RYTHME ET MODALITES DE L'EVOLUTION CHEZ LES RONGEURS A LA FIN DE L'OLIGOCENE - LEURS RELATIONS AVEC LES CHANGEMENTS DE L'ENVIRONNEMENT

par

Bernard COMTE

SOMMAIRE

Page

Résumé, Abstract 84
Introduction 86
Méthodes d'étude 89
Cadre biochronologique 94
I. Etude systématique 99
Cricetidae 101
Eomyidae 128
Dipodidae 160
Gliridae 172
Sciuridae 181
Rhizospalacidae 185
Theridomyidae 185
II. Modalités évolutives et phylogénies 186
A - Cricetidae 187
Genre *Eucricetodon* THALER, 1966 187
Genre *Adelomyarion* HUGUENEY, 1969 203
Genre *Melissiodon* SCHAUB, 1920 207

(suite page 84)

* 12 rue de Liège, 30 000 Nîmes

Mots-clés: Rongeurs, Oligocène, Systématique, Evolution, Environnement.

Key-words: Rodents, Oligocene, Systematics, Evolution, Environment.

Palaeovertebrata, Montpellier, **29** (2-4): 83–360, 81 fig., 61 tabl., 1 pl.
(Reçu le 5 Mai 1999, accepté le 5 Juin 1999, publié le 15 Décembre 2000)

B - Eomyidae 211
1. Hypsodontie 211
2. Table d'usure 218
3. Phylogénie 227
C - Dipodidae 245
Genre *Plesiosminthus* VIRET, 1926 245
D - Gliridae 257
Genre *Peridyromys* (POMEL), 1853 257
Conclusion 259
III. Rythme et modalités de l'évolution en rapport avec l'environnement 261
A - Méthodes 263
1. Informations indépendantes des faunes 263
2. Analyse des faunes 264
B - Données sur l'évolution de l'environnement en France et en Suisse à la fin de l'Oligocène et à la base du Miocène 269
C - Résultats obtenus par l'analyse des faunes 276
1. Cénogrammes 276
2. Evolution de la diversité spécifique et paléotempératures 281
D - Essai de paléoécologie 286
1. Répartition et abondance des rongeurs dans les gisements et évolution de l'environnement 286
2. Les rongeurs fossiles comme marqueurs de leur environnement: méthodes et difficultés 288
3. Existence de différences régionales 303
E - Evolution des rongeurs en rapport avec l'environnement 306
Conclusion générale 314
Bibliographie 326
Annexes 336
Légende de la Planche 1 360

RESUME

La limite Oligocène-Miocène s'inscrit dans une phase de transition marquée par des fluctuations climatiques et floristiques, suggérées par l'analyse des variations du rapport isotopique de l'oxygène et les données paléobotaniques. Au cours de cette période la tectonique pyrénéo-alpine contribue à modifier la géographie et les paysages de l'Europe Occidentale. Dans un environnement qui se modifie, des modifications fauniques (apparitions, disparitions, migrations) sont observées chez différents groupes de mammifères, notamment chez les rongeurs.

Une étude des modalités évolutives des rongeurs est conduite pour la période comprise entre le niveau repère MP 28 de l'Oligocène supérieur et l'Aquitanien. Les faunes de rongeurs des gisements de Venelles (Bouches-du-Rhône) et Thézels (Lot), déjà citées dans la littérature, font l'objet d'une étude systématique. La première description des Eomyidae de La Milloque (MP 29) est réalisée. Ces faunes font l'objet d'une comparaison avec celles de diverses localités de la période étudiée.

A La Milloque, à côté d'une forme affine de *Rhodanomys hugueneyae* ENGESSER, 1987, un nouveau représentant du genre *Eomys* est décrit: il s'agit d'*Eomys milloquensis* nov. sp. descendant probable de *Eomys quercyi* COMTE & VIANEY-LIAUD, 1987. Deux nouvelles espèces sont également décrites à Thézels: *Eucricetodon thezelensis* nov. sp qui résulte d'une probable évolution sur place d'*Eucricetodon*

praecursor (SCHAUB, 1925) de La Milloque et pourrait donner naissance, dans la même région géographique, à *E. hesperius* ENGESSER, 1985 de Paulhiac; *Plesiosminthus admyarion* nov. sp., nettement distinct de *Plesiosminthus schaubi* VIRET, 1926, et qui paraît annoncer *Plesiosminthus myarion* SCHAUB, 1930.

La population de *Plesiosminthus schaubi* de Venelles reçoit le statut de sous-espèce sous le nom de *Plesiosminthus schaubi meridionalis* nov. subsp. De nouveaux schémas phylogénétiques sont proposés.

Chez les Eomyidae une quantification de diverses caractéristiques de la couronne des M^{1-2} (hypsodontie, taux d'abrasion, angle occlusal, degré de développement des anticlinaux I et V), ainsi qu'une comparaison des caractéristiques du schéma occlusal des autres catégories dentaires chez diverses populations, permettent une meilleure séparation des genres *Eomys* et *Rhodanomys*. Finalement il ne semble pas possible, en Europe occidentale et au cours de cette période, de relier graduellement le genre *Eomys* au genre *Rhodanomys*. L'évolution de la lignée qui conduirait de *Eomys quercyi* à *Eomys milloquensis* nov. sp. semble montrer une évolution parallèle à celle qui aurait pu conduire du type *Eomys* vers le type *Rhodanomys*. Ce dernier qui apparaît parfaitement réalisé au niveau MP 29 de l'Oligocène supérieur est considéré comme un immigrant.

Une comparaison des genres les mieux représentés (*Rhodanomys*, *Eucricetodon*, *Adelomyarion*, *Peridyromys*, *Plesiosminthus*) dans les gisements de Venelles, Thézels et Coderet n'autorise pas la séparation biochronologique de ceux-ci. Les différences observées entre les populations peuvent être interprétées comme des variations géographiques.

Une explication de celles-ci et des modifications fauniques qui se produisent entre l'Oligocène supérieur et l'Aquitanien est recherchée dans l'existence de modifications de l'environnement, argumentées par les analyses isotopiques, paléobotaniques et sédimentologiques. Une tentative de reconstitution des milieux par la méthode des cénogrammes est réalisée. L'analyse des fluctuations de la diversité faunique montre des variations qui peuvent être corrélées avec un refroidissement au niveau MP 29 de l'Oligocène supérieur puis un réchauffement accompagné d'une aridification au cours du Miocène basal (MN 0).

Un essai de paléoécologie est l'occasion de confronter diverses méthodes, dans le but de reconstituer et comparer l'évolution des milieux de trois séquences de gisements prises dans des régions différentes. Les affinités écologiques de divers genres de rongeurs y sont discutées. Un scénario, intégrant les divers résultats de cette étude, propose une explication de l'évolution des faunes de rongeurs autour de la limite Oligocène-Miocène. Le gisement de Coderet couche 3 serait postérieur à celle ci, et à la base du Miocène, constituerait le niveau repère MN0 de l'Aquitanien.

ABSTRACT

The analysis of oxygene isotope variations as well as paleobotanical data suggest that the Oligocene/Miocene boundary corresponds to a transitional period marked by floristical and climatic variations. During this period, the pyreneo-alpine tectonics has contribued to modify the geography and western Europe landscapes. Faunal changes (appearances, extinctions, migrations) are observed in different mammalian groups, notably in the rodents. A study of the evolutionary trends and patterns in paleogene rodents is involved for the period ranging from level MP 28 of the Late Oligocene to the Early Miocene, including the Oligo-Miocene boundary.

The Rodents fauna from the sites of Venelles (Bouches-du-Rhône District, France) and Thezels (Lot, France), previously mentionned in litterature, have been studied. The first description of the Eomyidae of La Milloque (MP 29) has been completed. These faunas are compared to those from various localities dating from the considered period.

In La Milloque, a new representative of the *Eomys* species is described next to a form close to

Rhodanomys hugueneyae ENGESSER, 1987. It is the *Eomys milloquensis* nov. sp., the likely descendant of *Eomys quercyi* COMTE & VIANEY-LIAUD, 1987. Two new species are also described in Thezels: *Eucricetodon thezelensis* nov. sp., resulting from a likely and local evolution of *Eucricetodon praecursor* (SCHAUB, 1925) from La Milloque, which, in the same geographic area, could be at the origin of *Eucricetodon hesperius* ENGESSER, 1985 from Paulhiac. *Plesiosminthus admyarion* nov. sp., quite distinct from *Plesiosminthus schaubi* VIRET, 1926, which announces *Plesiosminthus myarion* SCHAUB 1930. Venelles' *Plesiosminthus schaubi* population is considered as a sub-species, named *Plesiosminthus schaubi meridionalis* nov. subsp. New phylogenetic patterns are proposed.

Among the Eomyidae, a quantification of various features of the M^{1-2} crown (hypsodonty, degree of abrasion, occlusal angle, state of development of the I and V anticlines), and a comparison with the occlusal diagram of the other teeth among various other populations allows a more efficient separation of *Eomys* and *Rhodanomys* genera. In Western Europe, and within this period, it finally does not seem possible to gradually connect the genus *Eomys* to the genus *Rhodanomys*. The evolution of the *Eomys quercyi - milloquensis* lineage seems to underline a similar evolution to that which may have led from the *Eomys* to the *Rhodanomys* form. The latter which appears totally accomplished at level MP 29 of the Oligocene is considered as an immigrant.

If we compare the most representative species of the Venelles, Thezels, and Coderet sites, (i.e. *Rhodanomys*, *Eucricetodon*, *Adelomyarion*, *Peridyromys*, *Plesiosminthus*), it becomes impossible to confirm their biochronological separation. The noticeable differences between the populations may be interpreted as geographical variations.

An explanation to these variations, and to fauna's evolution during the Late Oligocene and Early Miocene can be found in the environmental modifications, supported by isotopic, paleobotanical and sedimentologic analysis. A tentative reconstruction of the environments is attempted by the cenogram method. The analysis of the fluctuations of fauna's diversity shows variations which may be correlated to a drop in temperature at MP 29, during the Late Oligocene, followed by an increase in temperature along with an aridity phenomenom, during the basal Miocene (MN 0).

The confrontation of various methods give the opportunity of reconstituting and comparing the evolution of the environment of three sequences of sites chosen from different regions. Ecological affinities of various rodents' species are being examined.

It is possible to consider that the integration of all the conclusions resulting from this study should lead to an explanation to the evolution of rodents for the period around the Oligocene-Miocene boundary. The site of Coderet- level 3- would be posterior to the latter, at the beginnig of the Miocene, and would mark the level MN 0 of the Aquitanian.

INTRODUCTION

Les rongeurs actuels, nombreux en espèces et en individus, ont été et sont l'objet de nombreuses recherches tant au point de vue anatomique que biologique, écologique, éthologique, génétique, et plus récemment cytogénétique et biochimique. Ils constituent un matériel de choix pour l'étude des mécanismes de l'évolution (spéciation, hybridation, origine des populations...). Dans les différents biotopes qu'ils fréquentent, pour certains en étroite relation avec leur environnement, l'adaptation vis à vis du milieu se manifeste par des caractères adaptatifs au niveau du phénotype, de la biologie, de la physiologie mais également de la denture et du squelette. Fossilisés en très grand

nombre dans des niveaux stratigraphiques proches, les rongeurs constituent un groupe privilégié pour retracer l'histoire et les modalités de leur évolution.

Au cours de l'Oligocène, l'Europe, jusque là péninsule très isolée, s'ouvre aux autres continents.

La communication continentale eurasiatique permet le passage de formes américaines ou asiatiques qui atteignent l'Europe occidentale au cours de l'Oligocène moyen. Cette évolution faunique se traduit chez les rongeurs par l'arrivée de plusieurs familles nouvelles mais également par la fin de l'hégémonie familiale des théridomyidés (Vianey-Liaud, 1979). Les conditions climatiques se modifient: au climat tropical humide de l'Oligocène inférieur succède un climat plus tempéré et plus aride au cours de l'Oligocène moyen (Gorin, 1975; Schuler, 1988, 1989). Ces variations climatiques, par l'intermédiaire de la végétation, ont des répercussions sur l'évolution des rongeurs; ce phénomène est particulièrement sensible avec les Issiodoromyinae, animaux marqueurs de zones très ouvertes (Vianey-Liaud, 1979). Un autre indice d'une aridification est fourni par l'évolution des profils des communautés mammaliennes (cénogrammes de Legendre, 1986, 1989). Ces derniers semblent indiquer qu'une amélioration climatique se produit au début de l'Oligocène supérieur (Legendre, 1987). A l'Oligocène terminal un refroidissement climatique est mis en évidence dans le domaine océanique par les variations des abondances isotopiques de l'oxygène et du carbone (Miller & Fairbanks, 1985; Miller *et al.*, 1991). Dans la molasse de Suisse et de Haute-Savoie une crise climatique est également suggérée par les données isotopiques en milieu continental (Berger, 1990). Les données paléobotaniques indiquent que des changements floristiques, se produisent lors de la transition Oligocène-Miocène (Berger, 1990). Ce refroidissement a été mis en évidence dans d'autres régions (Giot 1976; Gorin, 1975; Sittler, 1964, 1965, 1984). La tectonique pyrénéo-alpine a pour conséquence une modification des relations entre les différentes zones d'Europe Occidentale (Espagne, Allemagne, France, Suisse). Elle provoque également une différenciation des paysages et par voie de conséquence celle des biotopes. Au Miocène inférieur les conditions climatiques redeviennent plus chaudes et progressivement plus humides.

Dans ce schéma grossier la période fini-Oligocène/Aquitanien, qui correspond à la limite Paleogène/Néogène, s'inscrit dans une phase de transition marquée par des fluctuations climatiques et des changements paléogéographiques. Quelle est, dans ce contexte, la réponse des rongeurs aux modifications de leur environnement ?

La fin de l'Oligocène et le début du Miocène ont livré de nombreuses et riches localités fossilifères, en Espagne, France, Suisse et Allemagne, dans lesquelles les rongeurs sont le plus souvent très abondants. Divers travaux ont été consacrés à l'étude des faunes de cette période (Richard, 1948; Thaler, 1966; Hugueney, 1969; Vianey-Liaud, 1979; Crochet 1975, 1979; Jehenne, 1985; Engesser, 1987, 1990, Engesser *et al.*, 1982; Alvarez-Sierra 1985; Blondel, 1996). L'un des faits marquants de l'évolution des faunes de rongeurs au cours de cette période réside dans la disparition des Theridomyidae. Celle-ci a été reliée à la modification climatique qui marque le début du Miocène et peut-être avec le développement des Lagomorphes, possibles concurrents dans leur niche écologique (Thaler, 1966; Vianey-Liaud, 1979). D'autres événements fauniques sont également observés au cours de cette période, par exemple: la

diversification du genre *Eomys* (Comte & Vianey-Liaud 1989) et l'apparition du genre *Rhodanomys*, des phénomènes migratoires (Gliridae, Dipodidae, Lagomorphes, Cricetidae), une variation géographique chez certains Gliridae (de Bonis, 1973) ainsi qu'une diversification des Cricetidae. (Vianey-Liaud, 1972; Hugueney, 1969; Brunet, 1979; Hugueney et Vianey-Liaud, 1980; Engesser, 1985; Vianey-Liaud, 1994).

Une compréhension de ces phénomènes ne peut-être obtenue que par un développement des hypothèses phylogénétiques, passant par une connaissance affinée des stades évolutifs intermédiaires, et donc un rangement chronologique plus précis des gisements qui les renferment. Cet objectif est rendu difficile par la dispersion géographique des gisements et la diversité des auteurs qui les ont étudiés. Les transformations évolutives et les modifications fauniques observables chez les rongeurs peuvent-elles être mises en regard des évènements environnementaux qui se produisent au cours de la transition Oligocène-Miocène ?

Le mémoire présenté ici étudie les rongeurs de gisements compris entre le niveau repère MP 28 de l'Oligocène supérieur et la biozone MN 2a du Miocène inférieur. Il est le fruit de plusieurs années de recherche qui s'inscrivent, pour l'essentiel, dans la deuxième moitié de la décennie comprise entre le Symposium de Mayence (1987) et le Congrès BiochroM' 97 à Montpellier, au cours de laquelle la résolution de l'échelle biochronologique et sa calibration se sont améliorées. Le premier volet de ce travail est l'étude des modalités et du rythme de l'évolution chez les rongeurs au cours de la période MP 28 - MN 2 englobant la transition Oligocène-Miocène. Deux gisements, Thézels (Lot) et Venelles (Bouches-du-Rhône), importants par l'abondance de leur faune de rongeurs et les implications qui découlent de leur position biochronologique, ont fait l'objet d'une étude systématique. Il a paru ensuite logique d'approfondir successivement l'étude de chaque famille pendant toute la période considérée. Ainsi, la recherche des relations phylétiques des formes rencontrées conduit à une révison partielle de faunes situées en Aquitaine (Paulhiac, Dieupentale et La Milloque pour laquelle les Eomyidae sont décrits), en Languedoc (Saint-Victor-La Coste) et en Limagne (Coderet). Du matériel (Boudry 2) ou des moulages en provenance des gisements de la molasse Suisse ont pu être également observés. Le matériel du Quercy (Nouvelles Collections) a été également étudié. Au total plusieurs milliers de dents ont été observées et mesurées.

