H)

HOLOTYPE. — MGB1, crâne incomplet portant P3-M1 gauches et P3, M1-M2 droites (collection de Paléontologie, Université de Montpellier 2).

LOCALITÉ TYPE. — Mas de Got B (Quercy).

RÉPARTITION ET ÂGE. — Oligocène Inférieur. MP 21 : Aubrelong (cf.); MP 22 : Mas de Got A et B ; La Plante (Quercy) ; MP 23 : Pech-Crabit ; Itardies, Mounayne, Roqueprune 2, 3 (Quercy) ; MP 28 : Pech Desse (Quercy).

DIAGNOSE ORIGINALE. — Voir Vianey-Liaud 1974: 7.

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — Le matériel de Cavalé ne contient qu'une seule dp4 gauche : 1,51(L) × 1,23 (l) mm. Cette dent de lait est d'une taille intermédiaire entre celle de La Plante 2 (1,59 × 1,31) et celle de Mège (1,43 × 1,19) (Vianey-Liaud 1974: 12). Sa morphologie est semblable de celle du Mas de Got, localité type de *Paleosciurus goti*, avec un antérocône un peu plus développé. Une comparaison avec *Heteroxerus* n. sp. de Garouillas (Vianey-Liaud *et al.* 1995) n'est pas possible car les populations attribuées ne contiennent aucune dent de lait inférieure. D'ailleurs, les dimensions proches de celles de *Paleosciurus goti*, sa morphologie primitive et la limitation jusqu'ici de *Heteroxerus* n. sp. à la fin de l'Oligocène inférieur (MP 25) excluent plutôt la possibilité d'attribuer cette dent de lait à *Heteroxerus* n. sp. Sigé *et al.* (1998) rapportent avec doute la présence de ce genre à Baraval (cf. *Heteroxerus*). Cependant, le matériel n'est ni figuré ni décrit.

Famille CRICETIDAE Stehlin & Schaub, 1951  
Genre *Atavocricetodon* Freudenthal, 1996

*Atavocricetodon* aff. *nanus*  
Peláez-Campomanes, 1995  
(Fig. 15I-N)

LOCALITÉ TYPE. — Valdecollares (Cuenca, Espagne).

HOLOTYPE. — M1 droite, VAL RQ065 (Dept. de Paleontologia, Universidad Complutense, Madrid).

DIAGNOSE. — Voir Peláez-Campomanes 1995.

MATÉRIEL DE CAVALÉ. — 41 m1, 67 m2, 16 m3, 50 M1, 43 M2, 3 M3 ; 13 maxillaires, 23 mandibules.

Le matériel de Cavalé, relativement abondant (220 dents isolées), montre une taille intermédiaire entre celle d'*A. nanus* de Valdecollares (Peláez-Campomanes 1995), et celle d'*A. atavus* (Misonne, 1957), de Hoogbutsel (Freudenthal 1988). Sa morphologie ressemble plus à celle de la population d'*A. nanus* de Montalban D1 (Freudenthal 1996), qu'à la population type de Valdecollares, ou à celle d'*A. atavus* de Hoogbutsel. Une analyse de la bibliographie existante (notamment Peláez-Campomanes 1995 ; Freudenthal 1988, 1996) suggère que les espèces en question montrent un polymorphisme considérable, et permet de s'interroger sur la prise en compte des petites variations de taille comme critère diagnostique significatif, sur un territoire aussi vaste, de la Belgique à l'Espagne. Par ailleurs, la faible taille de la population de Valdecollares (80 spécimens au total) ne permet pas d'en connaître réellement la variabilité.

Une révision des populations du Quercy, notamment celles autrefois attribuées à l'espèce *atavus* est en cours, intégrant l'analyse de la variabilité de la population de Cavalé. Ainsi, l'attribution de l'espèce de Cavalé à l'espèce *nanus* demeure incertaine.

## DISCUSSION

### DATATION DU GISEMENT

L'analyse morphométrique et biométrique des dents de *Blainvillimys* de la lignée *B. langei*-*B. helmeri* a permis de bien caractériser *B. gregarius*, et d'y attribuer avec certitude la population de Cavalé. Ce stade évolutif n'est documenté que dans les gisements du niveau MP22. À Cavalé, il est associé à l'espèce *Pseudoltinomyys major* – espèce présente dans les localités datées de MP22 à MP23 – ainsi qu'à *Sciuromyys cayluxi* et *Issiodoromyys medius*, connus actuellement de MP21 à MP23. Si l'on se réfère à

