

NOUVELLE QUANTIFICATION DE L'HYPSONDONTIE  
CHEZ LES THERIDOMYIDAE :  
L'EXEMPLE DE *THERIDOMYS LUDENSIS* NOV. SP.

par

Monique VIANEY-LIAUD\*

SOMMAIRE

	Pages
Résumé, Abstract .....	160
Introduction .....	160
I. Hypsodontie .....	161
II. Systématique .....	166
Conclusion .....	172
Bibliographie .....	172

\* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Institut des Sciences de l'Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E.-Bataillon, 34060 MONTPELLIER Cédex.

Mots-clés : THERIDOMYIDAE, PARALLÉLISME, HYPSONDONTIE, PARAMÈTRE, OLIGOCÈNE.

## RÉSUMÉ

Un nouveau cas de parallélisme dans la morphologie dentaire chez les Theridomyidae est illustré par la description d'une nouvelle espèce : *Theridomys ludensis*, du niveau biochronologique d'Antoingt (Oligocène moyen). Compte tenu de l'existence de ce phénomène de parallélisme, l'utilisation de critères qualitatifs et quantitatifs nombreux est indispensable pour caractériser les différents stades des différentes lignées évolutives. Ainsi, un nouveau paramètre simple permettant d'estimer l'hypsodontie chez les rongeurs moyennement hypsodontes est proposé ( $CHY = H+1/0,5 L$ ).

## ABSTRACT

A new example of parallelism in the dental pattern of the Theridomyidae is illustrated by the description of a new species : *Theridomys ludensis* from the standard level of Antoingt (middle Oligocene). Considering the occurrence of this parallelism phenomenon, the use of numerous qualitative and quantitative criteria is essential to characterize the different stages of the different evolutive lineages. Thus, a new simple parameter is proposed ( $CHY = H+1/0,5 L$ ) to estimate hypsodonty of the medium hypsodont Rodentia.

## INTRODUCTION

L'accroissement de l'hypsodontie est une tendance évolutive fréquente chez les rongeurs en général, et chez les Theridomyidae en particulier. Cette famille a connu un succès évolutif exceptionnel au cours du Paléogène en Europe, et les grandes lignes de son histoire commencent à être bien connues. Cependant, sa diversité n'a certainement pas été totalement appréhendée, compte tenu de sa position dominante au sein des faunes de micro-mammifères sur l'ancienne presqu'île européenne. En effet, la prospection systématique entreprise depuis une vingtaine d'années sur les gisements paléogènes européens, leur exploitation intensive, permettent de trouver des espèces « rares », jusque-là inconnues.

Le présent article se propose de décrire l'une d'elles : *Theridomys ludensis* nov. sp., provenant de plusieurs nouveaux gisements de l'Oligocène moyen du Quercy, et qui présente deux particularités :

- un plan dentaire très proche de celui du Theridomyinae faiblement hypsodonte, *Theridomys aquatilis*,
- un os mandibulaire très spécialisé.

Cette « identité » dentaire est une manifestation du phénomène de parallélisme mis en évidence chez les Theridomyidae par Thaler (1966) et largement argumenté depuis. Pour éviter ce « piège » du parallélisme, et la confusion des lignées évolutives, la prise en compte de critères qualitatifs nombreux et surtout de critères quantitatifs solides est indispensable. Dans ce but, pour compléter l'éventail des paramètres existants, un nouveau paramètre, simple, est proposé pour estimer l'hypsodontie chez les formes moyennement hypsodontes.

## I. HYPSONDONTIE

L'acquisition de l'hypsodontie s'est faite progressivement chez plusieurs lignées de rongeurs en général, et de Theridomyidae en particulier. Chez la plupart des Theridomyidae, il s'agit d'une hypsodontie « dissymétrique ». Les bords opposés de la couronne (labial/lingual pour les dents supérieures surtout, et dans une bien moindre mesure antérieur/postérieur pour les dents inférieures) montrent une croissance différentielle. Ceci provoque une courbure de la couronne, notamment des prémolaires et molaires supérieures.

L'essai de quantification de l'hypsodontie des Theridomyidae, dans le but de comparer et séparer les différents stades de son acquisition dans les diverses lignées, tenté à plusieurs reprises, s'est heurté à une difficulté majeure et prévisible: la variation importante de la hauteur de la couronne et du schéma dentaire en fonction de l'usure.

Le taux d'hypsodontie est généralement défini par le rapport Hauteur/Longueur (par ex. Vianey-Liaud, 1972; Hartenberger et Thaler, 1963). La longueur est utilisée comme diviseur pour minimiser le facteur augmentation de taille lorsqu'on compare des populations de niveaux chronologiques différents. En effet, la longueur est une dimension qui présente une variabilité normale au sens de Simpson *et al.* (1960). Le coefficient de variation (coefficient de Pearson) de cette dimension, calculé pour six espèces de Theridomyidae à titre d'exemple (Tableau 1) est compris entre 5 et 7. Ainsi, elle peut être

Espèce	Localité	Catégorie dentaire	Longueur					
			n	min	max	moy ± sm	σ	v
<i>Theridomys aquatilis</i>	Ronzon	M/1-2	33	1,80	2,39	2,14±0,02	0,1297	6,07
		M1-2/	14	1,97	2,26	2,14±0,03*	0,1002*	4,68*
	Hoogbutsel	M/1-2	141	1,61	2,27	1,98±0,01	0,1202	6,07
		M1-2/	128	1,72	2,24	1,92±0,01	0,0987	5,14
<i>Theridomys major</i>	Montalban	M/1-2	26	2,02	2,56	2,29±0,03	0,1048	6,14
		M1-2/	33	1,93	2,45	2,20±0,03	0,1469	6,67
<i>Blainvillimys langei</i>	Aubrelong 1	M/1-2	55	1,55	2,00	1,80±0,01	0,1078	5,98
		M1-2/	62	1,54	2,08	1,77±0,01	0,1116	6,32
<i>Blainvillimys gregarius</i>	Montalban	M/1-2	38	1,71	2,11	1,88±0,02	0,1007	5,35
		M1-2/	57	1,58	1,95	1,76±0,01	0,0888	5,03
	Mas de Got	M/1-2	125	1,44	2,02	1,78±0,01	0,1168	6,6

Tableau 1

Caractéristiques de la longueur (exprimée en millimètres) de plusieurs espèces de Theridomyidae oligocènes. \* Les données suivies d'une astérisque sont calculées à titre indicatif seulement, le nombre de spécimens mesurés étant trop faible.

considérée comme un « bon » paramètre d'estimation de la taille dentaire d'une espèce.

Il n'en est pas de même pour la largeur dont la valeur varie beaucoup avec l'usure au cours de la croissance de l'animal considéré. Il existe aussi une très forte corrélation négative entre hauteur et largeur (Fig. 1).