Les résultats obtenus permettent d'apporter de nouveaux éléments à la connaissance de l'évolution des faunes de rongeurs au cours de la période étudiée: de nouvelles espèces ont pu être décrites, de nouveaux scénarios phylétiques sont proposés, l'existence de différenciations biogéographiques est établie chez plusieurs familles. Elle pose la question de la signification des populations identifiées, c'est à dire celle du seuil au delà duquel il est permis de placer une coupure spécifique. Elle soulève également le problème de la nécessité de contrôles et de recoupements des arguments biochronologiques soit par la comparaison de nombreuses lignées, soit par des méthodes indépendantes (magnétostratigraphie, chimiostratigraphie...). Une étude détaillée des modalités évolutives chez les Eomyidae apporte des informations nouvelles permettant une discussion argumentée du problème de l'origine du genre *Rhodanomys*. Dans la dernière partie de ce mémoire, différentes approches, dont les difficultés et les limites sont mises en évidence, sont utilisées pour tenter de mettre en relation les phénomènes

évolutifs observés avec les modifications de l'environnement.

METHODES D'ETUDE

Les faunes faisant l'objet de descriptions ou citées en référence dans ce mémoire ont été localisées sur la figure 1. Elles se répartissent en régions géographiquement distinctes en France: Limagne (Massif Central Français), Agenais et Quercy (Bassin d'Aquitaine), Languedoc, Provence (Sud-Est de la France) et hors de France: Suisse et Allemagne du Sud d'une part, Espagne d'autre part.

L'essentiel du matériel étudié est constitué par des dents isolées. Il provient pour une part des collections de l'Université Montpellier II (Coll. USTL), aimablement prêté par J.-P. Aguilar et M. Vianey-Liaud. Le matériel de Thézels et La Milloque entreposé à l'université de Poitiers, ainsi que quelques dents de Moissac II, nous ont été confiés par Monsieur le Professeur de Bonis et par Monsieur le Professeur Brunet. Grâce à l'amabilité de Madame M. Hugueney et de Monsieur B. Engesser nous avons pu également observer du matériel en provenance de Coderet et de Boudry 2. Monsieur F. Duranthon, du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MNHT) nous a confié une petite collection en provenance de Dieupentale.

Une analyse de la morphologie dentaire a été réalisée. Les choix des critères analytiques et leur utilisation appelle quelques remarques. Les Eomyidae, par la rapidité de leur évolution aussi bien morphologique que dimensionnelle, sont réputés pour leur intérêt biochronologique. La mise en évidence de morphoclines révélateurs des tendances et des grades évolutifs nécessite un recensement des différentes variations de la morphologie dentaire dans les populations, puis la définition de types morphologiques, qui ne représentent que des stades dans la variation continue d'un caractère, mais qui sont indispensables à la quantification des transformations évolutives.

La diversité des auteurs ayant travaillé sur la période charnière de la fin de l'Oligocène et du début du Miocène a conduit à des approches non concertées qui ont eu pour résultat des informations d'ordres différents tant au niveau des caractères analysés que des populations décrites. Il est impossible d'établir une comparaison sur la base d'un simple nombre d'observations d'un caractère sans que l'on connaisse précisément le nombre précis de spécimens observés pour l'étude de ce caractère, autrement dit la fréquence de celui-ci. D'autre part, l'utilisation des types morphologiques introduit forcément un problème de limites. Citons par exemple l'estimation de la longueur des mésolophes-ides qui, au moment de l'observation, implique une part de subjectivité inévitable.

A ces facteurs d'imprécision, liés à la définition des caractères et à l'observateur, s'ajoutent ceux inhérents au matériel. Chez les éomyidés, du fait d'un certain degré d'hypsodontie, le schéma occlusal se modifie avec le degré d'usure de la dent et donc avec l'âge des individus. On est bien loin ici des modifications observables chez les théridomyidés! Cependant, une pulvérisation excessive de certains caractères

(antérolophe-ide, postérolophe-ide), qui paraissent plus que d'autres sensibles à l'usure, en nombreux types morphologiques, pourrait conduire à comptabiliser en fait un même caractère sous divers états et donc à des résultats sans signification évolutive.

Nous avons rencontré ces difficultés liées à l'usure à propos d'un échantillon de maxillaires et de mandibules de Coderet couche 3 qui portent des dents fortement abrasées (comme l'indique M. Hugueney, 1969, p. 81). Les résultats obtenus pour les antérolophe-ides et postérolophe-ides diffèrent ainsi significativement de ceux obtenus par d'autres auteurs sur des échantillons de dents isolées provenant sans doute d'animaux plus jeunes.



Figure 1.— Localisation géographique des gisements étudiés ou cités en référence dans ce mémoire. 1: Coderet; 2: Quercy (Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal); 3: La Milloque; 4: Dieupentale; 5: Moissac; 6: Thézels; 7: Paulhiac; 8: Relais des Cathares; 9: Bouzigues, Plaissan; 10: La Paillade, Nouvelle Faculté de Médecine; 11: Saint-Victor-La-Coste, Boujac ; 12: Venelles; 13: Sayaton 1-6; 14: Bergasa; 15: Fraga 7-11; 16: Rances; 17: Boudry; 18: Rickenbach, Brochene Fluh 19/20, Brochene Fluh 53; 19: Küttigen; 20: Ehrenstein 4, Haslach.

L'étude de la morphologie dentaire, notamment chez les Cricetidae, nous a conduit à utiliser de prime abord les résultats fournis par la littérature. Il arrive, lorsqu'on compare la fréquence des divers caractères au sein d'une même population ou, entre populations différentes étudiées par divers auteurs, que l'on soit surpris par la disparité des données. Ce constat induit plusieurs questions: peut-on comparer des fréquences basées sur des populations d'effectif aussi variable, parfois très réduit et dont la signification est donc sujette à caution? Peut-on comparer et exploiter avec profit des fréquences dont la valeur varie d'un échantillon étudié à l'autre et selon l'auteur qui les étudie?

Ainsi dans la population type de *E. collatus* la plupart des catégories dentaires sont représentées par une quinzaine de spécimens. Il en résulte que les différences d'interprétation des caractères par les auteurs qui ont étudié ce même matériel (Engesser 1985, Dienemann 1987) se traduisent très rapidement par de forts écarts de pourcentages. Si l'on compare les mesures que nous avons pu faire sur une petite collection de *E. longidens* de Coderet avec les observations de Werner (1994) sur des échantillons nettement plus importants on constate que même pour un caractère pour lequel il n'y a pas d'ambiguïté possible, tel la présence du bras postérieur de l'hypoconide, on peut aboutir à des disparités importantes.

Inversement les observations de deux auteurs (Brunet 1979 et nous-même) sur une même population bien documentée (*E. praecursor* de La Milloque) donnent des résultats tout à fait proches, sinon identiques, pour la plupart des caractères mais des écarts apparaissent selon la façon dont sont analysés certains d'entre eux. Par exemple, l'arête interne du mésoconide peut être comptabilisée ou non en tant que très court mésolophide: nous avons constaté que, pour plusieurs gisements, on obtient, selon la méthode choisie, des résultats quasi-identiques ou différents de ceux des autres auteurs qui n'avaient manifestement pas utilisé le même critère analytique.

Nous avons donc harmonisé l'observation du matériel des différents gisements à l'exception de celui de Küttigen que nous n'avons pu étudier.

Finalement on doit se résoudre à admettre que toutes ces valeurs sont malgré tout le reflet plus ou moins précis de la réalité, sans quoi il n'y aurait plus de discussion possible, la plus grande prudence étant nécessaire quant-à la validité des conclusions qui en seront tirées, du moins pour les populations les plus faiblement représentées. Les critères analytiques retenus sont fournis, pour la plupart des groupes étudiés, sous forme de figures dans les tableaux de résultats. Compte tenu du grand nombre d'observations réalisées, ces tableaux sont fournis en annexe, notamment pour les Eomyidae et les Cricetidae. Des tableaux synthétiques accompagnent le texte.

En fin de compte il apparaît qu'une étude morphologique détaillée, basée sur une pulvérisation des caractères, ne facilite pas, loin de là, la comparaison des populations étudiées. Elle a par contre le mérite de révéler des tendances évolutives qui auraient pu passer inaperçues.

Pratiquement, dans la construction des lignées évolutives, il semble raisonnable de se limiter à la comparaison de caractères dont la définition ne montre en principe aucune ambiguïté. Par exemple la distinction des mésolophes court, mi-long, trois quarts-long ne peut que conduire à des divergences d'interprétation, ce qui n'est plus le cas avec les

caractères mésolophe absent ou mésolophe long, c'est à dire atteignant le bord de la dent, qui ne dépendent plus d'une identification de limites.

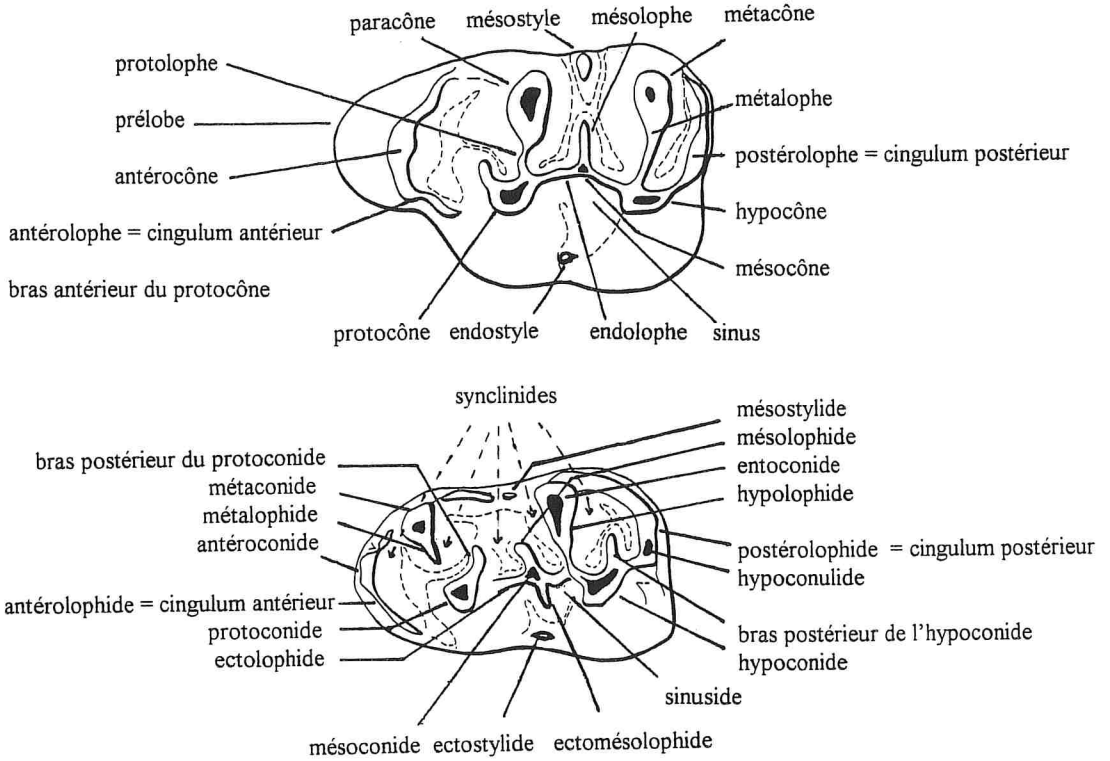


Figure 2.— Nomenclature dentaire utilisée pour les Cricetidae. en haut: M1/ supérieure; en bas: M/1 inférieure.

Il semble enfin qu'un échantillon d'une vingtaine de spécimens au moins (Alvarez Sierra, 1987) soit nécessaire pour approcher une valeur significative de la fréquence d'un caractère dans une population. Les comparaisons basées sur des échantillons réduits à quelques spécimens ne peuvent être considérées qu'avec circonspection. A plus forte raison la création d'un nouveau taxon sur la base d'un tel échantillonnage introduit une définition erronée de la variabilité de la population-type et donc de l'espèce qu'elle est sensée définir.

La terminologie utilisée lors de la description des Eucricetodontinae Mein & Freudenthal (1971) et des Eomyidae est fournie par les figures 2 et 3. Pour le genre *Plesiosminthus* nous avons utilisé la nomenclature employée par Hugueney et Vianey-Liaud (1980) et celle de Hrubesch (1957) pour le genre *Melissiodon*. Pour les Gliridés la terminologie est celle de H. de Bruijn (1966).

La fréquence des caractères morphologiques observés chez les populations étudiées est donnée au cours des descriptions. Compte tenu de l'état de conservation variable des différentes parties des dents, l'effectif varie fréquemment d'un caractère observé à l'autre. Pour la même raison le nombre de dents utilisées pour l'étude morphologique peut être supérieur ou inférieur au nombre de spécimens mesurés. Les

pourcentages correspondants aux fréquences n'apparaissent dans le texte que lorsque l'effectif est supérieur ou égal à cent. Dans les tableaux comparatifs des principaux caractères des populations, ou parfois à l'occasion de comparaisons, les pourcentages sont fournis quel que soit l'effectif ce qui facilite la lecture. Ils sont alors accompagnés de leur intervalle de confiance et le plus souvent de la fréquence correspondante. Pour des raisons de commodité un certain nombre de tableaux relatifs à l'analyse morphologique des populations des genres *Eucricetodon*, *Adelomyarion* et *Rhodanomys* sont placés en annexe.

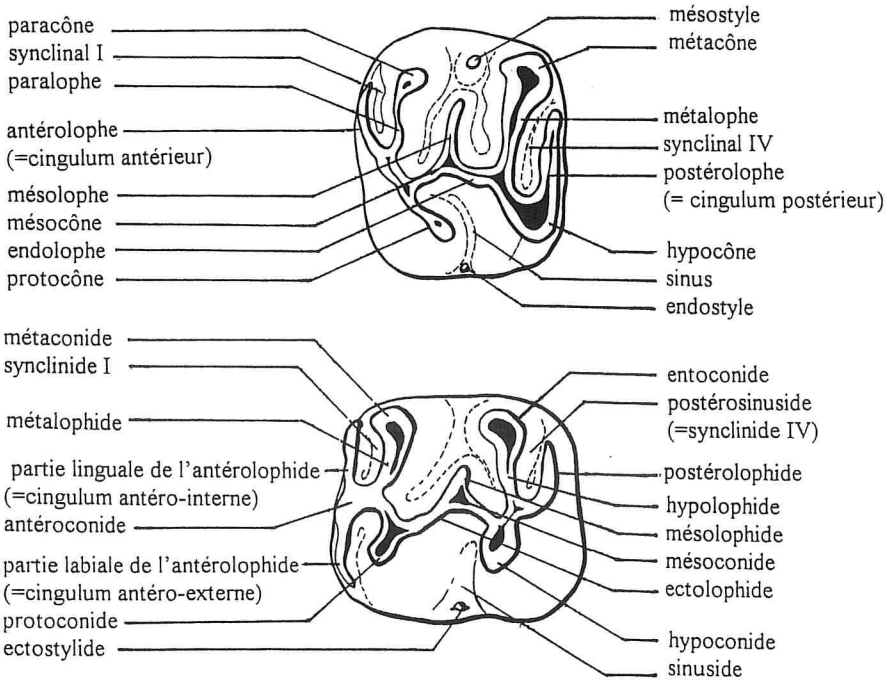


Figure 3.— Nomenclature dentaire utilisée pour les Eomyidae. en haut: M1-2/ supérieure; en bas: M/1-2 inférieure.

Pour éprouver, de manière statistique, la réalité des écarts observés entre les populations nous avons utilisé le test du χ^2, (chi carré), en tenant compte de la correction de Yates. Cette dernière s'applique lorsqu'il n'y a qu'un seul degré de liberté ce qui est le cas lorsqu'on compare la présence ou l'absence d'un caractère dans deux populations.

Chez les Cricetidae, Eomyidae et Dipodidae, la comparaison des diverses populations a été complétée par leur classement en fonction de leurs proximités réciproques, prenant en compte simultanément plusieurs variables morphologiques, grâce la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (Benzécri *et al.* 1980).

A côté de l'analyse morphologique une étude biométrique est réalisée.