la faune du gisement repère du MP22, Villebramar, trois espèces du gisement type sont communes avec Cavalé, *B. gregarius*, *P. major* et l'artiodactyle *Dichobune jehennei*. D'autres arguments, moins solides cependant puisqu'ils reposent sur l'absence de taxons, vont dans le sens de la confirmation en MP22. Par exemple, *Pseudocricetodon montalbaniensis* est absent de Cavalé comme il est absent de tous les gisements européens jusqu'à son apparition en MP23. Au niveau de l'association faunique, le matériel des rongeurs de Cavalé est très proche des faunes des gisements de La Plante 2 et du Mas de Got, datées de l'Oligocène inférieur. Toutes les espèces présentes à Cavalé le sont également à La Plante 2 (si on considère l'espèce de Cricetidae comme membre du groupe *Atavocricetodon*), et les cinq espèces de Cavalé, à l'exception de *Gliravus tenuis* se trouvent aussi à Mas de Got. *Paleosciurus goti*, *Gliravus tenuis*, *Pseudolthymys major*, *Issiodoromys medius* et *Sciurumys cayluxi* proposent un intervalle de temps pour Cavalé de MP21 à M 23 (Remy *et al.* 1987). Quant au Cricetidae, ils n'ajoutent pas d'information biochronologique, parce que trop d'incertitudes demeurent encore sur la systématique du groupe *Atavocricetodon/Eucricetodon atavus* qui par ailleurs a été signalé pendant tout l'Oligocène, du niveau MP21 à Aubrelong jusqu'au niveau MP28 à Pech Desse.

C'est surtout le stade évolutif de la population abondante de *Blainvillimys* qui permet une datation précise: l'application des critères développés dans la présente étude la caractérise sans ambiguïté comme *B. gregarius*, stade évolutif intermédiaire de la lignée *B. langei* (MP21)-*B. helmeri* (MP23), du niveau MP22.

L'étalonnage de ce niveau sur l'échelle chronologique globale mérite une discussion. Les âges numériques (bioâges) proposés pour les niveaux-repères par Escarguel *et al.* (1997) et Legendre *et al.* (1997) partent du postulat que les bioâges sont fondés sur des intervalles de temps égaux entre les niveaux-repères, à partir du début de l'Oligocène, placé alors à 33,5 millions d'années (Ma) tandis que la fin était située à 23,8 Ma. Il faut à présent rallonger cette base de calcul d'un peu plus d'un million d'années puisque Gradstein *et al.* (2004) puis Ogg *et al.* (2008) bornent cette période à 33,9 Ma et

23,03 Ma. Vianey-Liaud (1998) discute ce principe de découpage, car, comme les MP sont fondés en partie sur des changements de caractéristiques des espèces (forme et surtout taille), cela revient à postuler que ces changements sont constants au cours du temps et qu'il n'y a pas de variations des rythmes évolutifs. Les rythmes et vitesses évolutives ne peuvent être calculés qu'en utilisant des moyens de calibration les plus indépendants possibles du registre fossile. Quelques points de corrélation matérielle existent avec le registre sédimentaire marin. C'est le cas notamment du niveau MP24, corrélé stratigraphiquement avec les Cyrenenmergel du Bassin de Mainz (sud de l'Allemagne) (Schmidt-Kittler *et al.* 1997; Reichenbacher 2000) placés à la transition Rupélien/Chattien. Daté initialement aux environs de 28,5 Ma, date de la limite Rupélien-Chattien (cf. Vianey-Liaud 1998), il est indiqué par Picot *et al.* (2008, article dans lequel ils utilisent les MP comme des biozones!) aux environs de 29,5 Ma tandis que Van Simayes & Vandenberghe (2006) proposent de rajeunir le passage Rupélien-Chattien entre 27 et 27,5 Ma, tout en soulignant la discontinuité existant à ce niveau en Europe nord-occidentale, qui pourrait être corrélée à la régression consécutive à un épisode glaciaire (OGM: Oligocene Glacial Maximum). Même si la question des corrélations avec l'échelle globale est encore en discussion, il n'empêche que la durée du Rupélien pourrait être plus longue que supposé par Escarguel *et al.* (1997) et que les quatre premiers niveaux-repères MP se répartiraient sur un intervalle de temps d'au moins 6,4 Ma, tandis que les six autres MP s'échelonnent sur un intervalle d'environ 5,5 Ma. Ceci impliquerait, à minima, une durée supérieure à 1 million d'années pour les intervalles de temps séparant les MP du Rupélien, tandis que ceux séparant les MP du Chattien seraient inférieurs au million d'années. Se fondant sur Escarguel *et al.* (1997), Maître (2008: 157, fig. III-1-4) propose un âge numérique pouvant varier entre 31,1 et 31,5 Ma pour le niveau MP22, compte tenu des marges d'erreur. Dans le même tableau, MP21 correspondrait à 31,6/32,6 Ma, tandis que MP20 se placerait autour de 32,8/33,6 Ma. Sachant que la base de l'Oligocène est à présent à 33,9 Ma, et donc que MP20 doit être datée numériquement au moins à 34 Ma, sinon plus, on peut supposer que

TABLEAU 7. — Diversité spécifique des rongeurs de quelques localités richement fossilifères de l'Oligocène inférieur du Quercy. \*, espèce déterminée comme *Gliravus itardiensis* Vianey-Liaud, 1989 (Sigé *et al.* 1998) et mise en synonymie avec *Butseloglis micio* (Misonne, 1957) par Vianey-Liaud (1998).