Ainsi hauteur et largeur varient beaucoup avec l'usure. Cette variation se répercute bien évidemment sur le coefficient H/L (Tableau 2). Or, pour pouvoir comparer statistiquement l'hypsodontie de deux populations, il est nécessaire qu'elles ne présentent pas une trop forte variabilité, sinon aucun test ne peut être valablement réalisé. Pour contourner cette difficulté, j'avais défini dans chaque population considérée cinq classes d'âge (0 = dents vierges; 1 = très peu usées; 2 = faiblement usées; 3 = moyennement usées; 4 = très usées), ces cinq stades étant visualisés par des dessins de la surface d'usure (Issiodoromyinae : Vianey-Liaud, 1976, pp. 82-83-84), ou bien par l'estimation de l'épaisseur d'émail par rapport à l'épaisseur de la dentine (Theridomyinae : Vianey-Liaud, 1972). La comparaison entre classes d'âge équivalentes a permis, en limitant la variabi-

Espèce	Localité	Catégorie dentaire	CHY = 1+H / 0,5 L						Pourcentage de stades usés (3-4)
			n	min	max	moy ± sm	σ	v	
<i>Theridomys aquatilis</i>	Ronzon	M/1-2	18	2,72	3,31	2,96±0,04*	0,1746*	5,89*	17%*
		M1-2/	11	3,27	3,92	3,49±0,06*	0,1868*	5,35*	45%*
	Hoogbutsel	M/1-2	135	2,47	3,75	3,11±0,02	0,2332	7,50	30%
		M1-2/	122	3,11	4,17	3,62±0,02	0,2185	6,04	25%
<i>Theridomys major</i>	Montalban	M/1-2	28	2,82	4,02	3,52±0,06	0,3131	8,90	25%
		M1-2/	30	3,39	4,75	4,15±0,06	0,3265	7,96	43%
<i>Blainvillimys lanzei</i>	Aubrelong 1	M/1-2	53	2,68	4,04	3,38±0,04	0,3079	9,11	19%
		M1-2/	55	3,20	4,49	3,87±0,04	0,2829	7,31	25%
<i>Blainvillimys gregarius</i>	Montalban	M/1-2	28	3,19	4,07	3,63±0,05	0,2728	7,50	64%
		M1-2/	52	3,58	5,25	4,32±0,05	0,3730	8,60	25%
	Mas de Got	M/1-2	125	2,79	4,61	3,65±0,04	0,3952	10,80	28%
		M1-2/	-	-	-	-	-	-	-
Espèce	Localité	Catégorie dentaire	H / L						Pourcentage de stades usés (3-4)
			n	min	max	moy ± sm	σ	v	
<i>Theridomys aquatilis</i>	Ronzon	M/1-2	21	0,50	1,01	0,72±0,03*	0,1264*	17,55*	17%*
		M1-2/	11	0,41	0,94	0,72±0,05*	0,1587*	22,04*	45%*
	Hoogbutsel	M/1-2	137	0,33	1,17	0,80±0,02	0,1879	23,59	30%
		M1-2/	125	0,34	1,40	0,94±0,02	0,2129	22,60	25%
<i>Theridomys major</i>	Montalban	M/1-2	28	0,52	1,24	0,93±0,04	0,2133	22,84	25%
		M1-2/	31	0,50	1,55	1,14±0,05	0,2893	25,45	43%
<i>Blainvillimys lanzei</i>	Aubrelong 1	M/1-2	53	0,37	1,37	0,90±0,03	0,2206	24,45	19%
		M1-2/	56	0,32	1,56	1,07±0,04	0,2988	28,00	25%
<i>Blainvillimys gregarius</i>	Montalban	M/1-2	32	0,57	1,30	0,99±0,03	0,1709	17,34	64%
		M1-2/	55	0,47	1,66	1,25±0,03	0,2432	19,46	25%
	Mas de Got	M/1-2	125	0,45	1,60	1,07±0,02	0,2682	15,88	28%
		M1-2/	<u>73</u>	<u>0,81</u>	<u>1,52</u>	<u>1,19±0,02</u>	0,1634	13,73	-

Tableau 2

Caractéristiques comparées des deux coefficients d'hypsodontie (CHY et H/L). \* Les données suivies d'une astérisque sont calculées à titre indicatif seulement, le nombre de spécimens mesurés étant trop faible. Pour les M1-2/ du Mas de Got, les nombres soulignés représentent les stades d'usure 2 seulement (in Vianey-Liaud 1972, p.352).

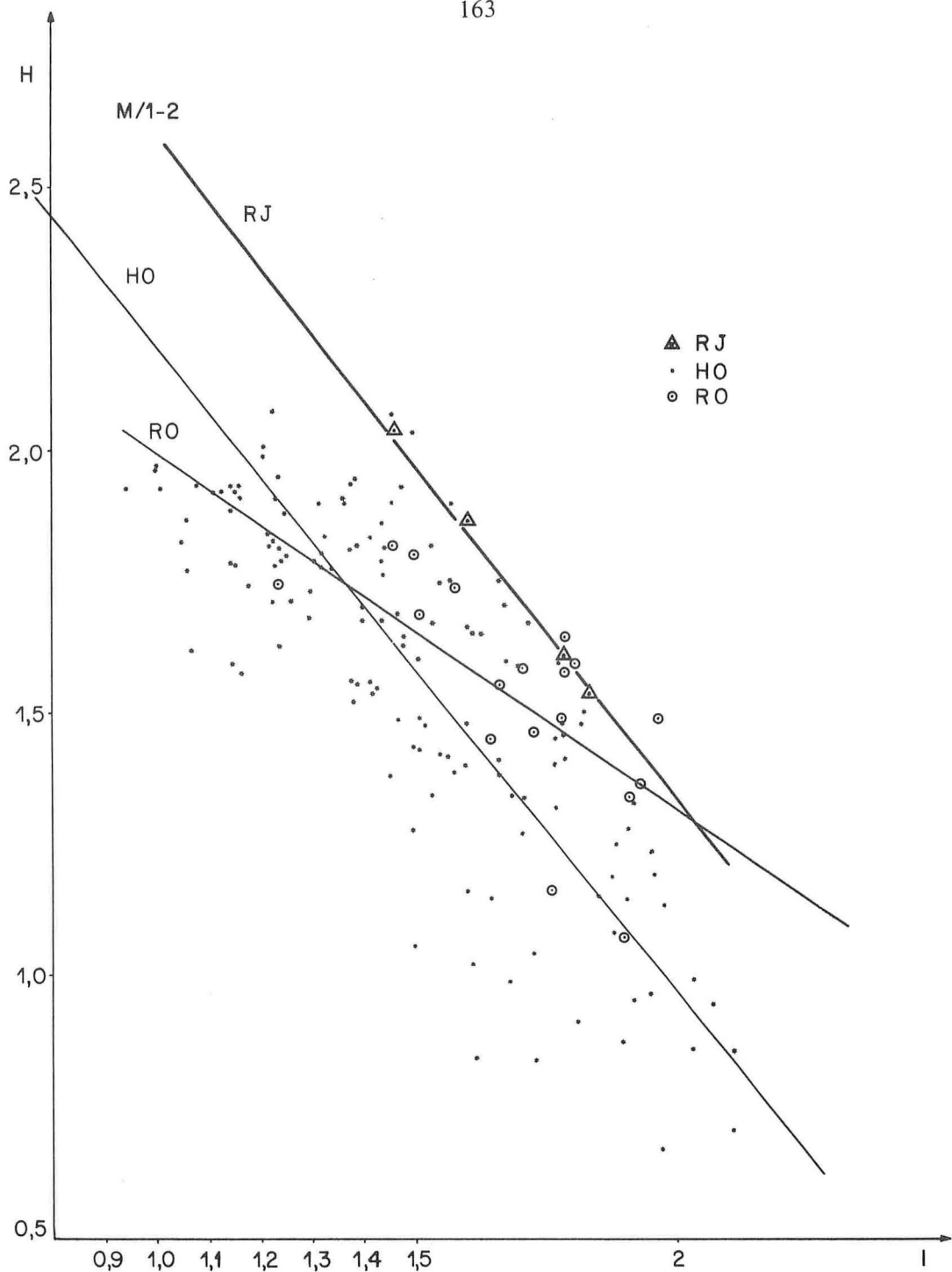


Figure 1. — Diagramme bidimensionnel (hauteur x largeur) des M/1-2 inférieures de trois espèces de *Theridomys*. Les droites tracées sont les droites de régression.