Les dimensions ont été obtenues à l'aide d'une table à digitaliser et du logiciel Sigma Scan. Toutes les analyses biométriques réalisées sont uni ou bi-dimensionnelles. Les caractéristiques de la distribution des dimensions (moyenne, intervalle de confiance de la moyenne, écart-type, variance) sont données pour chaque population. Pour

certaines espèces, compte tenu de l'incertitude dans l'identification de certaines catégories dentaires (M1 et M2), l'effectif de l'échantillon mesuré pour chacune d'elle est inférieur au nombre total de dents (M1 + M2). Le coefficient de variation = 100 σ/moy. a été calculé pour vérifier si la variabilité observée était "normale", comprise entre 4 et 10 pour les Mammifères d'après Simpson *et al.* (1960). Les moyennes des dimensions des dents des divers gisements sont comparées à l'aide du test de Student.

Chez les Eomyidae une étude quantitative de l'hypsodontie et du relief de la surface occlusale des M1-2/ ont été réalisées. Pour cette dernière le relief dentaire, observé en vue latérale, a été repéré à la chambre claire et les angles mesurés au rapporteur.

La comparaison des différences significatives entre populations conduit à établir des polarités morphologiques et biométriques dans le temps et dans l'espace. Une population homogène peut alors fournir, par le grade évolutif atteint, une indication quant-à la position biochronologique du gisement. La validité des hypothèses phylétiques et biochronologiques qui résultent de ces faits ou des variations géographiques qui semblent mises en évidence doit être testée. Pour celà, et afin d'éviter les raisonnements circulaires, les résultats doivent être confrontés avec les observations réalisées chez d'autres lignées et testés, si possible, par des méthodes indépendantes (stratigraphie, paléomagnétisme...). La constatation d'une différenciation géographique dans un niveau biochronologique donné pose en outre le problème de la signification taxonomique des populations identifiées. C'est la nature des caractères envisagés (spécifiques, subspécifiques), leur nombre, leur signification statistique, qui doit permettre alors de proposer le seuil au delà duquel il est possible de situer une coupure spécifique ou subspécifique.

CADRE BIOCHRONOLOGIQUE

Le tableau 1 rassemble les données biochronologiques et les corrélations qui ont été reconnues pour la période étudiée. Celle-ci, comprise entre le niveau repère MP 28 de l'Oligocène supérieur et la zone MN 2 du Miocène inférieur, a livré de nombreuses localités, géographiquement dispersées, situées dans des bassins sédimentaires différents ou correspondants à des gisements karstiques. Leur position stratigraphique relative ne peut souvent être définie que par leur contenu faunique qui permet de les replacer dans le cadre de l'échelle des niveaux repères.

Ainsi, un rangement biochronologique fiable des gisements repose sur la définition des stades évolutifs intermédiaires des lignées phylogénétiques et l'utilisation conjointe de plusieurs lignées évolutives. D'autre part la période étudiée conduit à envisager le problème de la situation d'un certain nombre de gisements par rapport à la limite Oligo-Miocène.

Depuis les Congrès du Néogène méditerranéen de Vienne (1959) et de Bologne (1967) l'opinion la plus couramment adoptée consiste à faire débuter le Miocène avec l'Etage Aquitanien. "La définition des unités fondamentales que constituent les Etages

peut être conçue aujourdhui comme la combinaison: (1) de leur définition classique par le stratotype historique qui détermine l'essentiel de leur contenu concret; et (2) de leur limites précisées par le concept de Point Stratotypique Global (PSG)", (G.S. Odin, 1997).

L'étage Aquitanien a été défini en 1857 par Mayer-Eymar par le stratotype de Saint-Jean d'Etampes, près de Saucats dans le Bordelais. Les dépôts du stratotype de l'Aquitanien représentent un environnement marin peu profond en climat subtropical. Les sédiments correspondent à la zone de nannoplancton calcaire NN1 (Martini, 1971) et aux zones de foraminifères planctoniques N4 et N5 (en partie) de Blow (1969), (Poignant *et al.* 1994). Le point stratotypique global pour la base du Néogène qui correspond à la limite Oligocène-Miocène est proposée dans la section de Carrosio-Lemne, au Sud de la ville de Gavi et au Nord de celle de Voltaggio en Italie du Nord (Steininger, 1994). Dans la section de Carrosio-Lemne (PSG) elle est placée en correspondance avec une inversion de polarité magnétique interprétée (Steininger *et al.* 1997) comme la limite entre les magnétozones 6Cn2r/6Cn2n (Cande & Kent, 1992) dont l'âge numérique estimé est de -23.8 M.a. Cette proposition a été approuvée au Congrès International de Géologie de Bejing, Chine (1996).

L'âge numérique de la limite Oligocène-Miocène a fait auparavant l'objet de diverses estimations:

	Steininger et al.	Odin et Odin	Burbank et al.	Schlunegger et al.	Steininger et al.
1987	1990	1990	1992	1996	1997
-25.2	-23.2	-22.4	-24.2	-23.8	-23.8

Les âges proposés varient selon les auteurs entre -22 et -25 M.a.

La calibration de l'échelle biochronologique des mammifères avec l'échelle des magnétozones est fondée sur les données fauniques et paléomagnétiques. Outre les sites permettant une corrélation directe marin/continental, une autre possibilité de calibration est fournie par les évènements climatiques enregistrés tant par les faunes marines (variations isotopiques et fauniques) que par les faunes continentales. Compte tenu du faible nombre de points de calibration et de l'incertitude concernant la limite Oligo-Miocène, plusieurs grilles de calibrations ont été proposées (Lévêque, 1992).

La difficulté à obtenir une calibration précise réside dans les difficultés de l'utilisation des différents moyens de corrélation (gisements ne montrant qu'une seule polarité, position stratigraphique relative des sites incertaine, degré de précision des données biochronologiques) (Aguilar & Michaux, 1995). "Compte-tenu des marges d'incertitude quant-à la position des niveaux repères par rapport à l'extension des magnétozones, les estimations numériques en face des niveaux repères ne sont que des approximations qu'il faut bien se garder de considérer comme définitives" (Vianey-Liaud *et al.*, 1994).

Les gisements étudiés dans ce mémoire se répartissent en différentes régions très inégalement dotées en possibilités magnétostratigraphiques. Les gisements karstiques du Quercy comme la plupart des sites stratifiés français ne montrent qu'une seule

polarité ou une séquence de magnétozones trop réduite. L'étude magnétostratigraphique de la Molasse d'eau douce de Suisse et de Haute Savoie a fourni par contre, pour la période étudiée, une échelle chronologique très détaillée (Schlunegger *et al.* 1996). Les corrélations entre les localités de ces différentes régions sont donc tributaires des données biochronologiques. Ces corrélations sont encore problématiques à la limite Oligocène-Miocène.

Dans le Sud-Est de la France la coupe de Carry-le-Rouet a été proposée comme parastratotype de l'Aquitanien (Ve et VIe congrès du Néogène méditerranéen, 1971, 1975). Elle montre à sa base des niveaux transgressifs. Ces dépôts ont été considérés comme antérieurs à l'âge de la mer aquitanienne dans le Bordelais (Catzigras, 1943). L'existence d'une transgression hétérochrone posait alors le problème de la définition de la base du Miocène et conduisit à rechercher la cohérence stratigraphique en se calant sur des biozones bien caractérisées. Les limites de zones correspondant à la base du stratotype du Bordelais (base de la zone N4 de Blow, 1969; base de la zone NN1 de Martini, 1971 et zone MN1 de Mein, 1984) passeraient au sein de la coupe de Carry-le-Rouet. Dans la région Marseillaise la série de Cap Janet est équivalente à la formation pararécifale de Cap de Nautes considérée comme base de l'Aquitanien anté-stratotypique de Carry-le-Rouet (Hugueney et Truc,1976 b). Elle se situerait en dessous de la base de la zone N4 de Blow définissant la limite Oligo-Miocène (Anglada, 1972). Dans cette série, deux gisements très proches (Cap Janet 1 et 2) ont livré une faune de rongeurs du type de celle de Coderet, avec un âge peut être un peu plus ancien que le niveau repère de Coderet couche 3 lui-même (Hugueney et Truc, 1976 a). La formation pararécifale de Cap de Nautes, antérieure au stratotype Bordelais, a livré elle même, 7m au dessus du premier niveau marin, une association de rongeurs fossiles considérée comme caractéristique de l'Oligocène supérieur (Hugueney *et al.*, 1987). Suivant ces considérations, ces faunes ainsi que celle de Coderet couche 3, seraient situées dans l'Oligocène. Legendre et Lévêque (1997) proposent pour Coderet un âge estimé de -23.7 M.a. un peu antérieur à la limite Oligo-Miocène est estimée à -23.8 M.A.

Selon Aguilar (communication personnelle), si la zone N4 de Blow a bien été identifiée dans les premiers niveaux pélagiques de la coupe de Carry, sa base n'a pas été reconnue. Les niveaux sous-jacents sont des niveaux littoraux sans fossiles caractéristiques. De plus, Martini à découvert une nannoflore de la zone NP 25 au dessus des niveaux qui indiquent la zone N4. On se trouverait donc devant un problème de corrélation entre zones à foraminifères et nannofossiles qui laisse le problème en suspens. Par ailleurs on n'observe pas le passage de l'Oligocène au Miocène dans la région de Marseille, mais tous les auteurs s'accordent pour reconnaître un épisode transgressif à la fin de l'Oligocène. Selon J.-P. Aguilar ce dernier étage n'a jamais été reconnu dans les sondages profonds en Méditerranée. La série de Carry le Rouet étant transgressive, il est plus logique d'attribuer ses premiers termes au Miocène qu'à l'Oligocène. Les gisements de Cap Janet 1 et 2 et par corrélation celui de Coderet doivent donc appartenir au Miocène (Aguilar, 1982).

Par la méthode de grade-datation, Gourinard *et al.* (1987) estiment à environ -24 M.a. l'âge de la base de la série marine de Carry-le-Rouet. Ils considèrent qu'elle est comprise dans la zone N4 de Blow et que sa base est très voisine de la limite NP 25 - NN 1 (Martini). "En acceptant la coupe de Carry pour fixer la limite inférieure de

l'Aquitanien, on est conduit à placer cette limite aux environs de -24 M.a. alors que le stratotype de Mayer la place aux environs de -22.7 M.a.". Selon cette convention les gisements de Cap-Janet sont également placés dans l'Aquitanien.

Les âges estimés pour les localités de Küttigen, Brochene Fluh 53 (entre 24.1 et 23.6 M.a. d'après Kempf *et al.*, 1997) dans la molasse Suisse et la comparaison de leurs faunes avec celle de Coderet conforteraient cette opinion (Schmidt-Kittler *et al.* 1997). C'est celle-ci que nous adoptons dans ce mémoire en désignant Coderet comme le premier niveau repère (MN 0) du Miocène, le niveau repère de Rickenbach (MP 29) devenant provisoirement le dernier niveau repère de l'Oligocène.

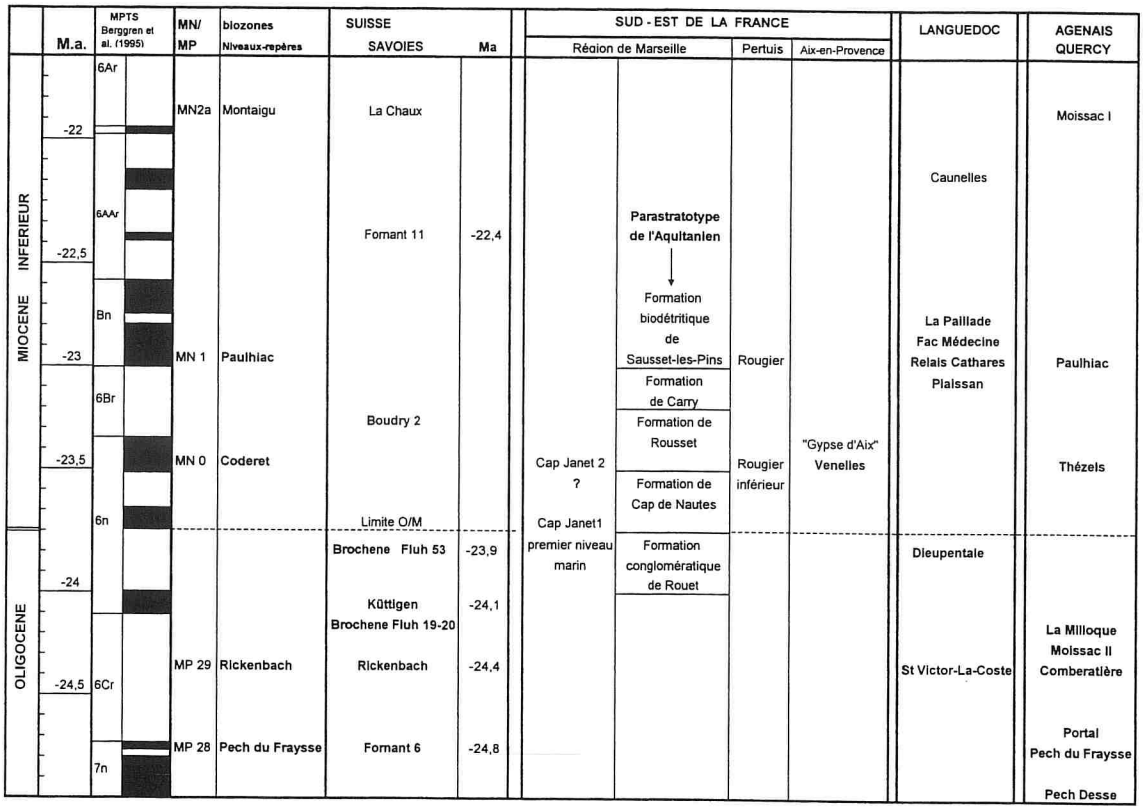


Tableau 1.— Cadre biostratigraphique des gisements entrant dans le cadre de cette étude (caractères gras). L'échelle biostratigraphique de l'Oligocène est celle de Schmidt-Kittler (1987) mais, dans ce mémoire, Coderet est désigné comme étant le niveau repère MN 0 du Miocène. Pour le Sud-Est de la France les données sont celles de Hugueney et Truc (1976). La position controversée des gisements de Cap Janet est signalée par un point d'interrogation. La chronologie mammalienne pour le Languedoc est celle d'Aguilar (1982); elle est tirée en partie de de Bonis et Guinot (1987) pour l'Agenais-Quercy et d'Engesser et Mayo (1987), Engesser (1990), Engesser et Mödden (1997) pour la molasse de Suisse et des Savoies. Pour ces dernières les âges numériques estimés ont été fournis par la magnétostratigraphie (Kempf *et al.*, 1997). L'âge de la limite Oligo-Miocène, environ -23.8 M.a., est celui proposé par Steininger (1994) dans le stratotype italien. Echelle magnétostratigraphique d'après Berggren *et al.* (1995).

Le gisement de Venelles (10 km au Nord d'Aix-en-Provence) a été découvert à l'occasion du percement d'une route de dérivation qui a recoupé une gouttière de sédimentation. Sur la coupe cinq termes principaux ont été reconnus (Aguilar *et al.* 1978), soit de haut en bas:

a) alternance de marnes et calcaires en petits bancs et plaquettes (3m visibles),

b) niveau marneux bleu, puis marron (5.20 m),

c) série ligniteuse supérieure (5m),

d) marno-calcaire beige et marron clair (5m),

e) série ligniteuse inférieure (5m visibles).

Les deux niveaux ligniteux, stratigraphiquement très proches, ont livré chacun une riche faune de Mammifères. Elles sont désignées dans ce mémoire sous l'appellation de Venelles inférieur et Venelles supérieur.

La série de Venelles à la base de laquelle se trouvent les gisements de Venelles inférieur et supérieur à faune de Coderet et à *Wenzia ramondi* n'est autre que la série dite du "Gypse d'Aix" (Aguilar *et al.* 1978) dont la malacofaune serait assimilable à celle de Carry-le-Rouet (Nury, 1988). La composition de la faune de mammifères de Venelles permet de dire que ce gisement est contemporain de celui de Coderet (Aguilar *et al.*, 1978). La corrélation de Venelles avec la série Cap Janet 1 repose sur la similarité de faunes malacologiques; la corrélation de ces niveaux avec celui de Coderet repose surtout sur les faunes mammaliennes relativement peu abondantes de Cap Janet 1 et 2.

Une comparaison précise de l'abondante faune de rongeurs de Venelles avec le matériel de Coderet pourra fournir des informations plus précises sur la position relative de ces deux localités.