Niveaux-repères MP	21		22			23		24
	Aubrelong 1	Cavalé	La Plante 2	Mas de Got	Baraval	Pech Crabit	Itardies	Lebratières 14
<i>Tarnomys quercinus</i>	●							
<i>Suevosciurus ehingensis</i>						cf.	●	
<i>Theridomys margaritae</i>			●			cf.	cf.	
<i>Theridomys cf. ludensis</i>								●
<i>Blainvillimys langei</i>	●							
<i>Blainvillimys gregarius</i>		●	●	●	●			
<i>Blainvillimys gemellus</i>					●			
<i>Blainvillimys helmeri</i>						●	●	
<i>Blainvillimys avus</i>								●
<i>Protechimys lebratierensis</i>								●
<i>Sciurromys cayluxi</i>		●	●	●				
<i>Issiodoromys medius</i>		●	●	●	●	●	●	
<i>Issiodoromys sp.</i>	●							
<i>Issiodoromys minor 1</i>								●
<i>Pseudoltinomys gaillardi</i>	●							
<i>Pseudoltinomys major</i>		●	●	●	●	●	●	
<i>Gliravus tenuis</i>		●	●			●	●	
<i>Butseloglis micio</i>	●		●	●	●*		●	
<i>Bransatoglis ? planus</i>	●							
<i>Bransatoglis misonnei</i>						●	●	
<i>Glirudinus antiquus</i>							●	
<i>Glamys priscus</i>			●	●	●	●	●	
<i>Palaeosciurus goti</i>	●	●	●	●		●		
?cf. <i>Heteroxerus</i>					●			
<i>Atavocricetodon aff. nanus/nanoides</i>		●			●			
<i>Atavocricetodon ? atavus/atavoides</i>	●		●	●	●	●	●	●
<i>Pseudocricetodon montalbanensis</i>						●	●	
<i>Melissiodon sp.</i>								●
<i>Paracricetodon sp.</i>								●
<i>Eomys antiquus</i>						●	●	
<i>Sciurodon cf. cadurcensis</i>	●							
<i>Lophallomys atavus n. comb.</i>	●	●						
<i>Plesispermophilus angustidens</i>				●			●	
Nombre d'espèces	10	8	10	9	9	12	12	7

MP22 se place plutôt aux alentours de 32 Ma. Il ne s'agit ici que d'une estimation plausible.

DIVERSITÉ ET ÉVÉNEMENTS GLOBAUX  
À L'OLIGOCÈNE

La diversité des mammifères de Cavalé est de 35 espèces, soit sensiblement la même que celle de La Plante 2 ou du Mas de Got. La diversité de ses

rongeurs, comparée à celle des localités quercinoises de l'Oligocène inférieur, est un peu plus faible (8 au lieu de 9/10), mais les éléments manquants sont les tout petits et rares Gliridae, ceci pouvant s'expliquer par le fait qu'une seule campagne d'exploitation a été menée, tandis que l'abondance des autres rongeurs permet de documenter des espèces rares. La faible diversité de Lébratières 14, site

répertorié sur le Tableau 7 afin de documenter les stades évolutifs informatifs de Theridomyinae et Issiodoromyinae au niveau MP24, peut s'expliquer à la fois par une exploitation de courte durée mais aussi, peut-être encore plus par des conditions taphonomiques particulières.