RO: *T. aquatilis*, Ronzon,  $Y = -0,69x + 2,70$ ,  $r = -0,65$ ;

HO: *T. aquatilis*, Hoogbutsel,  $y = -0,58x + 2,45$ ,  $r = -0,65$ ;

RJ: *T. ludensis*, Rigal-Jouet,  $y = -1,28x + 3,89$ ,  $r = -0,997$ .

lité, d'effectuer des tests statistiques, et d'obtenir des valeurs discriminantes pour chaque stade évolutif.

Cependant, ce système présente des inconvénients de deux ordres. D'abord, il limite les possibilités de comparaisons entre échantillons, les spécimens considérés étant moins nombreux du fait de la division en classes d'âge. Ensuite, et c'est plus grave, il introduit une certaine subjectivité du fait que la définition des classes d'âge peut varier d'un auteur à l'autre. Cette deuxième difficulté a été soulignée par N. Schmidt-Kittler (1984, p.466). Pour y échapper, il a proposé une nouvelle méthode d'analyse morphologique des surfaces occlusales, dont la morphologie est liée à l'usure, qui permet l'utilisation de l'ensemble des spécimens d'une population. Ce sont les caractéristiques de la variation elle-même qui sont alors considérées, matérialisées par divers paramètres, et enfin visualisées sur des courbes.

L'établissement de ces paramètres nécessite la mise en œuvre d'un processus d'analyse assez lourd (notamment dessin des surfaces occlusales de toutes les dents considérées, numérisation des dessins avant leur traitement mathématique) ainsi qu'un nombre minimum de spécimens. Cette méthode, généralisée, peut s'appliquer à divers groupes d'herbivores hypsodontes, et les résultats obtenus sont déjà nombreux (Schmidt-Kittler, 1984, 1986).

La population-type considérée dans ce travail est de faible effectif et la méthode Schmidt-Kittler ne peut lui être appliquée pour l'instant. Je me suis heurtée au problème de comparer l'hypsodontie d'un maximum de 6 dents par catégorie, à celle des espèces connues. Pour contourner les difficultés d'utilisation posées par le taux d'hypsodontie H/L et soulignées ci-dessus (p. 162), un nouveau coefficient a été déterminé. Il est applicable, pour l'instant, aux rongeurs moyennement hypsodontes, c'est-à-dire à ceux chez qui la hauteur de la couronne est inférieure ou égale à deux fois la longueur de la surface occlusale, et chez qui les racines sont bien développées. Il reste à le tester pour les formes plus hypsodontes. Il s'agit d'un paramètre simple, faisant intervenir les trois dimensions généralement mesurées (Hauteur, largeur, Longueur). Ce nouveau coefficient d'hypsodontie ( $CHY = H+1/0,5 L$ ), établi empiriquement, est né des quatre constatations suivantes :

- H et l varient avec l'usure
- H et l sont fortement corrélées et varient en sens inverse (Fig. 2)
- L varie très peu avec l'usure (Tableau 1)
- L est généralement indépendante de H (Vianey-Liaud, 1976).

Ce coefficient a été testé pour les molaires inférieures et supérieures ( $M \frac{1-2}{1-2}$ ) de six populations de Theridomyinae moyennement hypsodontes (Tableau 2). La variabilité de CHY est nettement moins forte que celle de H/L; elle entre dans le cadre d'une variabilité normale pour un rongeur fossile ou actuel. Dans ces conditions, il devient possible de comparer valablement l'hypsodontie de deux populations de dents fossiles sans avoir recours à la division en classes d'âge. La répartition des fréquences (Fig. 2) en fonction des figures d'usure montre cependant encore un classement : les dents les plus usées sont les moins hypsodontes. Même si la variation est resserrée sur CHY par rapport à H/L, ce qui permet l'utilisation des tests statistiques, l'effet de l'usure est toujours sensible. Par exemple, si, dans un échantillon donné, le nombre d'individus âgés est très important, il y aura déplacement de la moyenne vers des valeurs plus faibles de CHY. Il est donc nécessaire d'enrichir les résultats obtenus pour CHY par l'adjonction d'indications sur le nombre relatif d'individus âgés dans la population considérée. Il peut être estimé par le pourcentage de figures d'usure avancée, par exemple les stades 3-4 définis par Vianey-Liaud (1972). Un pourcentage élevé peut être le résultat de la conjonction de plusieurs phénomènes :

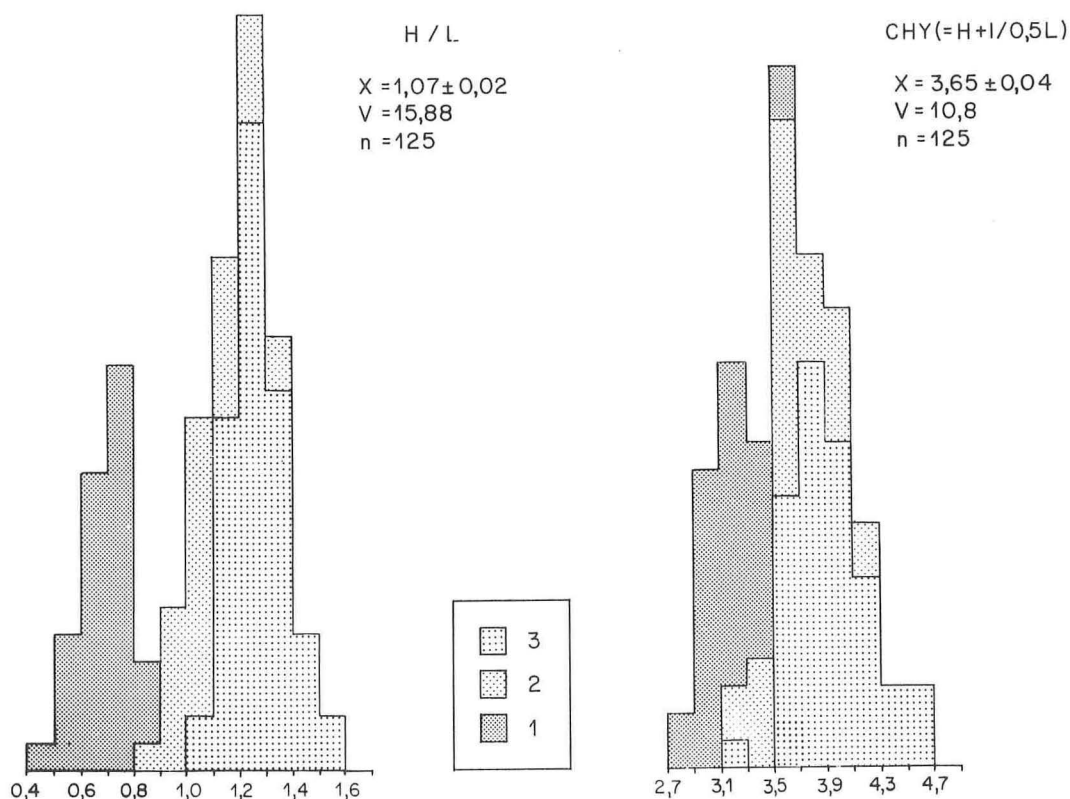


Figure 2. — Histogrammes comparés des fréquences des taux d'hypsodontie CHY et H/L des M/1-2 inférieures de *Blainvillimys gregarius* du Mas de Got. 1: dents très usées (= stades 3-4 de Vianey-Liaud 1972); 2: dents moyennement usées (= stade 2, Vianey-Liaud o.c.); 3: dents peu ou pas usées (= stades 0 — 1, Vianey-Liaud o.c.)

— un phénomène d'origine « taphonomique » : le gisement a piégé plus d'individus âgés que d'individus jeunes;

— un phénomène d'origine « évolutive » : les figures d'usure avancée sont plus abondantes chez les espèces les plus hypsodontes (Vianey-Liaud o.c., Schmidt-Kittler o.c.);

— un phénomène de sélection, involontaire, par l'observateur.