Dans le bassin d'Aquitaine la transition Oligo-Miocène est documentée par une alternance de sédiments fluvio-lacustres et de sédiments marins ou saumâtres. A l'Oligocène supérieur les molasses continentales de l'Agenais renferment un certain nombre de gisements de Vertébrés fossiles dont les plus connus sont ceux de La Milloque, Dieupentale et Moissac II. Ces molasses s'étendent vers le Quercy et passent latéralement aux calcaires de Cieurac surmontés par les calcaires miocènes.

C'est à la partie inférieure de ces derniers, dans le calcaire blanc de l'Agenais que se situe le gisement de Paulhiac. Compte-tenu des difficultés de corrélation avec le stratotype de l'Aquitanien, la position de ce site par rapport à la limite Oligo-Miocène n'est pas claire. Sa faune de mammifères, malgré la disparition de plusieurs formes typiques de l'Oligocène ne contient aucune des formes dont l'immigration va caractériser les associations fauniques du Miocène. Pour ces raisons, différents auteurs, notamment les paléomammalogistes, l'avaient situé, dans l'Oligocène. Ce gisement constitue la localité de référence de la zone mammalogique MN 1 à la base du Miocène.

Sur les contreforts du Quercy, au Sud de Cahors, où la délimitation entre le calcaire de Cieurac et les calcaires Miocènes qui le surmontent est extrêmement difficile, se trouve, près du village de Castelnau-Montratier, le site de Thézels. L'étude magnétostratigraphique du gisement s'est révélée, pour le moment, infructueuse. De ce fait sa position chronologique ne peut être précisée que par la comparaison de sa faune de mammifères avec celles d'autres localités.

En première analyse (de Bonis et Guinot, 1987) les mammifères de Thézels sont plus récents que ceux de La Milloque (Oligocène supérieur, MP 29) et plus anciens que

ceux de Paulhiac (probablement Aquitanien inférieur), et pourraient se placer au voisinage du gisement de Coderet (Oligocène terminal ou début du Miocène inférieur). Plus récemment Schmidt-Kittler *et al.* (1997) ont montré que *Issiodoromys bransatensis* présent à Thézels est très proche de celui de Coderet, ce qui confirme cette façon de voir.

Les gisements de Venelles et Thézels et Coderet étant ainsi probablement contemporains, ils posent simultanément le même problème: celui de leur position par rapport à la limite Oligocène-Miocène dont ils sont sans doute très proches. La réponse à cette question, déja évoquée, diverge selon les auteurs en regard de la position accordée au site de Cap Janet 1 par rapport à la base du Miocène.

La corrélation de ces niveaux avec ceux de Küttigen et Boudry 2, bien datés, de la molasse Suisse qui pourrait fournir des éléments de réponse à ce problème a fait également l'objet de controverses (Alvarez Sierra, 1996; Schmidt-Kittler *et al.*, 1997). En effet dans la molasse Suisse, *Rhodanomys transiens*, dont la localité-type est Coderet, n'apparaît que dans le niveau de Boudry 2 qui marquerait le début de l'âge mammalien Agénien. Dans l'Oligocène terminal la localité de Brochene Fluh 53 a livré une forme plus primitive: *Rhodanomys* aff. *transiens* (Engesser, 1987, 1990). Ainsi, la faune de Coderet couche 3 ne semble pas trouver sa place dans la zonation mammalogique de la molasse.

La faune de Thézels, dans laquelle trois espèces appartenant aux Cricetidae, Zapodidae et Theridomyidae, dominent largement le reste de la faune de rongeurs est d'un type particulier (de Bonis et Guinot, 1987). Certaines absences dans cette faune (Castoridae, *Archaeomys*) contribuent aussi à imaginer pour ce site un environnement particulier. Une faune est en équilibre avec son milieu et son climat. La traduction de cet équilibre, reflet de conditions écologiques particulières, se retrouve sans doute dans la composition des faunes fossiles. Cette dimension écologique, qui se manifeste aussi bien dans l'espace que dans le temps, peut contribuer à compliquer la comparaison et la corrélation entre faunes éloignées.

Il ne fait aucun doute doute que la précision des corrélations entre les gisements de la période étudiée passe par une définition aussi précise que possible, tant sur le plan morphologique que biométrique, des grades successifs des lignées évolutives. C'est dans cette optique qu'a été réalisée, pour les faunes de Venelles et Thézels, une étude détaillée des groupes de rongeurs les mieux représentés et leur comparaison avec les faunes contemporaines.

I. ETUDE SYSTEMATIQUE

Les descriptions présentées dans cette étude systématique reposent essentiellement sur des dents isolées. La plupart des caractères décrits ont fait l'objet d'un comptage dont le résultat est fourni par le rapport du nombre d'observations du caractère au nombre de dents étudiées. Pour divers caractères ces rapports, traduits en pourcentages, ont été rassemblés dans des tableaux comparatifs des différentes populations; ils sont

alors accompagnés de leur intervalle de confiance. Lorsque le nombre d'observations est supérieur ou égal à 100, les fréquences observées pourront être désignées en pourcentages dans le texte, dans le cas contraire, ceux-ci seront accompagnés de leur intervalle de confiance. Compte tenu de l'état de conservation variable des différentes parties des dents, l'effectif étudié peut varier d'un caractère à l'autre. Pour la même raison il n'y a pas toujours coincidence entre le nombre de dents mesurées et le nombre de spécimens utilisés pour l'analyse morphologique. Les caractéristiques biométriques des catégories dentaires des populations étudiées sont fournies sous forme de tableaux. Chez les Eomyidae, seule une partie des M1 et M2 ayant pu être distinguée, la somme de leurs effectifs est inférieure au nombre total de M1-2 mesurées.

Afin de faciliter la lecture de la partie descriptive de ce mémoire, le tableau 2 indique pour les différents taxons décrits, la localité d'origine des populations étudiées et fournit pour chacune d'elles la pagination du texte et des figures.

		Localités				Pages	
Famille	Taxons	La Milloque	Dieupentale	Thézels	Venelles	Texte	Figures
Cricetidae	*Eucricetodon thezelensis* nov.sp.			+		101	104, 106, 109, 110, 111
	Eucricetodon aff. *longidens*				+	112	110
	Eucricetodon sp. 2			+		111	110, 111
	Pseudocricetodon sp.			+		112	110, 111
	Adelomyarion vireti			+	+	114	116, 119, 124
	Melissiodon quercyi				+	126	127
Eomyidae	*Rhodanomys* aff. *transiens*			+	+	128	131, 133, 134, 151, 152
	Rhodanomys aff. *hugueneyae*	+				140	143, 151, 152, 153, 154
	Rhodanomys cf. *hugueneyae*		+			146	143
	Eomys milloquensis nov. sp.	+	+			146	150, 151, 152, 153, 154
	Rhodanomys sp.			+	+	156	151, 152, 157
	Pseudotheridomys schaubi	+			+	158	159
Dipodidae	*Plesiosminthus admyarion nov. sp*			+		160	163, 166, 171
	P. schaubi meridionalis nov. subsp.				+	168	169, 171
Gliridae	*Gliravus bruijni*				+	172	176
	Peridyromys murinus			+	+	173	176
	Bransatoglis fugax				+	177	176
	Glirudinus glirulus				+	178	179
Sciuridae	*Heteroxerus paulhiacensis*			+	+	181	179
	Heteroxerus lavocati			+	?	181	179
Rhizospalacidae	*Rhizospalax poirrieri*				+	185	
Theridomyidae	*Issiodoromys bransatensis*			+	+	185	
	Archaeomys laurillardi				+	186	

Tableau 2.— Index des descriptions, figures et tableaux relatifs aux populations décrites.

Famille **CRICETIDAE** ROCHEBRUNE, 1883
Genre ***EUCRICETODON*** THALER, 1966

Eucricetodon thezelensis nov. sp.

Synonymie:

? pro parte *Eucricetodon praecursor* in Schaub, 1925 p. 39.

Eucricetodon sp. in de Bonis et Guinot, 1987.

Holotype: mandibule gauche portant I, M/1, M/2, M/3; Th.6353, Université de Poitiers. (Figure 4, planche 1 hors texte)

Localité-type et âge: Thézels (Lot, France), Miocène basal (MN 0).

Répartition: n'est connu pour le moment que de la localité-type.

Diagnose: *Eucricetodon* de dimensions intermédiaires entre *E. collatus* et *E. longidens*.

Molaires inférieures: présence fréquente du bras postérieur de l'hypoconide sur les M/1 (84%) et les M/2 (41%); il existe encore, mais très court, sur environ 14% des M/3. Métalophide peu fréquent et rarement complet à la M/1, inséré le plus souvent sur l'antéroconide à la M/2 et à M/3. Mésolophide présent sur 57% des M/1, 59% des M/2 et seulement 21% des M/3 et de façon générale nettement court.

Molaires supérieures: protolophe de M1/ inséré dans 65% des cas sur le bras postérieur du protocône et dans 33% sur l'arrière de ce tubercule. Mésolophe atteignant le bord labial sur 36% des M1/. Métalophe inséré dans 40% des cas sur le bras antérieur de l'hypocône, 53% sur l'hypocône lui-même et sur 7% des spécimens en arrière de celui-ci. Cingulum antéro-lingual absent sur un quart des M2/. Sur celles-ci le protolophe est inséré sur le bras antérieur du protocône dans 95% des cas. Sur un quart d'entre elles le mésolophe est long. L'insertion du métalophe se produit sur 84% des M2/ en avant de l'hypocône, jamais en arrière de celui-ci.

Ornementation de l'incisive inférieure avec deux côtes longitudinales en relief comme chez *Eucricetodon praecursor*

Diagnose différentielle:

Diffère de *E. collatus* de Küttigen par ses dimensions plus fortes. La documentation étant réduite à Küttigen, les différences morphologiques ne peuvent pas être établies avec sureté. Les plus significatives dans l'état actuel seraient: métalophide et ectomésolophide moins fréquents à la M/1 chez *E. thezelensis* nov. sp., ectomésolophide moins fréquent à M/2 et M/3. Insertion plus fréquente du métalophide sur l'antéroconide et mésolophide moins fréquent à M/3. Mésolophe de M2/ moins souvent long.

Diffère de *E. longidens* par ses dimensions plus faibles, ses proportions dentaires différentes, la plus grande fréquence du bras postérieur de l'hypoconide aux molaires inférieures, la présence beaucoup moins fréquente du métalophide à M/1, l'insertion plus souvent postérieure du métalophide de M/3, le mésolophe plus souvent long à M1/

et M2/.

Diffère de *E. dubius* par ses dimensions plus fortes, ses proportions dentaires différentes. Le mésolophe plus souvent long à M1/ et M2/. L'absence de deuxième mésolophe à M1/. La liaison antéroconide-protoconide et le métalophide plus fréquents aux M/1, sur lesquelles le bras postérieur de l'hypoconide est moins fréquent. Bras postérieur de l'hypoconide moins fréquent à M/2. Insertion plus antérieure du métalophide et bras postérieur de l'hypoconide plus fréquent à M/3.

Diffère de *E. praecursor*, son ancêtre probable, par ses dimensions plus fortes, le mésolophe moins souvent long à M1/ et M2/, la liaison antéroconide-protoconide plus fréquente à M/1, l'insertion plus antérieure du métalophide et le bras postérieur du protoconide un peu moins fréquent à la M/3.

Diffère de *E. hesperius,* possible descendant, par ses molaires inférieures et ses M2/ plus longues, ses M3/ plus courtes; le métalophide moins fréquent et le bras postérieur de l'hypoconide plus fréquent à la M/1; les mésolophides des M/1 et M/2 paraissant plus longs (différence non testée); le métalophide de M/3 inséré moins souvent sur le cingulum antéro-interne. Aux molaires supérieures aucune différence significative n'a été constatée pour les caractères étudiés (tableau 38).

Description de l'holotype (Figure 4, planche 1 hors texte):

La pièce est constituée par un fragment mandibulaire, amputé de sa branche montante, portant l'incisive et les trois dents jugales.

L'incisive porte deux côtes longitudinales bien marquées du côté externe de la face antérieure, la plus externe formant l'angle avec la face latérale externe. Des côtes fines, obliques, discontinues, localement parallèles entre elles, s'observent entre ces deux côtes principales. Quelques côtes fines, légèrement obliques, peuvent être observées par endroits du côté interne de la face antérieure de l'émail.

Dimensions des dents jugales. M/1: 1.88 x 1.24; M/2 :1.79 x 1.52; M/3 :1.68 x 1.37.

M/1: l'antéroconide est relié au bras antérieur du protoconide sur lequel s'insère le métalophide. Le bras postérieur du protoconide, oblique vers l'arrière, se termine librement. Le mésolophide est court. L'hypolophide rejoint l'avant de l'hypoconide. Le bras postérieur de l'hypoconide est présent.

M/2: le métalophide s'insère sur l'antéroconide. Le bras postérieur du protoconide est long, oblique vers l'arrière. Le mésolophide est court. L'hypolophide s'insère un peu en avant de l'hypoconide, sur son bras antérieur. Le bras postérieur de l'hypoconide est présent.

M/3: le métalophide s'insère sur le cingulum antéro-lingual. Le bras postérieur du protoconide, oblique vers l'arrière, est bien développé. Le mésolophide est absent. L'entoconide se fond dans la crête bordière linguale. L'hypolophide rejoint le bras antérieur de l'hypoconide en avant de l'hypoconide. Il n'y a pas de bras postérieur de l'hypoconide.

Mensurations:

Longueurs

dents	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	100	1.93	2.31	2.09 ± 0.01	0.08627	0.00744	4.12
M^2	116	1.43	1.84	1.62 ± 0.01	0.08848	0.00783	5.46
M^3	89	1.11	1.49	1.33 ± 0.01	0.07846	0.00616	5.90
M_1	111	1.54	2.09	1.83 ± 0.01	0.09347	0.00874	5.10
M_2	189	1.47	1.88	1.71 ± 0.01	0.07643	0.00584	4.47
M_3	104	1.40	1.81	1.65 ± 0.01	0.08566	0.00734	5.19

Largeurs

dents	n	l. min.	l. max.	l.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	100	1.28	1.62	1.44 ± 0.01	0.07292	0.00532	5.06
M^2	116	1.26	1.66	1.48 ± 0.01	0.07743	0.00599	5.23
M^3	89	1.14	1.41	1.29 ± 0.01	0.06198	0.00384	4.82
M_1	112	1.04	1.33	1.20 ± 0.01	0.06391	0.00408	5.33
M_2	189	1.14	1.64	1.38 ± 0.01	0.07487	0.00561	5.43
M_3	103	1.03	1.55	1.28 ± 0.01	0.07248	0.00525	5.66

Deux séries mandibulaires ont fournies les longueurs dentaires suivantes:
mandibule Th. 6351, L.M/1: 1.86, L.M/2: 1.75, L.M/3: 1.73 .
mandibule Th. 6352, L.M/1: 1.58, L.M/2: 1.62, L.M/3: 1.72 (Figure 5, m.)