Une analyse globale de la diversité des gisements quercinois les plus riches échelonnés de MP16 à MP28, permet de replacer Cavalé dans le contexte de l'évolution de la paléobiosphère mammalienne (Tableau 8). Tous les MP ne sont pas richement documentés, et certaines localités richement fossilifères sont taphonomiquement biaisées, et ne sont pas prises en compte ici, telles Itardies (MP23), Lebratières 14 (MP24) ou Belgarric 1 d'un niveau intermédiaire entre MP24 et MP25 (Legendre 1995; Vianey-Liaud *et al.* 1995). Les études réalisées par Legendre (1987) ou Escarguel & Legendre (2005) sur les communautés mammaliennes et leur diversité, ou seulement sur les rongeurs (Vianey-Liaud 1991) avaient mis en évidence des baisses de diversité liées à plusieurs événements externes successifs. Il s'agit du refroidissement climatique de la fin de l'Eocène avec ses répercussions en terme d'ouverture des milieux, de climat plutôt froid et aride à l'Oligocène inférieur (Rupélien), comme l'attestait aussi l'évolution des flores (par exemple Cavagnetto & Anadon 1995), en même temps que s'installaient les immigrants de la Grande Coupure. Une hausse de température et d'humidité est enregistrée classiquement par les flores au cours du Chattien (Gorin 1975; Schuler 1988; De Man & Van Simayes 2004). Cependant, une fluctuation aride, correspondant à un climat tropical à saisons alternées, est décelée à la fois dans la sédimentation des séries du début du Chattien riches en gypse, voire en soufre (par exemple Nury 1987; Rousset *et al.* 1996), tout comme dans les tendances évolutives des rongeurs récoltés dans les mêmes séries, se traduisant par un accroissement plus important de l'hypsodontie, et de la téniodontie (par exemple Vianey-Liaud *et al.* 1995; Vianey-Liaud 1998), après le niveau MP25 et en MP26. Van Simayes & Vandenberghe (2006) relatent un épisode de glaciation Oligocène, ayant duré 0,5 Ma, aux alentours de 27,5/27 millions d'années et responsable de la régression provoquant la discordance entre les Rupélien et Chattien strato-

TABLEAU 8. — Diversité spécifique des mammifères de quelques riches gisements karstiques de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur du Quercy. Abréviation : **NR**, niveau-repère.

Localités	Nombre d'espèces	NR
Le Bretou	60	MP16
Perrière	52	MP17
Sainte-Néboule	33	MP18
Escamps	52	MP19
Aubrelong 1	30	MP21
La Plante 2	32	MP22
Mas de Got	36	MP22
Cavalé	35	MP22
Pech Crabit	48	MP23
Garouillas	59	MP25
Rigal-Jouet	36	MP25/26
Mas de Pauffié	29	MP26
Pech Desse	51	MP28a
Pech du Fraysse	54	MP28b

typiques. La question de la corrélation entre l'une ou l'autre des baisses de la diversité mammalienne enregistrées (d'abord au niveau de MP24, et plus encore entre MP25 et MP26) et cet épisode glaciaire demeure posée. D'autant plus qu'à ce court épisode glaciaire succède une rapide et forte augmentation des températures, enregistrée par les foraminifères, et dont le début est estimé autour de 26,7 Ma (De Man & Van Simayes 2004).

On peut replacer ces épisodes au sein de l'évolution de la diversité mammalienne depuis l'Eocène supérieur (Tableau 8). La riche faune bartonienne du Bretou (MP16), témoigne d'environnements chauds, humides et forestiers. Une légère baisse de diversité est enregistrée ensuite (MP17, MP19) avec une plus forte chute au niveau de Ste Néboule (MP18). Il est possible cependant qu'un biais taphonomique affecte ce site, car aucun artiodactyle Cainotheriidae n'y est recensé, alors que cette famille est commune dans tous les autres gisements de l'Eocène supérieur du Quercy, et la diversité des rongeurs est limitée à quatre espèces de taille relativement grande. Les faunes du début de l'Oligocène (MP21 et 22) sont peu diversifiées malgré le nombre important de localités fossilifères connues de ce niveau (entre 30 et 36 espèces de mammifères). Cavalé s'inscrit bien dans ce contexte. La diversité augmente un peu avec Pech Crabit en MP23, l'augmentation se poursuivant à Garouillas (MP25) avec une diversité

quasiment aussi forte que celle de MP17. Mas de Pauffié (MP26) témoigne d'un retour à des conditions peu favorables à la diversité mammalienne. La communauté mammalienne de Rigal-Jouet (entre MP25 et MP26; Vianey-Liaud *et al.* 1995) présente une structure reliée à un environnement plus sec que celui de Garouillas (Legendre 1995). Ainsi, sa relativement faible diversité mammalienne annoncerait le « pic d'aridité » marqué dans la faible diversité en MP26. Les environnements fermés, chauds et humides, enregistrés dès 26,7 Ma par les foraminifères (De Man & Van Simayes 2004) et normalement corrélés à l'accroissement important de la diversité mammalienne, ne seraient lisibles dans les faunes quercinoises qu'à la fin de l'Oligocène (MP28), le niveau MP 27 n'y étant pas représenté.