Sur le tableau 2, la plupart des échantillons (au nombre de spécimens supérieur à 25) montrent un pourcentage de dents très usées compris entre 19% et 30%. Deux échantillons montrent une fréquence plus forte de ce caractère, provenant des deux espèces de Montalban. En particulier, les M/1-2 inférieures de *Blainvillimys gregarius* comprenant 64% de figures âgées. Auquel des trois phénomènes cités ci-dessus attribuer cette fréquence élevée ? On constate pour quatre parmi les cinq populations où il est possible de le calculer que l'écart observé entre le CHY des M/1-2 inférieures et celui des M1-2/ supérieures est voisin de 0,50 (0,49 à 0,53). Or, pour le *B. gregarius* de Montalban, il est de 0,69. D'autres critères, tel la fréquence du synclinide I aux molaires inférieures, ou la taille, avaient montré que la population de *B. gregarius* de Montalban était plus évoluée que celle de *B. gregarius* du Mas de Got (Vianey-Liaud, 1972). Ceci était confirmé par l'hypsodontie plus forte des stades d'usure 1 et 2 des M1-2/ supérieures de Montalban.

Il semble donc que le CHY des M/1-2 inférieures de *B. gregarius* de Montalban est biaisé, et que ce biais est plutôt lié à la façon dont l'échantillon a été sélectionné pour étude qu'à des causes plus « naturelles » (taphonomie ou évolution).

L'étude d'un échantillon plus complet, en cours, devrait corriger ce biais.

Ce nouveau coefficient d'hypsodontie, CHY, n'est pas « le » coefficient unique qui permet de saisir toutes les facettes des effets de l'hypsodontie sur les dimensions et sur le dessin dentaires. Il est évident que les paramètres structuraux définis par Schmidt-Kittler (densité structurale et indentation par exemple) matérialisent plus précisément les effets conjugués de l'hypsodontie et de l'usure sur la morphologie dentaire. Il n'en demeure pas moins un critère simple, facilement utilisable, suffisamment discriminant pour séparer des stades évolutifs (Tableau 3), et complémentaire de ces paramètres structuraux.

Espèces, localités, catégories dentaires	F	t	signification
<i>Theridomys aquatilis</i> (Ronzon / Hoogbutsel) M/1-2 inf.	6,97	2,64	++ (1%)
M1-2/ sup.	3,65	1,91	{ - (5%) + (10%)
M/1-2 inf.	3,16	1,78	{ - (5%) + (10%)
<i>T. aquatilis</i> / <i>T. ludensis</i> (Ronzon / Rigal-Jouet)			
M1-2/ sup.	2,09	1,45	{ - (5%) + (15%)
<i>T. aquatilis</i> / <i>T. ludensis</i> (Hoogbutsel / Rigal-Jouet)			
M/1-2 inf.	0,008		---
M1-2/ sup.	1,05		--
<i>T. aquatilis</i> / <i>T. major</i> (Hoogbutsel / Montalban)			
M/1-2 inf.	63,18		+++ (1°/oo)
<i>Blainvillimys langei</i> / <i>B. gregarius</i> (Aubrelong 1 / Mas de Got)			
M/1-2 inf.	19,65	4,43	+++ (1°/oo)
M1-2/ sup.	49,90	7,06	+++ (1°/oo)

Tableau 3

Comparaison des moyennes du coefficient d'hypsodontie CHY de plusieurs espèces de Theridomyidae oligocènes par l'analyse de variance (F) et le test de Student (t). Les données utilisées sont celles du tableau 2.

## II. SYSTÉMATIQUE

Famille : THERIDOMYIDAE ALSTON, 1876

Sous-famille : THERIDOMYINAE ALSTON, 1876

### Genre *THERIDOMYS* JOURDAN, 1837

**Espèce-type** : *Theridomys lembronicus* BRAVARD sp., in Gervais 1848, pl. XL, VII, fig. 1-3, P4/-M3/ sup. sin.

**Diagnose** : cf. Lavocat 1951 : 74-75.

*Theridomys ludensis* nov. sp.

**Holotype** : RIG 900, hémi-mandibule droite, portant M/1-2-3.

**Age et localité-type** : niveau biochronologique d'Antoingt (Oligocène moyen); Rigal-Jouet 1 (Tarn et Garonne, Quercy).

**Population-type** : 1 D/4, 1 P/4, 4 M/1-2, 2 M/3, 6 D4/, 2 P4/, 5 M1-2/.

**Autres gisements** : Garouillas et Belgarric 1 (Tarn et Garonne, Quercy).

**Répartition stratigraphique** : niveaux d'Heimershein et Antoingt (Oligocène moyen).

**Diagnose :**

*Theridomys* dont les dents sont de morphologie, de taille et d'hypsodontie voisines de celles de *T. aquatilis*, mais épaisseur de l'émail moindre et synclinide I absent des molaires inférieures.

Branche horizontale du dentaire beaucoup moins élevée que celle de *T. aquatilis* (rapport entre la longueur de M/1+M/2 et la hauteur supérieur à 1,5, alors qu'il est voisin de 1 pour *T. aquatilis*).

**Description :**

## ► Denture (Fig. 3, 4, 5)

La taille des différentes catégories de dents, estimée par la longueur, est voisine de celle des dents de *T. aquatilis* de Ronzon (Tableau 4). La P/4 seule semble plus grande que celle de cette espèce. On ne peut cependant pas conclure de façon définitive dans ce cas car une seule P/4 est connue pour l'instant à Rigal-Jouet 1, et seulement 14 à Ronzon. Parmi les 57 P/4 de *T. aquatilis* de Hoggbutsel, aucune n'est aussi longue que RIG 901.

La morphologie dentaire de cette nouvelle espèce est globalement voisine de celle de *T. aquatilis*. Cependant l'émail de la couronne apparaît moins épais sur la surface occlusale (Fig. 3).

D/4- Le mésolophide, légèrement bifide, est court : il n'atteint pas le bord labial de la couronne.

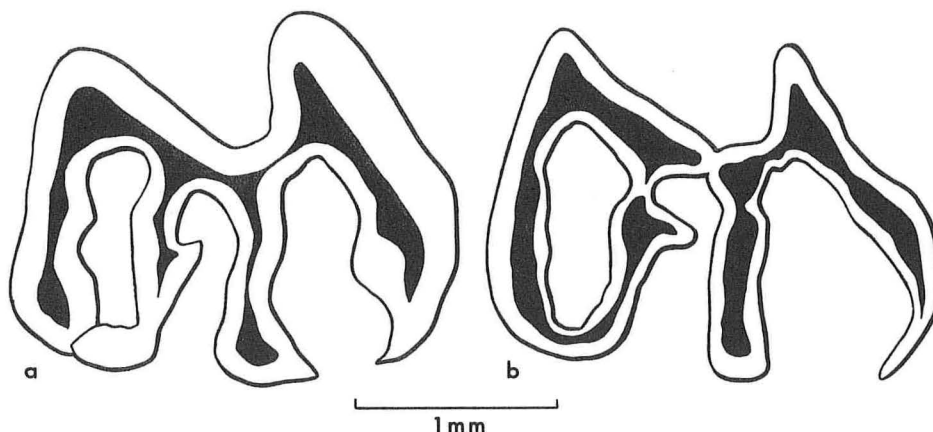


Figure 3. — Comparaison de l'épaisseur de l'émail :

a : M/2 inférieure d. de *Theridomys aquatilis* (Ronzon), RZN 182;

b : M/1-2 inférieure d. de *Theridomys ludensis* (Rigal-Jouet), RIG 903.