Description: (Figures 4, 5 et 6)
Molaires supérieures (Figure 5):

M1/: l'antérocône est simple, plus ou moins étiré en lophe. Du côté labial il se prolonge par une crête cingulaire, parfois interrompue, qui aboutit le plus souvent à la base du paracône. Du côté interne, sur environ trois-quarts des dents, la fossette antérieure de la dent est fermée par un bourrelet cingulaire qui se développe plus ou moins fortement entre la facette d'usure linguale de l'antérocône et la base du protocône. Le bras antérieur du protocône peut manquer (Th. 5012). Sur un autre spécimen (Th. 5082) il rejoint l'antérocône et sur deux autres (Th. 5012 et Th. 5085) descend sur le flanc antérieur du protocône rejoignant lingualement l'angle antéro-interne de l'antérocône. Sur les autres dents il se termine librement dans la fossette antérieure mais dans environ la moitié des cas il est nettement court. Sur Th. 5037 il existe une crête accessoire basse reliant l'antérocône au bras antérieur du protocône. Le protolophe peut exceptionnellement manquer (1/88). Il s'insère sur l'arrière du protocône (22/89) ou plus souvent encore sur son bras postérieur (65/89). Une dent a montré son insertion sur le protocône lui-même (1/89). Une double liaison des tubercules antérieurs s'observe sur trois spécimens (3/86). L'endolophe est constitué par le fort prolongement oblique du bras antérieur de l'hypocône qui se renfle sur la plupart des dents au niveau du mésocône puis se poursuit sagittalement par un segment beaucoup plus grêle qui rejoint le bras postérieur du protocône. Le mésolophe peut être nettement court (5/100); dans les autres cas il est mi-long (45/100), trois-quarts long (14/100) ou atteint (36/100) le bord labial de la dent (Figure 5 d, j). Sur Th. 5085 le

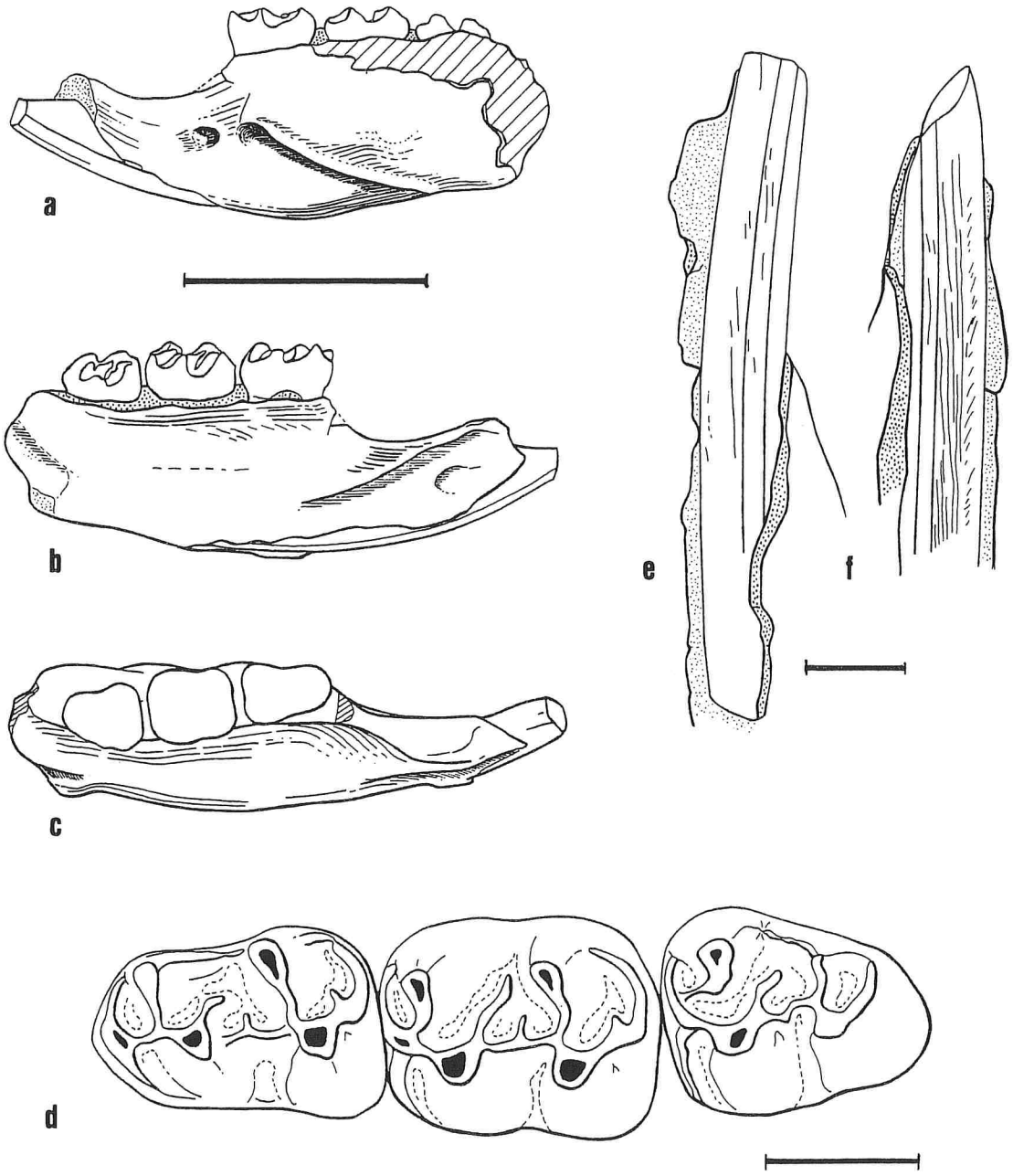


Figure 4.— *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. de Thézels. a-e: holotype; mandibule gauche portant I, M1-M3 , n Th. 6353, Université de Poitiers. a: vue externe; b: vue interne; c: vue supérieure. Echelle = 5 mm; d: vue occlusale des dents jugales; Echelle = 1mm. e: ornementation de l'incisive. f: incisive inférieure droite, mandibule n Th. 6352. Echelle = 1mm.

mésolophe envoie une petite crête accessoire en direction du protolophe. Le mésostyle peut manquer (9/95), lorsqu'il est présent il envoie une crête en direction du mésolophe sur environ un tiers des dents (27/71); cette dernière se relie au paracône sur Th. 5050. Le sinus est faiblement à modérément proverse. La présence d'un endostyle est exceptionnelle (3/96). Le métalophe rejoint le milieu de l'hypocône (48/91), l'avant de ce tubercule (36/91) ou plus rarement l'arrière de celui-ci (7/91). Le cingulum

postérieur, issu de l'hypocône, s'abaisse fortement bien en dessous du niveau des autres lophes avant de remonter à l'angle postéro-externe du métacône. Sur Th. 5026 ce cingulum et le bassin postérieur de la dent sont fortement réduits.

M2/: dent rectangulaire ou un peu rétrécie en arrière, possédant trois racines comme la M1/. Le cingulum antéro-externe est toujours présent. Le cingulum antéro-interne est bien développé sur environ un tiers des dents (48/122); sur les autres, il est réduit (43/122) ou absent (31/122). Sur un spécimen (Th. 5271), le cingulum antérieur n'est pas relié au bras antérieur du protocône. Le protolophe s'insère le plus souvent en avant du protocône (115/121) parfois sur le protocône lui-même (2/121). On peut observer une liaison postérieure (3/121) ou une double liaison (1/121) des tubercules antérieurs. Le sinus est en moyenne plus fortement proverse que sur M1/. L'endolophe s'insère sur le bras postérieur du protocône (115/121) ou, lorsque le sinus devient très oblique vers l'avant, devient plus interne et rejoint le protolophe (6/121). Sur quelques dents (3/129) il existe un court prolongement du bras postérieur du protocône en direction du paracône. Sur environ un tiers des dents (38/120) on observe un mésocône. Le mésolophe peut manquer (1/130). Il est nettement court sur 6% des dents (7/130); la plupart du temps il est mi-long (90/130), trois-quarts long (16/130) ou rejoint le bord labial (16/130). Le mésolophe est interrompu sur une dent (Th. 5322) et se soude au métacône sur une autre (Th. 5289). Un tiers des dents (35/114) ne montre pas de mésostyle. Lorsqu'il existe, il peut être tuberculaire (31/114) ou cingulaire (23/114). Il se lie quelquefois au métacône, parfois au paracône, ou peut envoyer une crête en direction du mésolophe. Du côté interne de la dent la présence d'un endostyle est exceptionnelle: il est alors tuberculaire (1/129) ou cingulaire (3/129). Sur deux dents existe une liaison protocône-hypocône qui délimite un petit puiselet à l'intérieur du sinus. Le métalophe s'insère le plus souvent en avant de l'hypocône, sur son bras antérieur (98/116), plus rarement sur l'hypocône lui-même (18/116). Le cingulum postérieur est conformé comme sur M1/.

M3/: toutes les M3/ possèdent trois racines. Elles peuvent être séparées, par leur forme, en deux catégories à peu près également représentées entre lesquelles s'observent tous les intermédiaires: dents triangulaires (84/158 = 53%) ou plus allongées (74/158 = 47%) du fait de la moindre réduction du lobe postérieur. Le cingulum antéro-interne est absent sur 57% des dents (88/155). Dans les autres cas il est bien développé (35/155 = 23%) ou réduit (32/155 = 20%). Le protolophe, qui manque exceptionnellement sur un spécimen (1/155), est plus ou moins oblique vers l'avant. Il s'insère sur le bras antérieur du protocône plus ou moins en avant de ce tubercule (109/155 = 70%), ou au niveau du point de jonction du bras antérieur du protocône avec le cingulum antéro-labial (43/155 = 28%) et seulement dans deux cas sur ce dernier (2/155). L'endolophe manque en avant du mésocône sur 13% des dents (20/154). Il est incomplet et se termine librement en avant de ce tubercule sur 16% des spécimens (25/154). Dans les autres cas il se relie au protolophe (44/154 = 29%), au point de jonction de ce dernier avec le bras antérieur du protocône (32/154 = 21%) ou sur le bras antérieur du protocône lui-même (33/154 = 21%). Le mésolophe est rarement absent (4/151) ou court (4/151 = 2,5%). La plupart du temps il est mi-long (53/151 = 35%) ou trois-quarts long (48/151 = 32%); il atteint la crête bordière labiale ou le mésostyle dans 28% des cas (42/151). Sur deux dents le mésolophe est interrompu. Sur Th. 5511 une crête accessoire, issue du mésocône, double postérieurement le mésolophe. Une autre crête accessoire, issue du protolophe en

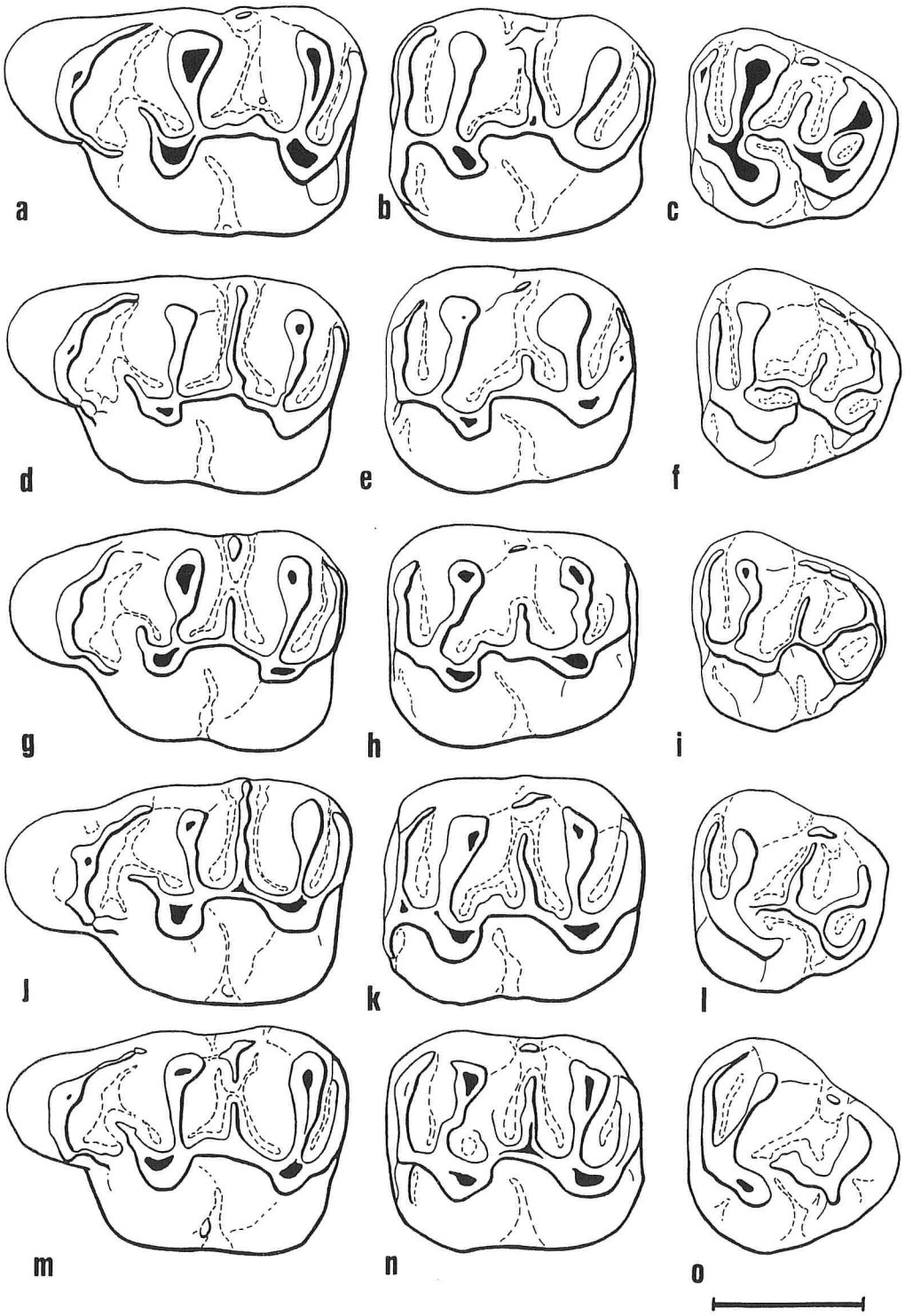


Figure 5.— *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. de Thézels. a: M1/ gauche, Th. 5011; b: M2/ gauche, Th. 5278; c: M3/ gauche, Th. 5485; d: M1/ gauche, Th. 5018; e: M2/ gauche, Th. 5282; f: M3/ gauche, Th. 5450; g: M1/ gauche, Th. 5043; h: M2/ gauche, Th. 5341; i: M3/ gauche, Th. 5501; j: M1/ gauche, Th. 5001; k: M2/ droite inversée, Th. 5205; l: M3/ gauche, Th. 5453; m: M1/ gauche, Th. 5031; n: M2/ gauche, Th. 5290; o: M3/ gauche, Th. 5496. Echelle: 1 mm.

direction du mésocône, s'observe sur deux dents. Le mésocône peut également envoyer une crête en direction du protolophe (une dent) qui rejoint ce dernier sur un autre spécimen. Une deuxième crête longitudinale entre protolophe et métalophe, portant un mésolophe, double labialement l'endolophe normal sur Th. 5514. Un mésostyle plus ou moins développé se manifeste sur 45% des dents (64/143). Une crête bordière labiale continue se développe sur environ deux tiers des dents (103/143). Le métalophe peut être très réduit ou incomplet (4 dents). Le protocône est séparé de l'hypocône sur 11% des dents (18/158). Dans les autres cas il s'étire vers l'arrière pour se souder à l'endolophe plus ou moins en avant de l'hypocône (110/158 = 70%); cette soudure est encore incomplète sur 19% des spécimens (30/158). Le cingulum postérieur et le quatrième synclinal externe manquent sur une dent (Th. 5496, figure 4, o).

Dents inférieures: (Figures 4 et 6)

Incisive (Figure 4): cinq fragments mandibulaires portant l'incisive permettent de constater l'existence de variations dans l'ornementation de cette dent. La face antérieure porte dans tous les cas, du côté externe, deux côtes parallèles en relief (Figure 4). Quelques stries fines, plus ou moins obliques et discontinues, s'observent entre les deux côtes principales (Th. 6332; Th. 6353, holotype; Th. 6335). Sur le spécimen Th. 6338, une côte longitudinale les sépare. La face antérieure peut porter, du côté interne, quelques stries fines courtes et un peu obliques (Th 6353, holotype; Th. 6335). Elles sont beaucoup plus nombreuses et longuement parallèles sur le spécimen Th. 6352 (Figure 4).

Chez *Eucricetodon praecursor* (Brunet *et al.*, 1981) et *Eucricetodon gerandianus* (Dienemann, 1987) l'incisive présente deux côtes longitudinales. M. Hugueney décrivant (1969, p. 44) l'ornementation de l'incisive inférieure chez *Eucricetodon longidens* signalait l'existence d'une troisième côte longitudinale plus fine entre les deux côtes principales, associées à "de nombreuses côtes très fines presque parallèles aux précédentes ou bien un peu obliques et s'interrompant fréquemment" sur la face antérieure. A Thézels une incisive (Th. 6338) porte également trois côtes. Ces faits suggèreraient une hétérogénéité de la population de Thézels. Cependant nous avons observé seulement deux côtes, associées à quelques stries fines peu marquées sur la face antérieure, chez un spécimen attribué a *Eucricetodon longidens* provenant de Coderet (Coll. USTL). De plus les dents jugales des quelques mandibules de Thézels s'intègrent parfaitement dans la variation biométrique et morphologique de *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. Enfin la valeur taxonomique de l'ornementation de l'incisive inférieure n'est pas connue. Les différences observées sont donc attribuées pour le moment à la variation intraspécifique.