#### ÉVOLUTION MORPHO-FONCTIONNELLE ET ENVIRONNEMENT

Les phases d'aridification documentées au cours de l'Éocène supérieur pour la première, puis pendant tout l'Oligocène inférieur (Rupélien), et enfin à la base de l'Oligocène supérieur (transition Rupélien-Chattien?) ont vraisemblablement constitué les contraintes majeures de l'évolution du complexe masticateur des Theridomyidae. Dans ce travail, on a pu quantifier des modifications morphologiques dentaires dans la lignée des *Blainvillimys* mises en relation avec une évolution fonctionnelle. Elles sont interprétées comme une adaptation à une nourriture abrasive. Ces tendances évolutives ne sont pas limitées à l'intervalle d'environ 2,5 millions d'années de la lignée *B. langei-B. helmeri* (MP21-23) car elles sont encore plus nettes chez les descendants éventuels *B. avus* et *B. blainvillei* (MP24-25). Ces changements morphologiques et fonctionnels sont en effet encore plus marqués dans d'autres genres de Theridomyidae hypsodontes comme *Issiodoromys* (Vianey-Liaud 1976; Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987), *Toeniodus*, *Protechimys*, *Archeomys* (voir par exemple Vianey-Liaud 1979, 1998; Mödden & Vianey-Liaud 1997). Chez les Archaeomyini le sinuside peut même atteindre le bord labial des molaires inférieures, tandis que les synclinides III et IV sont complètement réduits (Mödden & Vianey-Liaud

1997). Ces modifications sont toujours liées à une hypsodontie de plus en plus forte. Il s'agit donc d'un parallélisme répandu, lié à l'adaptation à une nourriture plus abrasive. En effet, plus les espèces de ces genres sont hypsodontes, plus leur dessin dentaire est simplifié, plus l'inégalité des bandes d'émail est marquée, plus elles forment des lignes courbes, de sorte que la pression sur les bandes d'émail épaisses soit plus forte et plus continue pendant l'occlusion. Ainsi, l'adaptation à une nourriture plus abrasive, plus abondante au cours de l'Oligocène en raison de l'aridification du climat et de l'ouverture des milieux, ne s'exprime pas uniquement par une augmentation de l'hypsodontie, mais aussi par des modifications importantes de l'ensemble de la morphologie dentaire.

#### Remerciements

Nos remerciements s'adressent d'abord à M. Cubaynes, découvreur du site, et à Thierry Péliissié, qui par son implication dans la prospection, la protection et la valorisation des sites des phosphatières du Quercy, a assuré la continuité de l'exploitation scientifique de ces gisements exceptionnels. T. Péliissié est en particulier à l'origine de la connaissance de nouveaux sites quercinois et son support logistique et karstologique (et celui de son association « Les Phosphatières du Quercy ») sur le terrain est plus que précieux. Ils vont aussi à Bernard Marandat, dont les compétences en matière de connaissances pratique et bibliographique des faunes tertiaires mammaliennes en général et quercinoises en particulier, comme en gestion des collections, nous sont extrêmement précieuses.

Un grand merci personnel (MV-L) à Laurent Marivaux et Rodolphe Tabuce, ainsi qu'aux étudiants (Thierry, Nicolas, Julien...) et doctorants du moment (Vincent Lazzari, Lionel Hautier, Helder Gomes Rodrigues) qui ont su m'aider à trier l'essentiel de l'accessoire, en recentrant mes activités sur les rongeurs fossiles. Enfin, grand merci à nos rapporteurs qui ont permis de rendre plus rigoureuse la forme de ce travail.

Publication n° ISE-M-2009-134, UMR 5554, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier

## RÉFÉRENCES

- AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds) 1997. — Actes du Congrès BiochroM'97 Montpellier 14-17 avril, Montpellier. *Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier* 21: 1-818.
- BAKER R. 1987. — *GLIM 3.77 Reference Manual 2*. Numerical Algorithms Group, Oxford 1987.
- BAHLO E. 1975. — Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey (Rheinhessen, Westdeutschland). *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung* 71: 1-182.
- BRUNET M. & VIANEY-LIAUD M. 1987. — Mammalian Reference levels MP 21-30, in International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene-Mainz. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A*, 10: 30-31.
- BUTLER P. 1961. — Relationships between upper and lower molar patterns. Colloquium on the Evolution of Mammals. *Koninklijke Vlaamse Akademie van Wetenschappen, Letteren en Schoone Kunsten van België, Brussels*. Part I: 117-126.
- BUTLER P. 1980. — Functional aspects of the evolution of rodent molars. *Paleovertebrata*, Mémoire jubilaire de R. Lavocat: 249-262.
- CAVAGNETTO C. & ANADON 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: 281-305.
- CHARLES C., JAEGER J.-J., MICHAUX J. & VIRIOT L. 2006. — Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften* 94: 71-75.
- DEHM R. 1950. — Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie und Paläontologie Stuttgart*, Abh. 91B: 321-428.
- DE MAN E. & VAN SIMAYES S. 2004. — Late Oligocene Warming Event in the southern North Sea Basin: benthic foraminifera as paleotemperature proxies. *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw* 83: 227-239.
- DIENEMANN A. 1987. — Die Gattungen *Eucrietodon* and *Pseudocricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 165: 1-158.
- ESCARGUEL G. 1997. — Implications phylétiques et applications biochronologiques de l'analyse mandibulaire. Étude de cas pour différents ordres: marsupiaux, insectivores, rongeurs, périssodactyles. Actes du Congrès BiochroM'97 Montpellier 14-17 avril, *Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier* 21: 83-96.
- FLYNN L. J. & JACOBS L. L. 2007. — Aplodontioidea, in JANIS C. M., GUNNEL G. F. & UHEN M. D. (eds), *Evolution of Tertiary Mammals of North America* vol. 2. Cambridge University Press: 377-390.
- FREUDENBERG H. 1941. — Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. *Palaeontographica* XCIII, A92: 99-164.
- FREUDENTHAL M. 1988. — Redescription of *Eucrietodon atavus* (Misonne, 1957) from Hoogbutsel (Belgium). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, Sciences de la Terre, 58: 199-207.
- FREUDENTHAL M. 1996. — The Early Oligocene rodent fauna of Olalla 4A (Teruel, Spain). *Scripta Geologica* 112: 1-67.
- GÈZE B. 1938. — Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bulletin de la Société géologique de France* 8: 123-146.
- GORIN G. 1975. — Étude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne (Massif Central). *Bulletin du Bureau de Recherches géologiques et minières* 2: 147-181.
- GRADSTEIN F., OGG J. & SMITH A. (eds) 2004. — *A Geological Timescale*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, 589 p.
- HAUTIER L., MICHAUX J., MARIVAUX L. & VIANEY-LIAUD M. 2008. — The evolution of the zygomaseteric construction in Rodentia, as revealed by a geometric morphometric analysis of the mandible of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 807-821.
- HOPKINS S. S. B. 2004. — Phylogeny and biogeography of the genus *Ansomys* Qin, 1987 (Mammalia: Rodentia: Aplodontidae), and description of a new species from the Barstovian (mid Miocene of Montana). *Journal of vertebrate paleontology* 78: 731-740.
- HOPKINS S. S. B. 2008. — Phylogeny and evolutionary history of the Aplodontioidea (Mammalia: Rodentia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 769-838.
- JAEGER J. J. & HARTENBERGER J.-L. 1975. — Pour l'utilisation systématique de niveaux-repères en biochronologie mammalienne. *3<sup>e</sup> Réunion annuelle des Sciences de la Terre, Montpellier* (avril 1975): 201.
- KORTH W. W. 1989. — Aplodontid rodents (Mammalia) from the Oligocene (Orellan and Whitneyan) Brule Formation, Nebraska. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 400-414.
- LAUDET F. 2000. — *Caractérisation taphonomique des gisements oligocènes karstiques à petits vertébrés fossiles des phosphorites du Quercy (SW France)*. Thèse de l'Université de Montpellier 2, Montpellier, France, 285 p., n° 00 MON2 0086.
- LAZZARI V., CHARLES C., TAFFOREAU P., VIANEY-LIAUD M., AGUILAR J. P., JAEGER J.-J., MICHAUX J. & VIRIOT L. 2008a. — Mozaic convergence of rodent dentitions. *PLoS One* 3 (10) e3607: 1-13.
- LAZZARI V., TAFFOREAU P., AGUILAR J. P. & MICHAUX J.