Catégorie dentaire	Longueur (L)					largeur (l)						
	n	min	max	moy ± sm	σ	v	n	min	max	moy ± sm	σ	v
D/4	1			2,79			1			1,53		
P/4	1			3,18			1			1,93		
M/1-2	4	2,18	2,24	2,20±0,01*	0,024*	1,09*	4	1,46	1,83	1,67±0,07*	0,149*	8,9*
M/3	2	1,83	1,95				2	1,41	1,51			
D4/	6	2,52	2,88	2,67±0,05*	0,124*	4,64*	6	0,94	1,52	1,19±0,07*	0,177*	14,9*
P4/	2	2,09	2,41				2	1,77	2,50			
M1-2/	5	1,69	2,50	2,03±0,12*	0,271*	13,3*	5	1,38	2,03	1,73±0,11*	0,243*	14*

Catégorie dentaire	Hauteur (H)					CHY = 1+H / 0,5 L						
	n	min	max	moy ± sm	σ	v	n	min	max	moy ± sm	σ	v
D/4	1			1,09			1			1,88		
P/4	1			1,65			1			2,25		
M/1-2	4	1,53	2,04	1,76±0,10*	0,204*	11,6*	4	3,00	3,21	3,12±0,04*	0,081*	2,6*
M/3	2	1,25	1,67				2	2,83	3,37			
D4/	6	1,09	1,71	1,47±0,08*	0,205*	13,9*	6	1,87	2,07	1,99±0,04*	0,083*	3,4*
P4/	2	1,56	2,78				2	3,37	4,35			
M1-2/	4	1,87	2,41	2,05±0,11*	0,212*	10,3*	4	3,12	4,38	3,74±0,26*	0,5133*	13,7*

Tableau 4

Mensurations des dents de *Theridomys ludensis* de Rigal-Jouet 1. \* Les données marquées d'une astérisque sont calculées à titre indicatif seulement, le nombre de spécimens mesuré étant trop faible.

P/4- La seule P/4, usée, montre également un éperon oblique dirigé vers le centre du synclinide III.

M/1-2-3- On n'observe pas de synclinide I sur ces molaires. Les métaconide et entocoude sont bien renflés, peut-être plus que chez *T. aquatilis*, mais il est difficile de quantifier ce caractère. Le sinuside est peu profond et largement ouvert. Le mésolophide (anticlinide 3) est très affaibli à son extrémité labiale. Il peut porter (2 spécimens sur 4 des M/1-2) un éperon oblique dirigé vers le centre du synclinide III, comme sur la P/4.

D4/-P4/-M1-2/- La différence essentielle avec *T. aquatilis* réside, comme pour les dents inférieures dans un renflement apparemment plus fort des tubercules (ici paracône et métacône), et dans une relative minceur de l'émail.

Sur les P4/ observées, le synclinal IV est absent : ceci s'observe également fréquemment chez *T. aquatilis*.

► mandibule (Fig. 6)

Si la morphologie dentaire présente une certaine ressemblance avec celle de *Theridomys aquatilis*, la morphologie de la mandibule apparaît bien différente.

La branche horizontale est beaucoup moins élevée que celle des espèces *T. aquatilis*, *T. bonduelli* et *T. major* (Tableau 5, et Fig. 4, p. 304, in Vianey-Liaud, 1972). Le diastème

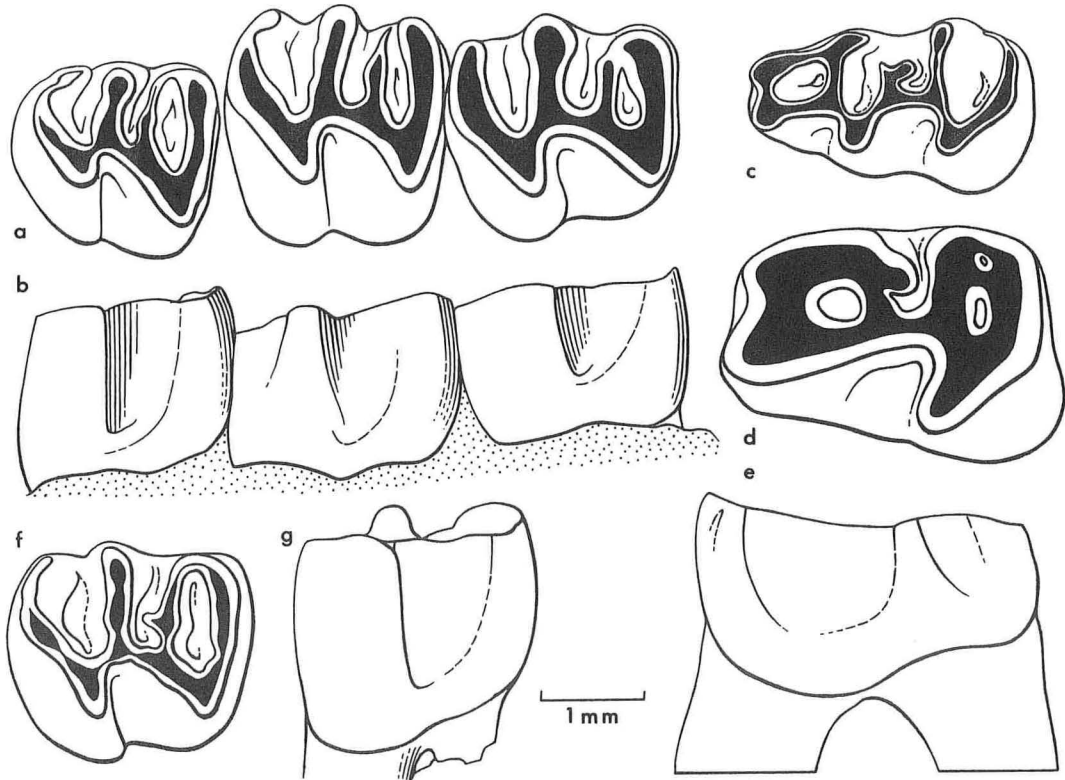


Figure 4. — Dents inférieures de *Theridomys ludensis* nov. sp., de Rigal-Jouet. a: M/1-M/3 d., vue occlusale, RIG 900, TYPE; b: *id.*, vue labiale; c: D/4 g., vue occlusale, RIG 901; d: P/4 g., vue occlusale, RIG 902; e: *id.*, vue labiale; f: M/1-2 d., vue occlusale, RIG 904; g: *id.*, vue labiale.

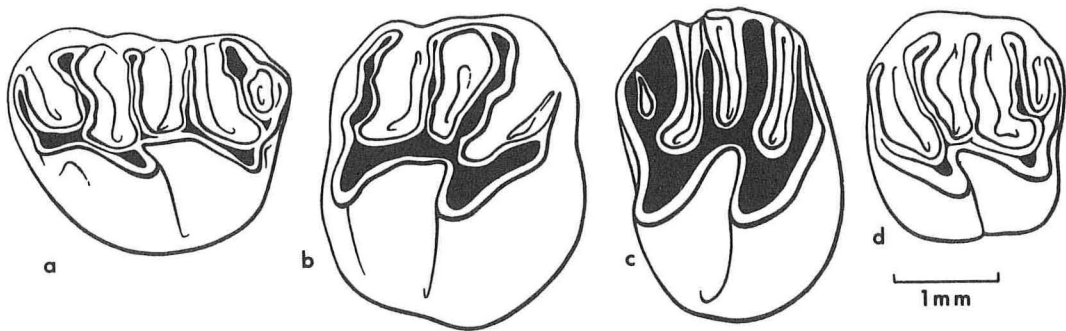


Figure 5. — Dents supérieures de *Theridomys ludensis* nov. sp., de Rigal-Jouet. a: D4/g., vue occlusale, RIG 910; b: P4/d., vue occlusale, RIG 911; c: M1-2/d., vue occlusale, RIG 913; d: M1-2/g., vue occlusale, RIG 914.