M/1: le prélobe est court. L'antéroconide est simple et relié la plupart du temps (91/95) au métalophide par une arête cingulaire antéro-interne. Le cingulum antéro-externe s'abaisse en direction du protoconide. Le bras antérieur du protoconide peut manquer (6/96); lorsqu'il existe il rejoint l'antéroconide (50/96) ou, dans les autres cas, se termine librement dans la fossette antérieure de la dent (40/96). Le métalophide manque sur plus de trois-quarts des dents (84/95). Sur 8 % des dents (8/95) il est court ou seulement ébauché. Il est bien développé et rejoint le bras antérieur du protoconide sur trois spécimens (3/95). La jonction des deux tubercules antérieurs par le bras postérieur du protoconide existe dans 89% des cas (89/103). Sur une dent (Th. 5714)

existe une double liaison du métaconide et du protoconide. Sur la plupart des dents l'ectolophide se renfle au niveau du mésoconide qui présente deux arêtes, interne et externe. Le mésolophide est présent sur 57% des dents (59/104); lorsqu'il est présent, il est généralement court, rarement mi-long. Un ectomésolophide est présent sur environ 25% des dents (26/104) ou seulement ébauché (4/104). L'hypolophide s'insère en avant de l'hypoconide, sur son bras antérieur (98/105), ou juste en avant de ce tubercule (7/105). Le bras postérieur de l'hypoconide est presque toujours présent (91/108). Lorsque celui-ci est absent le cingulum postérieur se renfle, presque toujours, au niveau de l'hypoconulide.

M/2: le cingulum antéro-lingual délimite, en avant du métalophide, un bassin plus ou moins étroit qui disparaît presque sur Th. 5905. Le métalophide manque sur deux spécimens (2/153). Lorsqu'il est présent, il s'insère sur le bras antérieur du protoconide sur 17% des dents (26/151); dans les autres cas son insertion est plus antérieure: au niveau de l'antéroconide (121/151 = 80%) ou sur le cingulum antéro-lingual (4/151 = 3%). Le bras postérieur du protoconide peut être absent (1/160) ou très court (5/160); il se termine le plus souvent librement dans le bassin central de la dent (99/160). Dans 10% des cas (16/159) il se recourbe nettement en direction du métaconide ou s'accole à la base de ce tubercule (41/159). L'ectolophide, oblique, se renfle au niveau du mésoconide. Lorsqu'il est présent (93/157 = 59%) le mésolophide est généralement court; il atteint rarement (7/157 = 4%) la moitié de la distance séparant l'ectolophide du bord vestibulaire. Dans ce dernier cas, il peut se souder au bras postérieur du protoconide. Environ 9% des dents (15/159) montrent un ectomésolophide plus ou moins développé. Une petite crête endostylaire s'observe sur quelques dents (3/159) au bord postéro-lingual du métaconide. De même la présence d'un ectostylide tuberculaire est exceptionnelle (1/159), tout au plus se développe sur quelques dents (21/159) un méplat à l'ouverture du sinuside. L'hypolophide s'insère en avant de l'hypoconide sur le bras antérieur de ce tubercule. Le bras postérieur de l'hypoconide est présent sur 41% des dents (65/159) dont 12% sur lesquelles il est nettement court (19/159). Sur une dent, le bras postérieur de l'hypoconide rejoint l'entoconide. Lorsque le bras postérieur de l'hypoconide est absent le cingulum postérieur est fréquemment renflé, plus ou moins fortement, au niveau de l'hypoconulide.

M/3: le cingulum antéro-labial est le plus souvent nettement développé et largement séparé du protoconide. Il se prolonge sur le bord labial de la dent sur un spécimen. Le cingulum antéro-lingual isole, entre lui et le métalophide, un petit bassin qui a tendance à se réduire et peut même disparaître par accolement de ces deux crêtes (7/121). Le métalophide s'insère le plus souvent sur l'antéroconulide (95/121 = 78%), parfois (19/121 = 16%) sur le cingulum antéro-lingual (Figure 6, f), plus rarement sur le bras antérieur du protoconide (7/121 = 6%). Sur Th. 6149 le métalophide envoie une petite crête accessoire vers l'arrière. Le bras postérieur du protoconide, plus ou moins puissant, est oblique vers l'arrière et indépendant du métaconide. Il se relie à l'hypolophide sur Th. 6206. L'ectolophide, sauf exception, est disposé obliquement et montre, au niveau du mésoconide, un renflement variable. Le mésolophide manque le plus souvent (96/121= 79%); lorsqu'il est présent (25/121=21%), il est court, rarement mi-long. Un ectomésolophide est développé sur 4% des dents (5/121) et seulement ébauché sur quatre spécimens.

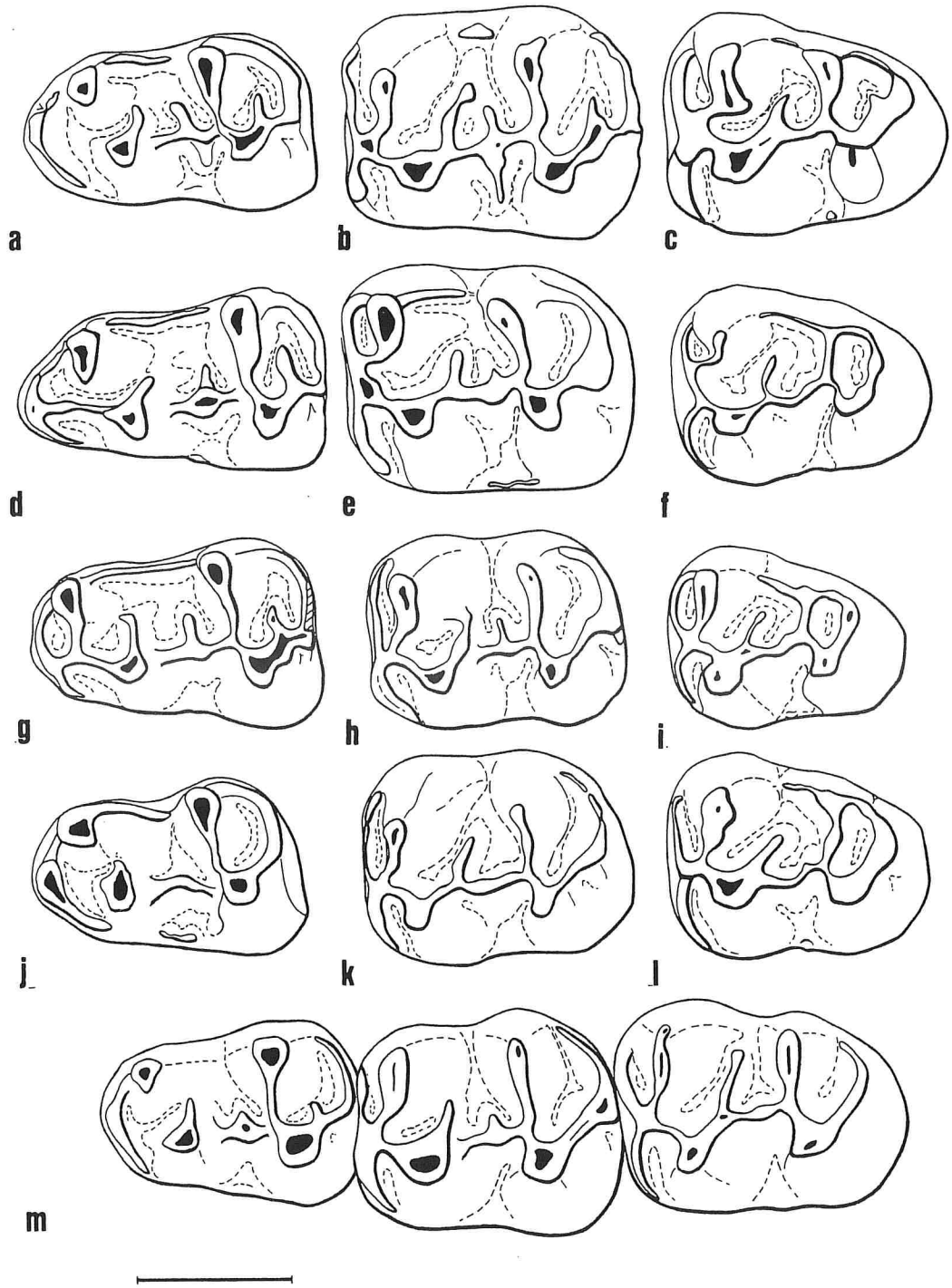


Figure 6.— *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. de Thézels. a: M/1 gauche, Th. 5745; b: M/2 droite inversée, Th. 5961; c: M/3 gauche, Th. 6012; d: M/1 gauche, Th. 5748; e: M/2 gauche, Th. 5923; f: M/3 gauche, Th. 6025; g: M/1 gauche, Th. 5707; h: M/2 gauche, Th. 5921; i: M/3 gauche, Th. 6020; j: M/1 gauche, Th. 7505; k: M/2 gauche, Th. 5913; l: M/3 gauche, Th. 6031; m: mandibule droite Th. 6352, inversée, portant M/1-M/2-M/3. Echelle 1 mm.

L'hypolophide rejoint le bras antérieur de l'hypoconide (119/121= 98%) plus ou moins en avant de ce tubercule, très rarement sur ce tubercule lui même (2/121). 14% des dents (17/121) montrent le bras postérieur de l'hypoconide, toujours très réduit. L'hypoconulide est très rarement marqué.

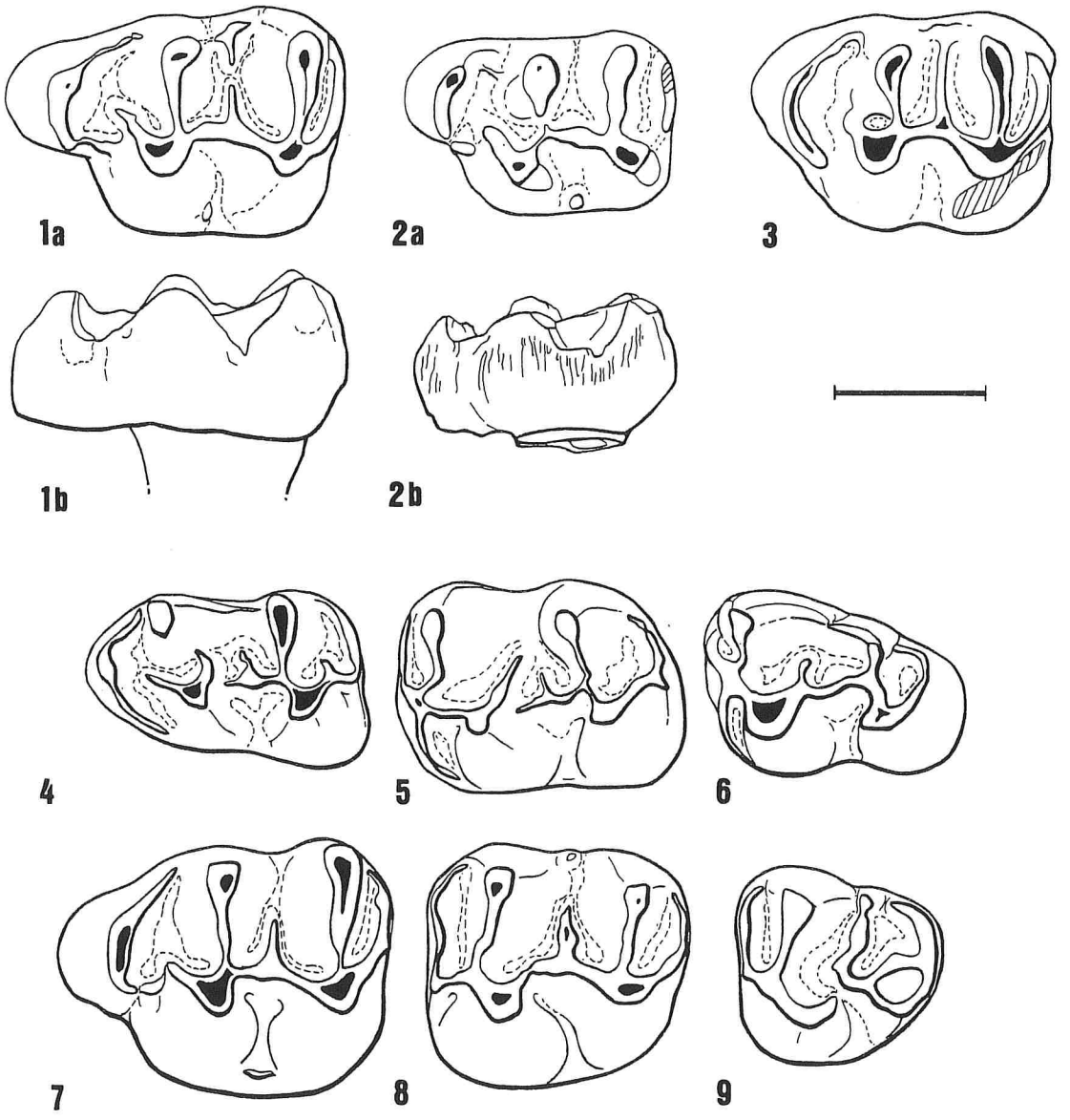


Figure 7.— 1-3: molaires supérieures des différents Cricetidae de Thézels. 1 - *Eucricetodon thezelensis* nov. sp., M1/ gauche n° Th. 5031, 1a: vue occlusale; 1b: vue linguale. 2 - *Pseudocricetodon* sp., M1/ gauche, Th. 6370, 2a: vue occlusale, 2b: vue linguale. 3 - *Eucricetodon* sp. 2 , M1/ gauche n° Th. 6360, vue occlusale.

4-9: *Eucricetodon* aff. *longidens* de Venelles. 4: M/1 gauche, VEL. 569; 5: M/2 gauche, VEL. 572; 6: M/3 gauche, VEL. 580; 7: M/1 gauche, VEL. 1410; 8: M/2 gauche, VEL. 549; 9: M/3 gauche, VEL. 560. Echelle 1 mm.

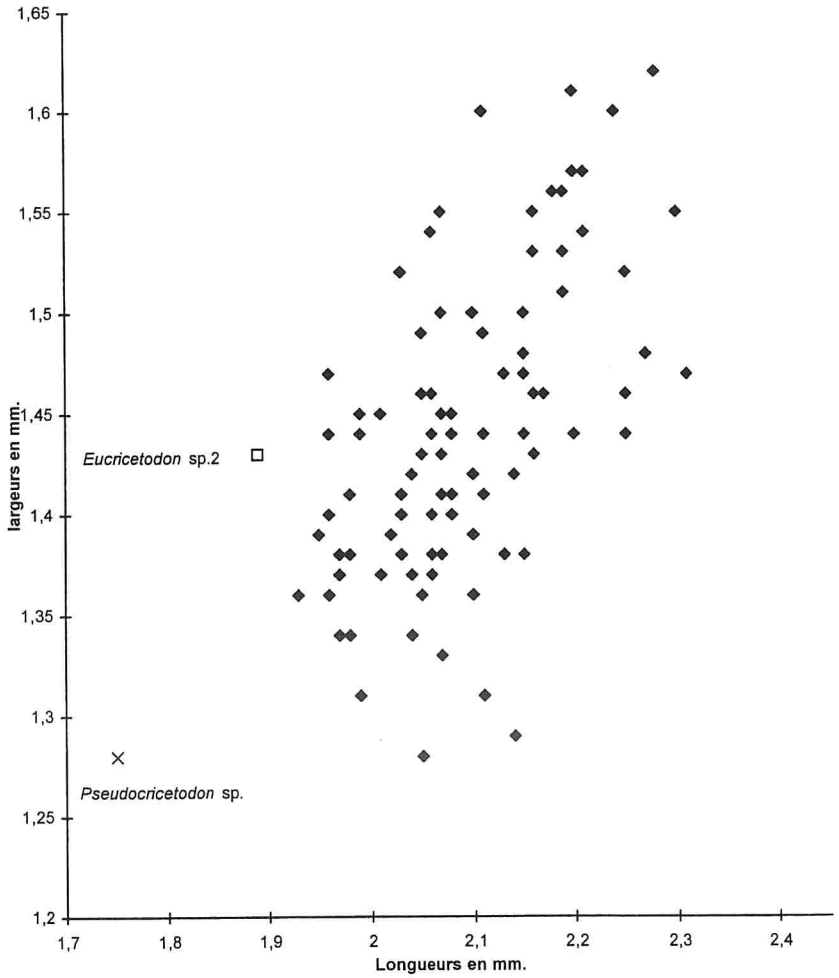


Figure 8.— Répartition des dimensions (L x l) des premières molaires supérieures de *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. , *Eucricetodon* sp. 2 et *Pseudocricetodon* sp. de Thézels.

Eucricetodon sp. 2

Une M1/ (1.89 x 1.43) de Thézels (Th. 6360) se place, par sa longueur plus faible, un peu en dehors de la limite de l'aire de répartition des dimensions des M1/ de *E. thezelensis* nov. sp. (Figure 8). Elle se distingue morphologiquement, outre son aspect massif, par un prélobe extrêmement large et court (Figure 7: 3) caractère jamais observé sur les nombreuses dents attribuées à *E. thezelensis* nov. sp. Les autres caractères: liaison du bras antérieur du protocône avec le paralophe, mésolophe long, métalophe inséré sur l'hypocône sont insuffisants pour donner une attribution spécifique à cette dent.