- 2008b. — Topographic maps applied to comparative molar morphology: the case of murine and cricetine dental plans (Rodentia, Muroidea). *Paleobiology* 34: 50-77.
- LEGENDRE S. 1987. — Concordance entre paléontologie continentale et les événements paléocéanographiques: exemple des faunes de mammifères du Quercy. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 304 (III) 2: 45-50.
- LEGENDRE S. 1995. — Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène MP25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn et Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés: 14-Paléocéologie. *Palaeontographica*, Stuttgart A, 236 (1-6): 327-343.
- LEGENDRE S., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., MARANDAT B., RÉMY J. A., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. 1991. — Évolution de la diversité des faunes de mammifères d'Europe Occidentale au Paléogène. *Bulletin de la Société géologique de France* 162 (5): 867-874.
- LEGENDRE S., SIGÉ B., ASTRUC J.-G., BONIS L. DE, CROCHET J.-Y., DENYS C., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LÉVÉQUE F., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., RÉMY J.-A., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. 1997. — Les Phosphorites du Quercy: 30 ans de recherches, bilan et perspectives, in RACHEBEUF P. R. & GAYET M. (eds), Actualités paléontologiques en l'honneur de C. Babin. *Geobios*, Mémoire spécial 20: 331-345.
- MAÎTRE É. 2008. — *Les chiroptères paléokarstiques d'Europe occidentale, de l'Éocène moyen à l'Oligocène inférieur, d'après les nouveaux matériaux du Quercy (SW France): systématique, phylogénie, paléobiologie*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon, France n° 56: 1-396 (daté 2007, publié en 2008).
- MAÎTRE É., HUGUENY M., ASTRUC J. G., CROCHET J.-Y., ESCARGUEL G., GODINOT M., LEGENDRE S., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., RÉMY J., SIMON-COINÇON R., SUDRE J., VALETTE P. & SIGÉ B. 2006. — Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy. *Strata*, série 1, 13: 113-127.
- MAÎTRE É., SIGÉ B. & ESCARGUEL G. 2008. — A new family of bats in the Paleogene of Europe: systematics and implications for the origin of emballonurids and rhinolophoids. *Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 250: 119-216.
- MARIVAUX L., VIANEY-LIAUD M. & JAEGER J.-J. 2004. — High Level Phylogeny of early Tertiary Rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 105-134.
- MERCERON G., BLONDEL C., BRUNET M., SEN S., SOLOUNIAS N., VIRIOT L. & HEINTZ E. 2004. — The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental Microwear in artiodactyls: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 143-163.
- MICHAUX J., HAUTIER L., SIMONIN T. & VIANEY-LIAUD M. 2008. — Phylogeny, adaptation, and mandible shape in Sciuridae (Rodentia, Mammalia). *Mammalia* 72: 286-296.
- MÖDDEN C. 1993. — Revision der Archaeomyini Schlo-ser (Rodentia, Mammalia) des europäischen Oberoligozän. *Mémoires suisses de Paléontologie* 115: 1-83.
- MÖDDEN C. & VIANEY-LIAUD M. 1997. — The Upper Oligocene tribe Archaeomyini (Theridomyidae, Rodentia, Mammalia): systematics and biostratigraphy, in AGUILAR J. P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), BIOCHROM, Montpellier, Avril 1997, puB. *Mémoires de l'École pratique des Hautes Études*, Montpellier 21: 361-374.
- NURY D. 1987. — *L'Oligocène de Provence méridionale; stratigraphie, dynamique sédimentaire, reconstitutions paléogéographiques*. Thèse de Doctorat d'État, Université de Provence, Marseille, France, 348 p.
- OGG J. G., OGG G. & GRADSTEIN F. M. 2008. — *The Concise Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, 150 p.
- PELAEZ-CAMPOMANES P. 1995. — Valdecollares: a rodent fauna from the lower Oligocene of the Loranca Basin (Cuenca, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 98: 265-289.
- PÉLISSIER T. & SIGÉ B. 2006. — 30 millions d'années de biodiversité dynamique dans le paléokarst du Quercy. Coord. Journées Bernard Gèze, Lalbenque-Limogne 2005. *Strata*, série 1, 13: 5-7.
- PICOT L., BECKER D., CAVIN L., PIRKENSER C., LAPAIRE F., RAUBER G., HOCHULI P. A., SPEZZAFERRI S. & BERGER J.-P. 2008. — Sédimentologie et paléontologie des paléoenvironnements côtiers rupéliens de la molasse marine rhénane dans le Jura suisse. *Swiss Journal of Geosciences* 101: 483-513.
- QIU Z. 1987. — The aragonian vertebrate fauna of Xiaoaowan Jiangsu-7. Aplodontidae (Rodentia, Mammalia). *Vertebrata Palasiatica* 10: 283-296.
- REICHENBACHER B. 2000. — Das brackisch-lakustrine Oligozän und Unter-Miozän im Mainzer Becken und Hanauer Becken: Fischfaunen, Paläoökologie, Biostratigraphie, Paläogeographie. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 222: 1-143.
- RÉMY J.-A., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., SUDRE J., BONIS L. DE, VIANEY-LIAUD M., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LANGE-BADRÉ B. & COMTE B. 1987. — Biochronologie des phosphorites du Quercy: mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10: 169-188.
- RENSBERGER J. M. 1973. — An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology* 47: 515-528.
- RENSBERGER J. M. 1975. — Function in the cheek tooth evolution of some hypsodont geomyoid rodents. *Journal of Paleontology* 49: 10-22.
- RENSBERGER J. M. 1983. — Successions of meniscomyine and allomyine rodents (Aplodontidae) in the Oligo-Miocene John Day Formation. *University of California Publications in Geological Sciences* 124: 1-157.
- RENSBERGER J. M. & LI C. K. 1986. — A new prosciurine