Dimensions mesurées	<i>Theridomys ludensis</i> RIG 900	<i>Theridomys aquatilis</i> RZN 188	<i>Theridomys aquatilis</i> RZN 164
L1	10,15	10,01	10,12
L2	4,33	4,75	4,35
L3	2,42	2,06	1,81
L4	1,64	1,80	1,56
L5	4,46	4,46	-
H1	4,37	6,94	6,48
H2	2,17	3,87	-
H3	4,70	7,22	-
H3/L5	1,05	1,62	-
H1/L5	0,98	1,56	-

Tableau 5

Les dimensions sont exprimées en millimètres. L1=longueur alvéolaire P/4-M/3; L2=longueur du diastème; L3=longueur du bord antérieur de l'alvéole de P/4 au bord postérieur du foramen mentonnier; L4=longueur du bord antérieur du tubercule massétérique au bord antérieur de l'alvéole de P/4; L5=longueur de M/1+M/2; H1=hauteur de la mandibule sous le bord antérieur de l'alvéole de P/4; H2=hauteur de la mandibule du bord alvéolaire au point le plus bas du tubercule massétérique; H3=hauteur du bord alvéolaire à la base de la mandibule, prise au même niveau que H2.

présente un profil nettement dissymétrique; après une courte pente forte descendant en avant de P/4, il se redresse doucement et régulièrement jusqu'à l'alvéole de l'incisive. La position du foramen mentonnier n'est pas à la verticale du point le plus bas de ce diastème, mais nettement plus en avant (Tableau 5, L3). L'incisive est nettement endommagée, cependant une vue antérieure montre que l'alvéole est comprimé latéralement. Le fragment d'incisive subsistant au fond de cet alvéole indique qu'elle devait être de petite taille, moitié moins large que celle de *T. aquatilis* ou *T. bonduelli* (fig. 6). La symphyse est fortement carénée, aussi bien à son bord supérieur qu'à son bord inférieur. Elle montre par ailleurs une nette concavité médiane (c. m., Fig. 6). L'incisive est vraisemblablement plus courte que chez *T. aquatilis* ou *T. bonduelli*: le relief très arrondi du bord supérieur de la fossette angulaire interne, l'épaisseur très faible du dentaire au-dessous et en arrière de M/3, indiquent qu'elle ne peut dépasser M/3 vers l'arrière. Le tubercule massétérique est bien renflé; la crête massétérique supérieure est présente, et forme un angle d'environ 30° avec le bord alvéolaire, alors que cet angle est nettement plus fort (50 à 60°) chez *T. aquatilis* et *T. bonduelli*. La branche montante n'est pas conservée dans son intégralité. Sa racine antérieure, mince, est très proche de la M/3 et n'est pas séparée par un large replat comme c'est le cas chez *T. aquatilis*, mais plutôt par une gouttière. Celle-ci est légèrement creusée antérieurement par une fine rainure longeant le bord alvéolaire au moins jusqu'à la partie postérieure de P/4. L'axe de la rangée dentaire est grossièrement aligné avec la carène du diastème, alors qu'il forme avec elle une angulation nette chez *T. aquatilis*.

*Theridomys ludensis* est le représentant dans l'Oligocène moyen d'une deuxième lignée de *Theridomys*, parallèle à la lignée *T. aquatilis*-*T. lembronicus*. Conservatrice sur le plan du schéma dentaire, elle apparaît évoluée au niveau de la structure mandibulaire. Compte tenu de la faible documentation fossile concernant cette nouvelle lignée, il n'est pas possible de savoir si elle s'est détachée de la souche *aquatilis* au début de l'Oligocène, ou si elle dérive d'un rameau qui s'en est séparé plus précocement.

### CONCLUSION

Le phénomène d'acquisition de l'hypsodontie est très répandu chez les Theridomyidae; le parallélisme morphologique - illustré encore une fois par une nouvelle espèce *Theridomys ludensis* - est fréquent dans l'évolution de cette famille; celle-ci joue un rôle important dans la biochronologie du Paléogène d'Europe.

Compte tenu de ces trois constatations, toute amélioration du degré de résolution des critères de définition des différents stades évolutifs est souhaitable.

C'est ce qui a été tenté avec l'établissement d'un nouveau paramètre simple permettant de quantifier l'hypsodontie (CHY). Celui-ci semble discriminant pour les formes moyennement hypsodontes. Il devra être testé sur l'ensemble des espèces des différentes lignées, notamment celles principalement prises en compte pour la biochronologie. Son utilisation conjointe avec les nouveaux paramètres structuraux mis au point ces deux dernières années contribuera à renforcer les bases de cette biochronologie.

### BIBLIOGRAPHIE

- HARTENBERGER J.-L., L. THALER, 1963. — Sur les rongeurs fossiles du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **256**: 3333-3336.
- LAVOCAT R., 1951. — Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Edit. «Sciences et Avenir», Paris: 1-153, pl. I à XXVI.
- SCHMIDT-KITTLER N., 1984. — Pattern analysis of occlusal surfaces in hypsodont herbivores and its bearing on morpho-functional studies. *Proceed. Koninkl. Nederl. Akad., Wetensch., Paleontology*, B, **87**(4): 453-480.
- SCHMIDT-KITTLER N., 1986. — Evaluation of occlusal patterns of hypsodont rodent dentitions by shape parameters. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* (sous presse).
- SIMPSON G.G., A. ROE and R.C. LEWONTIN, 1960. — Quantitative zoology. Harcourt, Brace and Co, Edit., New York.
- THALER L., 1966. — Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris (C), **27**: 1-284.
- VIANEY-LIAUD M., 1972. — L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, (3) **98**, sc. Terre, 18: 295-372.
- VIANEY-LIAUD M., 1976. — Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe Occidentale. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **7**(1): 1-115.