Pseudocricetodon sp.

Ce genre n'est identifiable que par une M1/ (1.75 x 1.28) qui se distingue nettement de ses homologues de *E. thezelensis* nov. sp. par ses dimensions plus faibles (Figure 8). Sur le plan morphologique, l'alignement de l'antérocône avec les paracône et métacône et le bord labial de la dent qui en résulte, plus rectiligne que chez *E. thezelensis* nov. sp., sont caractéristiques du genre (Figure 7: 2 a). L'émail de la couronne est chagriné (Figure 7: 2 b). Les tubercules sont massifs, le métalophe et le bras antérieur du protocône puissants. Le protolophe est interrompu avant sa jonction avec le bras postérieur du protocône. Le mésolophe est absent. Un endostyle est présent dans le sinus. Le cingulum postérieur est très bas par rapport aux autres crêtes.

Les dimensions de cette M1/ sont plus fortes que celles de *Pseudocricetodon thaleri* du gisement contemporain de Coderet.

Eucricetodon aff. *longidens* HUGUENEY, 1969

Holotype: Mand. g. + M/1-M/3. n° 96508. Département des Sciences de la Terre. Université Claude Bernard Lyon.

Localité type: Coderet , marnes gris-vert. Couche 3.

Répartition: Coderet (Allier), Venelles (Bouches-du-Rhône, France), Findreuse 8 et Boudry 2 (Molasse Suisse).

Matériel de Venelles.

Synonymie: *Eucricetodon collatus* (SCHAUB, 1925) in Aguilar *et al.* 1978.

Dimensions:

Venelles inférieur (Figure 7: 4 - 9)

Longueurs

dents	n	L. min.	L. max.	L.moy ± Sm.	σ	σ^2	V
M^1	10	1.93	2.20	2.04 ± 0.03	0.10706	0.01146	5.24
M^2	9	1.42	1.64	1.53 ± 0.02	0.05750	0.00331	3.76
M^3	12	1.25	1.40	1.33 ± 0.02	0.05262	0.00277	3.95
M_1	8	1.66	1.93	1.74 ± 0.03	0.08484	0.00720	4.88
M_2	9	1.65	1.83	1.73 ± 0.02	0.06523	0.00425	3.77
M_3	11	1.45	1.77	1.63 ± 0.02	0.08172	0.00668	5.01

Largeurs

dents	n	l. min.	l. max.	l. moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	10	1.27	1.56	1.40 ± 0.03	0.09253	0.00856	6.61
M^2	9	1.28	1.55	1.44 ± 0.03	0.09049	0.00819	6.28
M^3	12	1.23	1.40	1.30 ± 0.02	0.05558	0.00309	4.28
M_1	8	1.05	1.37	1.16 ± 0.03	0.09041	0.00817	7.79
M_2	9	1.30	1.54	1.43 ± 0.03	0.07529	0.00567	5.27
M_3	12	1.20	1.40	1.30 ± 0.02	0.07301	0.00533	5.62

Venelles supérieur

	Longueurs				largeurs			
dents	n	L.min.	L.moy.	L.max.	n	l.min.	l.moy.	l.max.
M^1	3	2.01	2.13	2.20	3	1.41	1.49	1.58
M^2	5	1.64	1.66	1.69	3	1.54	1.56	1.58
M^3	2	1.32		1.46	2	1.31		1.37
M_1	3	1.77	1.83	1.90	4	1.16	1.21	1.27
M_2	3	1.77	1.80	1.84	3	1.34	1.36	1.37
M_3	7	1.60	1.69	1.78	8	1.22	1.30	1.38

Description: aucune différence ne semble décelable entre les populations des deux niveaux de Venelles, séparés par 5 mètres de sédiments sur le terrain. Compte tenu de la continuité apparente de la sédimentation, on peut les considérer comme stratigraphiquement contemporains. Pour cette raison c'est l'ensemble du matériel qui est décrit ci-dessous.

Molaires supérieures (Figure 7: 7 - 9):

M1/: l'antérocône est simple et apparaît étiré en lophe après usure. Le bras antérieur du protocône se termine librement dans la fossette antérieure de la dent, excepté sur un spécimen où il se courbe pour rejoindre le paracône. Le protolophe s'insère sur le bras postérieur du protocône (12/14), parfois plus en avant, sur l'arrière de ce tubercule (2/14). Le mésolophide rejoint le bord labial sur la moitié des dents (6/12). Dans les autres cas il est de longueur moyenne et le mésostyle peut envoyer un prolongement dans sa direction (1/12). Le métalophe rejoint le bras antérieur de l'hypocône (3/12) plus fréquemment l'hypocône lui-même (7/12); sur deux dents il s'insère en arrière de ce tubercule.

M2/: le cingulum antéro-lingual manque sur une dent (1/13); dans les autres cas il est réduit (10/13) ou normalement développé (2/13). Le protolophe s'insère généralement sur le bras antérieur du protocône (13/14); il rejoint le cingulum antéro-labial sur un spécimen. Le mésolophe est long (4/14), trois quarts-long (3/14) ou mi-long (7/14). Le mésostyle, lorsqu'il existe, peut envoyer une crête dans sa direction. Le métalophe rejoint l'avant (8/12) ou le milieu de l'hypocône (4/12).

M3/: sur la plupart des dents (12/14), le protocône fortement étiré en arrière se soude à l'endolophe en avant de l'hypocône en fermant complétement la partie

antérieure du sinus très proverse. Le cingulum antéro-lingual manque sur environ un tiers des dents (5/13). Le mésolophe peut être long (7/13), trois-quarts long (2/13), mi-long (2/13) ou absent (1/13). Le métalophe peut manquer (1/14). Dans les autres cas il peut être bien développé (9/13) ou, très postérieur et court, limiter un postérosynclinal très réduit (4/13).

Molaires inférieures (Figure 7: 4 - 6):

M/1: quelques dents (2/10) montrent une liaison du bras antérieur du protoconide avec l'antéroconide. Le métalophide est présent sur environ la moitié des dents (4/9), il n'est relié au bras antérieur du protoconide que sur l'une d'elles. Sur la plupart des dents (9/11) le bras postérieur du protoconide est relié au métaconide. Sur l'échantillon observé le mésolophide est très fréquent (9/10) mais toujours court. Deux dents (2/9) montrent un ectomésolophide. Le bras postérieur de l'hypoconide semble beaucoup plus fréquent (7/9).

M/2: le métalophide s'insère le plus souvent (9/13) sur l'antéroconulide ou, dans les autres cas (4/13), plus postérieurement, sur le bras antérieur du protoconide. Le bras postérieur de ce dernier tubercule peut être relié au métaconide (3/14). L'ectolophide se renfle au niveau du mésoconide d'où part, sur environ trois-quarts des dents (10/14), un mésolophide court. L'ectomésolophide n'a été observé que sur trois spécimens (3/14), deux autres (2/13) montrent le bras postérieur de l'hypoconide.

M/3: le métalophide est inséré sur le cingulum antéro-lingual (8/17), sur l'antéroconulide (6/17) ou, plus rarement, sur le bras antérieur du protoconide (3/17). Quelques dents (3/17) ont un court mésolophide; l'une d'entre elles a montré un ectomésolophide. Le bras postérieur de l'hypoconide est absent.

Genre *ADELOMYARION* HUGUENEY, 1969

Adelomyarion vireti HUGUENEY, 1969

Holotype: fragment de maxillaire portant M1/, figuré par M. Hugueney (1969, fig. 16 et 35) et conservé dans les collections du Département des Sciences de la Terre de Lyon sous le n° 96688.

Localité-type: Coderet (Allier)

Diagnose originale: M. Hugueney, 1969, p.56.

Répartition stratigraphique: Oligocène supérieur (MP 29) à Miocène basal (MN 0).

Gisements: La Milloque, Dieupentale, Thézels (Aquitaine), Venelles (Provence), Coderet (Allier), Hinojosa de Jarque (Espagne).

Matériel de Venelles (Figures 9, 10; tableaux 40 à 45 en annexe).

Venelles supérieur.

Dimensions:

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	27	1.66	1.91	1.78 ± 0.01	0.0675	0.0045	3.79
M^2	33	1.25	1.59	1.46 ± 0.01	0.0732	0.0054	5.01
M^3	24	1.01	1.32	1.16 ± 0.02	0.0746	0.0056	6.43
M_1	26	1.32	1.71	1.54 ± 0.02	0.0860	0.0074	5.58
M_2	30	1.35	1.59	1.47 ± 0.01	0.0608	0.0037	4.13
M_3	15	1.17	1.49	1.32 ± 0.02	0.0921	0.0085	6.98

Largeurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	27	1.15	1.37	1.26 ± 0.01	0.0604	0.0036	4.79
M^2	32	1.22	1.52	1.39 ± 0.01	0.0680	0.0046	4.89
M^3	22	1.13	1.40	1.25 ± 0.01	0.0581	0.0034	4.65
M_1	29	0.94	1.18	1.03 ± 0.01	0.0582	0.0034	5.65
M_2	25	1.09	1.26	1.19 ± 0.01	0.0417	0.0017	3.50
M_3	15	0.99	1.22	1.11 ± 0.02	0.0600	0.0036	5.45

Description:

Molaires supérieures (Figure 9, tableaux 40 à 42 en annexe):

M1/: l'antérocône, très externe, montre sur une dent une tendance au dédoublement (Figure 9, e), celui-ci est réalisé sur un autre spécimen (1/24). Dans un cas (1/24) l'antérocône émet vers l'arrière une ébauche de crête en direction du paralophe. Une autre ébauche de crête peut être observée (Figure 9, c) en avant du paracône (2/25). Une liaison complète, mais basse, entre antérocône et paracône n'existe que sur un spécimen (1/24). Sur une dent, la crête issue de l'arrière de l'antérocône, très puissante, se relie directement au protocône. Dans les autres cas, l'antérocône est toujours fortement relié au bras antérieur du protocône par sa branche linguale. Du côté labial, une crête cingulaire plus ou moins développée le relie fréquemment (17/24) à la base du paracône. Cette liaison peut être basse (2/24) ou incomplète (3/24), et elle manque sur deux dents. Le paracône et le protocône sont obliques vers l'avant. Le bras antérieur du paracône est absent sur quatre dents, il est seulement ébauché sur deux spécimens et bien développé sur environ les trois-quarts des dents (19/24). Il rejoint fréquemment l'avant du protocône (16/24). Lorsque ce n'est pas le cas, le bras antérieur du protocône peut envoyer une crête (Figure 9, b et e) dans la direction du bras antérieur du paracône (7/24). Le bras postérieur du paracône manque sur deux dents (2/25). Le plus souvent (21/25) il rejoint le mésocône, plus ou moins nettement individualisé, ou le bras postérieur du protocône en avant de ce tubercule. La relation bras postérieur du protocône-mésocône est variable. Elle peut être bien développée (9/25), plus ou moins profondément incisée ou basse (13/25), subsister à l'état de trace sur une dent et manquer (Figure 9, e) sur deux autres (2/25). Le mésolophe, présent sur trois dents, est court (1/25) ou mi-long (2/25). La moitié des dents observées (12/24) ont montré (Figure 9, d) un mésostyle. Le métalophe est plus ou moins oblique vers l'avant (19/24) parfois presque transverse (5/24); il s'insère en avant

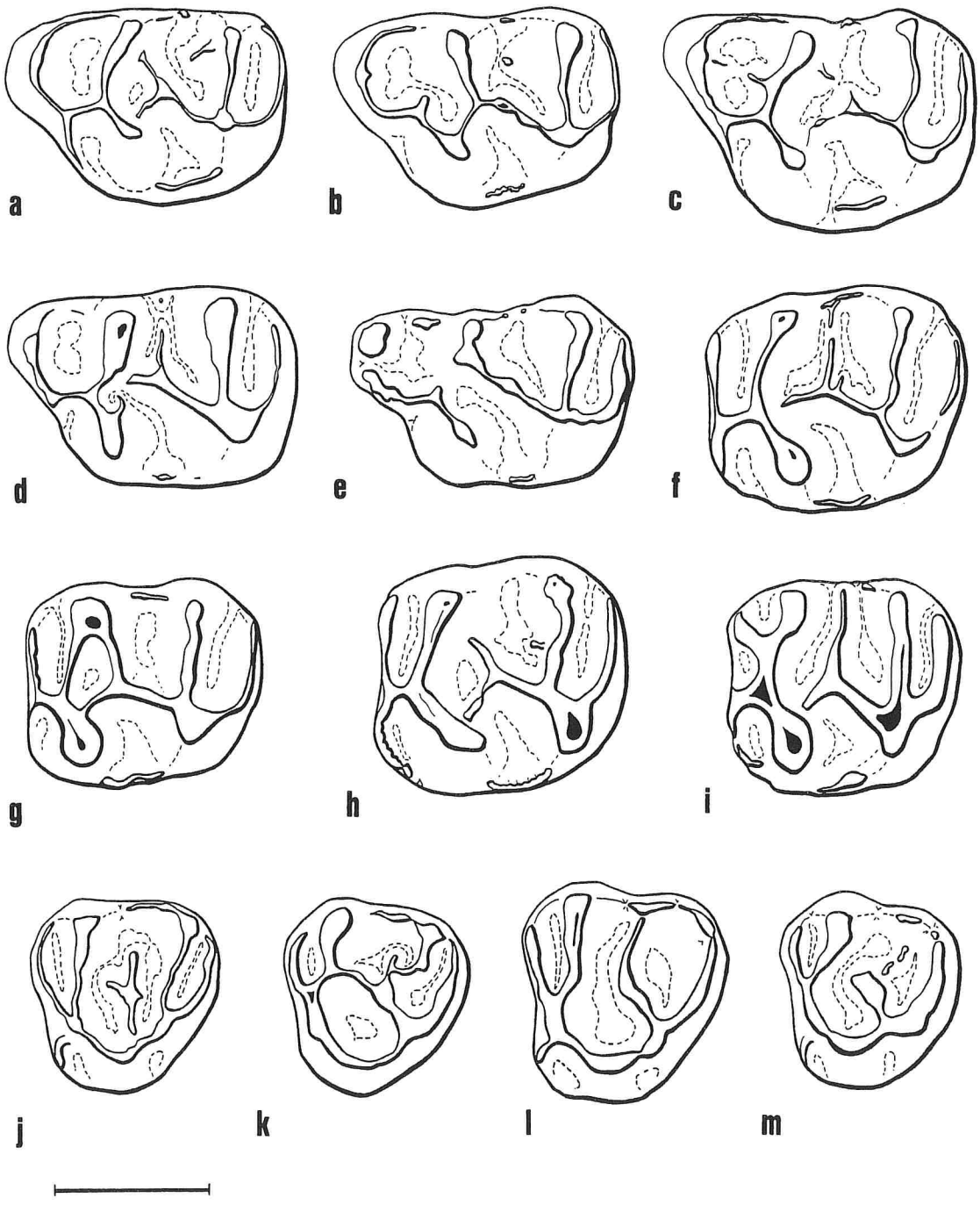


Figure 9.— *Adelomyarion vireti* HUGUENEY de Venelles. Molaires supérieures

a: M1/ g. VEL. 1416 (Venelles sup.); b: M1/ g. VEL. 1418 (Venelles sup.); c: M1/ d. inv. VEL. 1313 (Venelles sup.); d: M1/ d. inv. VEL. 1306 (Venelles sup.); e: M1/ d. inv. VEL. 1305 (Venelles sup.); f: M2/ g. VEL. 1318 (Venelles sup.); g: M2/ g. VEL. 1311 (Venelles sup.); h: M2/ g. VEL. 1324 (Venelles sup.); i: M2/ g. VEL. 635 (Venelles inf.); j: M3/ g. VEL. 1383 (Venelles sup.); k: M3/ g. VEL. 1369 (Venelles sup.); l: M3/ g. VEL. 1370 (Venelles sup.); m: M3/ g. VEL. 1386 (Venelles sup.). Echelle 1 mm.

de l'hypocône (23/25), plus rarement sur ce tubercule lui-même (2/25). Le métacône (une dent) ou le métalophe (1/25) peuvent envoyer une courte crête (Figure 9, a) en direction du mésocône. Le plus souvent, le sinus est barré lingualement par une crête cingulaire de force variable. Le cingulum postérieur est long et le synclinal postérieur toujours ouvert labialement.