- rodent from Shantung Provinc, China. *Journal of Paleontology* 60 (3): 763-771.
- ROUSSET C., JACQ V. A. & MAGNAN N. 1996. — Reconstitution des conditions paléoenvironnementales du dépôt du sougre oligocène des Camoins à Marseille (Bouches du Rhône, France) ; rôle des bactéries dans la constitution et dans l'évolution des sédiments d'une lagune continentale aux eaux sulfatées. *Bulletin de la Société géologique de France* 167 (3) : 375-388.
- SCHLOSSER M. 1884. — Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. *Palaeontographica* 31: 21-161.
- SCHMIDT-KITTLER N. 1984. — Pattern analysis of occlusal surfaces in hypsodont herbivores and its bearing on morphofunctional studies. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*: 453-480.
- SCHMIDT-KITTLER N. 1987. — European reference levels and correlation tables, in International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene-Mainz, February 18th-21st 1987. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Geologie und Paläontologie* 10: 13-19.
- SCHMIDT-KITTLER N. & VIANEY-LIAUD M. 1979. — Évolution des Aplodontidae oligocènes européens. *Palaeovertebrata*, Montpellier 9: 33-82.
- 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* B, 90: 281-306.
- SCHMIDT-KITTLER N., VIANEY-LIAUD M., COMTE B. & MÖDDEN C. 1997. — Biostratigraphic relevance of the rodent genus *Issiodoromys* in the European Oligocene, in AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), *Actes du Congrès BiochroM'97 Montpellier 14-17 avril*, Montpellier 21 : 375-396.
- SCHULER M. 1988. — *Environnements et paléoclimats Paléogènes: palynologie et biostratigraphie de l'Éocène et de l'Oligocène inférieur dans les fossés rhénan, rhodanien et de Bresse*. Thèse de Doctorat, Université Louis Pasteur, France: 500 p. (non publiée).
- SIGÉ B., HUGUENY M., CROCHET J.-Y., LEGENDRE S., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., SIMON-COINÇON R. 1998. — Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur de l'Oligocène inférieur (MP 22) des Phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des emplacements karstiques. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 134: 85-90.
- STEHLIN H. G. & S. SCHAUB 1951. — Die Trigondontie der simplicidentaten Nager. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen* 67:1-385.
- VAN SIMAYES S. & VANDENBERGHE N. 2006. — Rupelian. *Geologica Belgica*. 9/1-2: 95-101.
- VIANEY-LIAUD M. 1972. — L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 98: 295-372.
- VIANEY-LIAUD M. 1974. — Les rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. *Palaeovertebrata*, Montpellier 6: 197-241.
- VIANEY-LIAUD M. 1974. — *Palaeosciurus goti* nov. sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridae en Europe. *Annales de Paléontologie*, Paris, 60: 103-122.
- VIANEY-LIAUD M. 1976. — Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Éocène supérieur à l'Oligocène inférieur en Europe Occidentale. *Palaeovertebrata*, Montpellier 7 (1-2): 1-115.
- VIANEY-LIAUD M. 1979. — Évolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. *Palaeontographica* 166: 136-236.
- VIANEY-LIAUD M. 1989. — Parallélisme chez les Theridomyinae (Rodentia) de l'Oligocène: étude de deux nouvelles espèces des genres *Theridomys* et *Blainvillimys*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 178 (2): 203-241.
- VIANEY-LIAUD M. 1991. — Les rongeurs de l'Éocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 85: 15-28.
- VIANEY-LIAUD M. 1994. — La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Éocène supérieur en Europe Occidentale, et sa descendance Oligocène. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 26:117-160.
- 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. & MARANDAT B. 1999. — Les phosphatères du Quercy: un immense intérêt paléontologique. *Spelunca* 73: 30-36.
- VIANEY-LIAUD M. & SCHMIDT-KITTLER N. 1987. — Biostratigraphie de l'Oligocène d'Europe: importance des lignées guides de rongeurs Theridomyidae, et particulièrement des Issiodoromyinae. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* (A)10: 211-216.
- VIANEY-LIAUD M., COMTE B. & LÉVÉQUE 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*, Stuttgart A236: 257-326.
- WANG B. 1987. — Discovery of Aplodontidae (Rodentia, Mammalia) from Middle Oligocene of Nei Mongol, China. *Vertebrata Palasiatica* 25: 32-45.
- WANG B. & HEISSIG K. 1984. — *Ephemeromys* n. gen., a primitive prosciurine rodent from the Oligocene of Southern Germany. *Mitteilungen des Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 24: 105-119.

Submitted on 4 February 2009;  
accepted on 5 October 2009.