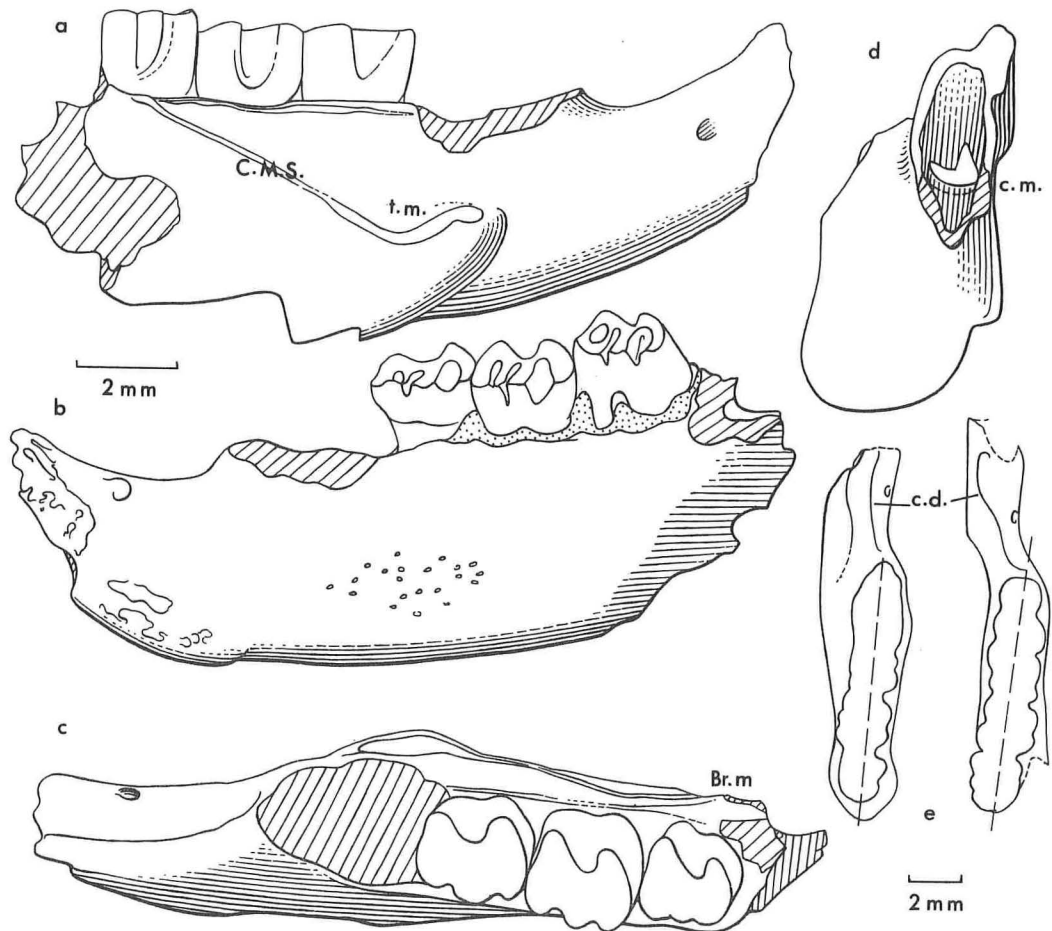


Figure 6. — Mâchoire inférieure droite de *Theridomys ludensis* nov. sp., RIG 900, TYPE. a : vue labiale; b : vue linguale; c : vue occlusale; d : vue antérieure; e : comparaison des vues occlusales des mandibules de *T. ludensis* (à gauche) et *T. aquatilis* de Ronzon (à droite). c.m. = concavité médiane de la symphyse; t.m. = tubercule massétérique; C.M.S. = crête massétérique supérieure; Br. m. = origine de la branche montante; c.d. = carène du diastème.

L'ensemble de ces caractéristiques :

- prémolaire et molaires inférieures tétralophodonte robustes conservant une certaine bunodontie, mais émail relativement peu épais, et d'épaisseur constante tout autour de la couronne;
  - incisive faible;
  - branche horizontale peu élevée, et branche montante s'écartant peu du corps de la mandibule, du moins à son origine;
  - crête massétérique supérieure peu redressée, et rainure horizontale sous le bord alvéolaire;
  - positionnement de tous les éléments (connus) dans un même plan vertical;
- sont vraisemblablement liés à un régime alimentaire particulier que la faiblesse de l'échantillon rassemblé jusqu'ici ne permet pas encore de préciser.

## PALAEOVERTEBRATA

Fascicules parus, disponibles à PALAEOVERTEBRATA - DIFFUSION :

- Vol. 1 (1967), 1. J.A. REMY. — Les Palaeotheridae (Perissodactyla) de la faune de Mammifères de Fons 1 (Éocène supérieur), 1-46, 20 fig., 8 pl.
- Vol. 1 (1967), 2. J.-L. HARTENBERGER. — Contribution à l'étude de l'anatomie crânienne des Rongeurs. I. Principaux types de Cricétodontinés, 47-64, 2 fig., 4 pl.
- Vol. 1 (1968), 3. B. SIGÉ. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I. Etude systématique, 65-133, 28 fig.
- Vol. 1 (1968), 4. J. MICHAUX. — Les Paramyidae (Rodentia) de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris, 135-194, 4 fig., 10 pl.
- Vol. 2 (1968), 1. M. HUGUENEY. — Les Glirodés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de St-Victor-la-Coste (Gard), 1-16, 3 pl.
- Vol. 2 (1968), 2. J.E. GUILDAY, H.W. HAMILTON and A.D. Mc CRADY. — Pleistocene vertebrate fauna of Robinson Cave, Overton County, Tennessee, 25-75, 15 fig., 28 tab.  
J. de PORTA. — Les Vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain, 77-94, 2 fig.
- Vol. 2 (1969), 3. J. SUDRE. — Les gisements de Robiac (Éocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères, 95-156, 21 fig.
- Vol. 2 (1969), 4. M.R. DAWSON. — Osteology of *Prolagus sardus*, a Quaternary ochotonid (Mammalia, Lagomorpha), 157-190, 38 fig., 1 pl.
- Vol. 2 (1969), 5. L. THALER. — Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne, 191-207, 9 fig.  
M. VIANEY-LIAUD. — Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les Phosphorites du Quercy, 209-239, 16 fig.
- Vol. 3 (1969), 1. J. MICHAUX. — Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du Midi de la France, 1-25, 1 fig., 2 pl.
- Vol. 3 (1969), 2. J.-L. HARTENBERGER. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Éocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu, 27-61, 6 fig., 4 pl.
- Vol. 3 (1970), 3. J.-J. JAEGER. — Pantolestidae (Mammalia, Insectivora) de l'Éocène moyen de Bouxwiller (Alsace), 63-82, 7 fig., 3 pl.
- Vol. 3 (1970), 4. D.E. RUSSELL et B. SIGÉ. — Révision des Chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne), 83-182, 29 fig., 6 pl.
- Mém. extr. (1970). H. CAPPETTA. — Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier, 1-139, 22 fig. + 19 p. 27 pl.
- Vol. 4 (1971), 1. B. SIGÉ. — Anatomie du membre antérieur chez un Chiroptère molossidé (*Tadarida* sp.) du Stampien de Céreste (Alpes de Haute-Provence), 1-38, 9 fig., 1 pl.
- Vol. 4 (1971), 2. R. MARTIN. — Les affinités de *Nyctereutes megamastoides* (POMEL), canidé du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme, France), 39-58, 8 fig.  
M. CRUSAFONT et P. SONDAAR. — Une nouvelle espèce d'*Hipparion* du Pliocène terminal d'Espagne, 59-66, 1 pl.
- Vol. 4 (1971), 3. J. SUDRE. — Etude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet, 67-95, 11 fig., 4 pl.
- Vol. 4 (1971), 4. J.-L. HARTENBERGER. — Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Éocène d'Europe, 97-135, 18 fig., 5 pl.
- Vol. 4 (1971), 5. J. MICHAUX. — Arvicolinae (Rodentia) du Pliocène terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne, 137-214, 31 fig.
- Vol. 5 (1972), 1. M. VIANEY-LIAUD. — Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale, 1-44, 12 fig., 5 pl.
- Vol. 5 (1972), 2. J.-A. REMY. — Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy, 45-78, 14 fig., 5 pl.
- Vol. 5 (1972), 3. D. SIGOGNEAU and P.K. TCHUDINOV. — Reflection on some Russian Eotheriodonts (Reptilia, Synapsida, Therapsida), 79-109, 29 fig.
- Vol. 5 (1972), 4. J. SUDRE. — Révision des Artiodactyles de l'Éocène moyen de Lissieu (Rhône), 115-156, 17 fig.  
C. VERGNAUD-GRAZZINI et R. HOFFSTETTER. — Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires français. Caractérisation, distribution et affinités de la famille, 155-177, 2 fig., 2 pl.
- Vol. 5 (1972), 5. H. CAPPETTA. — Les poissons crétacés et tertiaires du bassin des lullemeden (République du Niger), 179-251, 10 fig., 13 pl.  
M. CRUSAFONT. — Les *Ischyriactis* de la transition Vindobonien-Vallésien, 253-259, 1 fig., 1 pl.  
G. HAAS. — The Microfauna of the Djebel Qafze Cave, 261-270, 2 tab., 1 pl.
- Mém. extr. (1972). P. ELLENBERGER. — Contribution à la classification des pistes des Vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (I), 150 p., 18 pl., 2 tab.
- Vol. 6 (1974), 1-2. Table ronde sur les phosphorites du Quercy. Géologie, carnivores, insectivores, ongulés, 1-59, 3 pl.
- Vol. 6 (1974), 3-4. Table ronde sur les phosphorites du Quercy. Taphonomie, squamates, chiroptères, rongeurs, primates et lagomorphes, 161-303, 44 fig., 5 pl.
- Mém. extr. (1974). P. ELLENBERGER. — Contribution à la classification des pistes de Vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (II), 148 p., 31 pl., 1 dépl. (ÉPUISE).

- Vol. 7 (1976), 1-2. M. VIANEY-LIAUD. — Les Issidoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale, 1-115, 60 fig.  
A.E. WOOD. — The paramyid rodent *Athuravus* from the middle and late Eocene of Europe, and its relationships, 117-149, 6 fig.
- Vol. 7 (1976), 3. R. HOFFSTETTER et R. LAVOCAT. — Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. I. Introduction au Déséadien de Bolivie, par R. Hoffstetter, p. 1-14, 3 fig., 1 pl. II. Rongeurs du bassin Déséadien de Salla-Luribay, par R. Lavocat, p. 15-90, 4 fig., 6 pl. (Nouveau format).
- Vol. 7 (1977), 4. J.-J. JAEGER. — Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal, 91-125, 10 fig., 2 pl.  
P. JANVIER. — Description des restes d'Elasmobranches (Pisces) du Dévonien moyen de Bolivie, 126-132, 1 fig.
- Vol. 8 (1977), 1. J.-J. JAEGER. — Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb, 1-166, 33 fig., 7 pl.
- Vol. 8 (1978), 2-4. J.-J. JAEGER. — La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur, 167-326, 48 fig., 10 pl. (Recueil de 14 articles.)
- Vol. 8 (1979), 5. J.-P. AGUILAR et G. CLAUZON. — Un gisement à mammifères dans la formation lacustre d'âge miocène moyen du Collet Redon près de Saint-Cannat (Bouches-du-Rhône). Implications stratigraphiques, 327-341, 2 fig., 1 pl.
- Vol. 9 (1979), 1. J.-L. HARTENBERGER et M. CRUSAFONT. — Rongeurs miocènes dans le Valles-Penedes. 1. Les rongeurs de Can Ponsic I, 1-15, 3 fig., 1-2.  
J.-P. AGUILAR, J. AGUSTI et J. GIBERT. — Rongeurs miocènes dans le Valles-Penedes. 2. Les rongeurs de Castell de Barbera, 17-31, pl. 3-5.
- Vol. 9 (1979), 2. N. SCHMIDT-KITTLER et M. VIANEY-LIAUD. — Évolution des Aplodontidae oligocènes européens, 33-82, 19 fig., pl. 1-4.
- Vol. 9 (1979), 3. J. SUDRE. — Nouveaux mammifères éocènes du Sahara occidental, 83-115, 1 fig., pl. 1-2.
- Vol. 9 (1979), 4. M. VIANEY-LIAUD. — Les mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part I : Multituberculés, 117-131, 5 fig., pl. 1-3.
- Vol. 9 (1980), 5. A. BLIECK, F. GOLSHANI, D. GOUJET, A. HAMDY, P. JANVIER, E. MARK-KURIK et M. MARTIN. — A new vertebrate locality in the Eifelian of the Khush-Yellagh Formation, Eastern Alborz, Iran, 133-154, 7 fig., 1 pl.
- Vol. 9 (1980), 6. J.-P. AGUILAR. — Rongeurs du Miocène inférieur et moyen en Languedoc. Leur apport pour les corrélations marin-continental et la stratigraphie, 155-203, 1 fig., 6 pl.
- Mémoire Jubilaire en hommage à R. Lavocat (1980). — Recueil de 18 articles originaux de Paléontologie des vertébrés concernant des groupes fossiles d'âge et de provenance très variés, 382 pages, 65 fig., 36 pl.
- Vol. 10 (1980), 1. D. NOLF et H. CAPPETTA. — Les otolithes de Téléostéens du Miocène de Montpeyrroux (Hérault, France), 1-28, 1 fig., 4 pl.  
H. CAPPETTA. — Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaires, 29-42, 6 fig.
- Vol. 10 (1981), 2. M. GODINOT. — Les Mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence), 43-126, 28 fig., 4 pl.
- Vol. 10 (1981), 3-4. V. EISENMANN. — Étude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles, 127-226, 19 fig., 4 pl.
- Vol. 11 (1981), 1. B. COIFFAIT et P.-E. COIFFAIT. — Découverte d'un gisement de micromammifères d'âge pliocène dans le Bassin de Constantine (Algérie). Présence d'un Muridé nouveau : *Paraethomys athmeniae* n. sp., 1-15, 3 fig., 2 pl.
- Vol. 11 (1981), 2-3. P. JANVIER. — *Norselaspis glacialis* n. g., n. sp. et les relations phylogénétiques entre les Kiaerapsidiens (Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg, 19-131, 43 fig., 3 pl.
- Vol. 11 (1981), 4. L.-D. BRANDY. — Rongeurs Muroïdes du Néogène supérieur d'Afghanistan. Évolution, biogéographie, corrélations, 133-179, 7 fig., 10 pl.
- Vol. 12 (1982), 1. M. SABATIER. — Les Rongeurs du site pliocène à Hominidés de Hadar (Ethiopie), 1-56, 26 fig., 4 pl.
- Vol. 12 (1982), 2. C. GROMOLARD. — Étude paléoneurologique comparative de *Parabos cordieri* (de CHRISTOL), un Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocène d'Europe occidentale, 57-74, 6 fig., 3 pl.
- Vol. 12 (1982), 3. J.-P. AGUILAR, J.-Y. CROCHET, M. GREEN et B. SIGÉ. — Contributions à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault), 75-140, 13 fig., 4 pl.
- Vol. 12 (1982), 4. Ph. KÉROURIO. — Un nouveau type de coquille d'œuf présumé dinosaurien dans le Campanien et le Maestrichtien continental de Provence, 141-147, 3 pl.
- Vol. 12 (1982), 5. B. SIGÉ, S. HAND, and M. ARCHER. — An Australian Miocene *Brachipposideros* (Mammalia, Chiroptera) related to Miocene representatives from France, 149-172, 9 fig., 2 pl.
- Vol. 12 (1982), 6. J. SUDRE et D.E. RUSSELL. — Les Mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part 2 : Condylarthres, 173-184, 1 pl.
- Mém. extr. (1982). D.E. RUSSELL, J.-L. HARTENBERGER, Ch. POMEROL, S. SEN, N. SCHMIDT-KITTLER, and M. VIANEY-LIAUD. — Mammals and Stratigraphy: The Paleogene of Europe. 77 p., 23 fig.
- Vol. 13 (1983), 1-2. Z. KIELAN-JAWOROWSKA. — Multituberculate endocranial casts, 1-12, 1 fig., 1 pl.  
J.-M. MAZIN et P. JANVIER. — L'anatomie de *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trématosaure du Trias inférieur du Spitsberg : arrière-crâne, squelette axial et ceinture scapulaire, 13-21, 12 fig., 2 pl.
- Vol. 13 (1983), 3. D. HEYLER et C. POPLIN. — Actinoptérygiens du Stéphanien de Montceau-les-Mines (Saône-et-Loire, France), 33-50, 4 fig., 5 pl.  
J.-Y. CROCHET et B. SIGÉ. — Les mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part III : Marsupiaux, 51-64, 5 fig.  
Z. QIU et N. SCHMIDT-KITTLER. — *Agriotherium intermedium* (STACH 1957) from a Pliocene fissure filling of Xiaoxian county (Anhui Province, China) and the phylogenetic position of the genus, 65-81, 1 fig., 1 pl.