M2/: la branche externe du cingulum antérieur atteint le plus souvent le niveau du paracône excepté sur un spécimen où elle est sensiblement plus courte. Elle s'insère fortement sur le protolophe sur une dent (Figure 9, i). A l'exception de deux dents (2/31), elle se renfle plus ou moins dans sa partie labiale (25/31) et forme un véritable petit tubercule antéro-labial sur quatre spécimens (4/31). La branche interne du cingulum antérieur, plus courte, peut se réduire fortement (2/30) et même (Figure 9, g) disparaître (4/30). Le protocône et le protolophe, obliques vers l'avant, se réunissent le plus souvent au niveau du cingulum antérieur. Dans quelques cas la jonction s'effectue en arrière de celui-ci, sur le bras antérieur du protocône. Sur une dent (1/32) l'endolophe n'est pas relié aux tubercules antérieurs. L'endolophe peut se diviser en deux branches (13/32) et contracter une double liaison (Figure 9, g) avec les tubercules antérieurs. Sur certains spécimens (14/32) il n'est relié qu'au protocône (Figure 9, i) et plus rarement (3/32) seulement au paracône ou au protolophe. Sur une dent (1/32) il s'insère à la jonction entre protocône et protolophe. Le mésocône est plus ou moins nettement individualisé. La branche externe de l'endolophe, lorsqu'elle ne rejoint pas le paracône, constitue un "pseudomésolophe" court (6/31), mi-long (4/31) ou atteignant (Figure 9, f, i) le bord labial (4/31). Un véritable mésolophe, en arrière de cette crête (Planche 9, f) est présent sur une seule dent (1/32). Un mésostyle, tuberculaire, n'est présent que sur cinq spécimens (5/31); une petite crête, en arrière du paracône, existe sur deux dents à son emplacement. Sur plus de la moitié des dents (19/32), le sinus est fermé lingualement par une crête cingulaire de développement variable. Le métalophe s'insère toujours en avant de l'hypocône; il peut envoyer une courte crête vers l'avant en direction du paralophe (une dent) ou être relié par une crête accessoire au postérolophe. Ce dernier limite un synclinal postérieur toujours ouvert du côté labial.

M3/: le cingulum antéro-interne, séparé de l'antérocône sur une dent, se termine toujours librement. Il est de longueur variable, pouvant se développer sur environ la moitié ou plus de la moitié de la largeur de la dent (7/23). Il est plus souvent réduit à environ un tiers de la largeur de la dent (14/23), plus rarement très court (2/23). Le cingulum antéro-interne, plus court, est fortement développé sur quelques dents (4/22); il tend à se réduire sur environ la moitié des dents (12/22) ou disparaît (6/22). Le protolophe manque sur un spécimen. Dans les autres cas, il est plus ou moins oblique vers l'avant et rejoint l'antérocône. Sur deux spécimens, il s'insère sur le bras antérieur du protocône et, devenu quasiment transverse, délimite un long synclinal antérieur. Dans le domaine central de la dent il est possible de retrouver les éléments de structure des M2/ avec des associations et des développements très variables. Ainsi (Tableau 44 en annexe), les branches interne et externe de l'endolophe, présentes ou non simultanément, peuvent rejoindre ou non respectivement le protocône, l'antérocône ou le paracône. Un mésolophe de longueur variable se surajoute ou non à ces éléments. L'endolophe peut disparaître (Figure 9, l) en avant du mésocône (7/23), ou rejoindre sans se diviser le paracône. Un mésostyle a été observé sur trois dents. Le métacône peut être bien développé (12/23) ou réduit (6/23); sur cinq spécimens il est à peine ou

non discernable (Figure 9, m). Le métalophe peut être absent ou incomplet (6/23) (Figure 9, m); la plupart du temps il s'insère en avant de l'hypocône (15/23), parfois sur ce tubercule lui-même (1/23) ou sur le mésolophe (1/23). Le protocône est toujours relié à l'hypocône. Un sinus peut être creusé du côté lingual entre ces deux tubercules (12/23); dans les autres cas la connexion longe le bord lingual sans interruption (Figure 9, k). Le cingulum postérieur est relié (14/20) au métacône (Figure 9. l) ou en est séparé par une vallée (Figure 9, j).

Molaires inférieures (Figure 10, tableaux 43 à 45 en annexe):

M/1: le prélobe est peu développé. Sur environ la moitié des dents (11/23) l'antéroconide, à peine individualisé, est fondu dans la crête antérieure; il constitue un net tubercule dans les autres cas (12/23). Il est relié au métaconide par une crête haute qui peut montrer un étranglement ou une petite incisure (3/23) entre les deux tubercules (Figure 10, a, d). Du côté externe une crête s'abaisse rapidement en direction de la base du protoconide à laquelle elle se soude nettement sur environ la moitié des dents (12/27). Le protoconide est transverse (11/28) ou un peu oblique vers l'avant (16/28); il est oblique vers l'arrière sur un spécimen. Le bras antérieur du protoconide est toujours présent. Il rejoint le plus souvent l'antéroconide (15/28), plus rarement la crête de jonction de ce dernier avec le métaconide (3/28) ou ce tubercule lui-même (2/28); dans les autres cas il est de longueur variable et se termine librement en direction de l'antéroconide (Figure10, c) ou du métaconide. Le bras postérieur du protoconide se manifeste, sur deux dents, sous la forme d'une courte pointe; il est bien développé sur cinq autres spécimens (5/28) sans jamais rejoindre complètement le métaconide. Le métalophide est présent sur environ un tiers des dents (10/28), et sur la moitié de ces dernières (5/28) il rejoint le bras antérieur du protoconide. Un mésolophide court (Figure 10, b) existe sur deux dents (2/28). On peut observer un ectomésolophide (Figure 10, a) court à mi-long (2/28) ou seulement ébauché (2/28). L'hypolophide est transverse (12/28), plus ou moins oblique vers l'avant (10/28), parfois oblique vers l'arrière (6/28) et s'insère dans tous les cas sur le bras antérieur de l'hypoconide. C'est au point de jonction de ces deux crêtes que s'insère généralement l'ectolophide. Ce dernier est aminci sur deux dents en arrière du mésoconide et, sur l'une d'elle, également en avant de ce tubercule. Le mésoconide peut être totalement absent (11/26); dans les autres cas il est peu individualisé (12/26), rarement bien développé (3/26). Sur la plupart des dents une crête descend lingualement en arrière du métaconide; elle se relie fortement à l'entoconide sur un spécimen (Figure 10, b). Il n'y a pas de mésostylide. Du côté externe une crête ferme le sinuside sur la plupart des dents (21/24). Le cingulum postérieur rejoint le métaconide (Figure 10, b, c, d) en formant le plus souvant une muraille haute (21/26) qui enclôt le synclinide postérieur; dans les autres cas (5/26) il s'abaisse vers la base du métaconide (Figure 10, a). L'hypoconulide est fréquemment développé (21/26). Sur deux dents il est séparé de l'hypoconide par un incisure. Sur trois spécimens le cingulum postérieur possède une branche externe qui délimite sur deux d'entre eux un postérosinuside. Une crête accessoire reliant l'hypolophide au cingulum postérieur est présente sur une dent (Figure 10, d).

M/2: la branche linguale du cingulum antérieur, moins développée que l'interne, rejoint le métaconide (21/25) qui forme l'angle antéro-interne de la dent; elle peut en être séparée par un incisure (Figure 10, g) plus ou moins profonde (5/25).

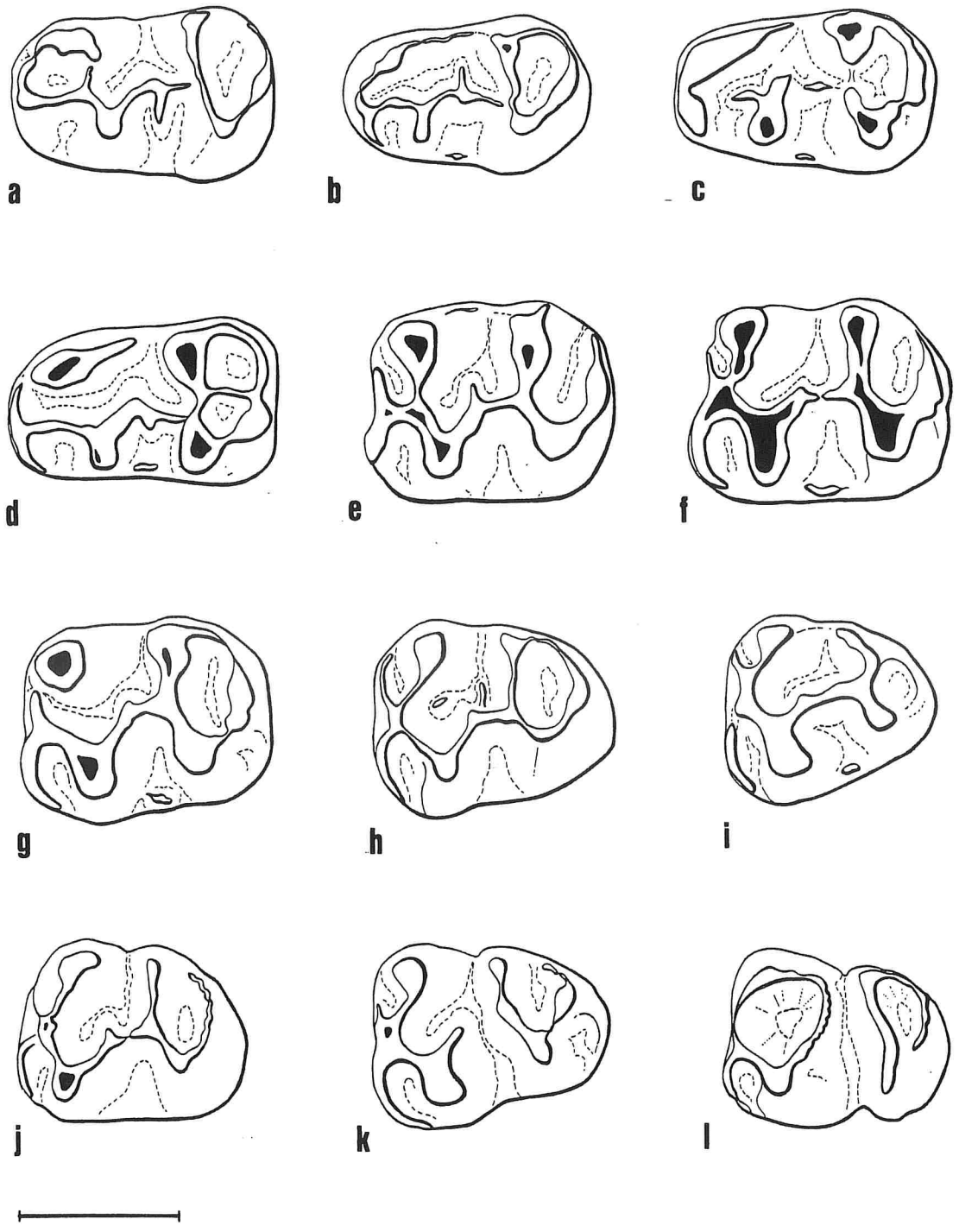


Figure 10.— *Adelomyarion vireti* HUGUENEY de Venelles. Molaires inférieures.

a: M/1 g. VEL. 1234 (Venelles sup.); b: M/1 d. inv. VEL. 1250 (Venelles sup.); c: M/1 d. inv. VEL. 1251 (Venelles sup.); d: M/1 g. VEL. 1249 (Venelles sup.); e: M/2 d. inv. VEL. 1267 (Venelles sup.); f: M/2 d. inv. VEL. 1260 (Venelles sup.); g: M/2 g. VEL. 1259 (Venelles sup.); h: M/3 g. VEL. 1295 (Venelles sup.); i: M/3 g. VEL. 617 (Venelles inf.); j: M/3 d. inv. VEL.1290 (Venelles sup.); k: M/3 g. VEL. 613 (Venelles inf.); l: M/3 d. inv. VEL. 1297 (Venelles sup.). Echelle 1 mm.

Le cingulum antéro-labial s'abaisse vers la base du protoconide et rejoint ce tubercule dans quelques cas (6/24). Le métalophide est présent sur environ trois-quarts des dents (19/26), il est court sur quatre d'entre elles (4/19); dans les autres cas il rejoint l'antéroconulide (2/19) ou, plus fréquemment, rejoint le bras antérieur du protoconide (10/19). Il peut en être séparé par une petite incisure (3/19). Lorsqu'il existe (17/30) le bras postérieur du protoconide (Figure10, e) est très court (8/17) ou court (7/17) et ne rejoint la base du métaconide que sur deux spécimens (2/17). Le mésoconide n'est apparu vraiment individualisé que sur une dent; le mésolophide et l'ectomésolophide n'ont pas été observés. L'ectolophide est continu, il montre un rétrécissement ou une incisure (Figure 10, f), en avant de l'hypolophide, sur trois dents. L'hypolophide est le plus souvent plus ou moins oblique vers l'avant (29/30), dans un cas vers l'arrière (1/30) et rejoint toujours le bras antérieur de l'hypoconide en avant de ce tubercule. Le cingulum postérieur est séparé de l'hypoconide par une encoche sur un spécimen. Il remonte vers le haut de l'entoconide et isole ainsi le postérosynclinide sur environ la moitié des dents (15/27), dans les autres cas il s'abaisse jusqu'au pied de ce tubercule. On observe fréquemment (19/27) un hypoconulide. Comme sur M/1 une crête linguale peut être observée en arrière du métaconide (9/23), de même qu'une crête basse fermant lingualement le synclinide médian. Le sinuside est parfois transverse (8/30), le plus souvent (22/30) oblique vers l'arrière. Il porte sur son bord labial une crête cingulaire plus ou moins nette et discontinue sur environ 72% des dents (18/25).

M/3: la branche labiale de l'antérolophide est bien développée est descend vers la base du protoconide dont elle est toujours séparée par une profonde vallée. La branche interne est présente sur trois dents et séparée du métaconide par une encoche; elle est absente sur les autres dents (10/13), le bord mésial de la dent étant alors constitué par le métalophide. Celui-ci, toujours présent, s'insère dans tous les cas au niveau de l'antéroconide (13/13). Le bras postérieur du protoconide peut manquer (4/13). Lorsqu'il existe, il est court ou très court (4/13), mi-long (4/13) et ne rejoint le métaconide que dans un cas. Le mésolophide (Figure 10, h) a été observé sur une dent (1/15) qui porte de plus un ectomésolophide rejoignant le bord labial. L'ectolophide absent (Figure 10, l) sur une dent (1/15), est interrompu (Figure 10, k) sur trois autres (3/15), ou montre (Figure 10, j) une incisure (1/15). Il est continu dans les autres cas (10/15). Un petit tubercule labial (ectomésostylide) est présent sur deux dents (Figure 9, i) en bordure du sinuside. Ce dernier est transverse ou un peu oblique vers l'avant (7/15) ou bien, oblique vers l'arrière (8/15). Du côté interne, deux dents présentent une crête fermant le synclinide médian (2/15); sur un autre spécimen celui-ci est fermé par la soudure de l'entoconide avec le métaconide. L'hypolophide s'insère toujours sur le bras antérieur de l'hypoconide en avant de ce tubercule; il peut être oblique vers l'arrière (7/15), transverse (1/15) ou oblique vers l'avant (7/15). Le cingulum postérieur rejoint l'entoconide et ferme le synclinide postérieur par une muraille élevée (12/14) ou s'abaisse vers la base de ce tubercule en pouvant devenir discontinu. Un hypoconulide est individualisé sur environ la moitié des dents (8/14). Les ébauches d'un cingulum postérieur externe et d'un postérosinuside s'observent sur deux dents.

Matériel de Venelles inférieur

En première analyse, les populations des deux niveaux de Venelles nous ont paru

légèrement différentes, du fait de l'existence de morphotypes semblant particuliers à l'une ou à l'autre. Pour cette raison, malgré des effectifs faibles, notamment à Venelles inférieur, il nous a semblé intéressant de les décrire séparément puis de les comparer afin de tester la signification des différences. Finalement, parmi l'ensemble des caractères comparés (Tableaux 40 à 45 en annexe) une seule d'entre elles (fréquence du cingulum antéro-lingual à la M/2) s'est avérée significative (χ^2 = 4.59) au seuil de sécurité de 95%. Ces deux populations sont donc considérées comme morphologiquement très proches. Pour cette raison les comptages réalisés dans les deux niveaux ont été regroupés (Tableaux 40 à 45 en annexe; tableau 10) sous la dénomination Venelles S + I (supérieur + inférieur). Ce sont ces fréquences cumulées qui seront comparées à celles des populations de La Milloque et Coderet couche 3 dans le chapitre II.

Dimensions:

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	8	1.60	1.81	1.73 ± 0.02	0.0563	0.0032	3.25
M^2	14	1.38	1.58	1.50 ± 0.02	0.0658	0.0043	4.39
M^3	12	1.08	1.26	1.18 ± 0.02	0.0582	0.0034	4.93
M_1	7	1.49	1.58	1.53 ± 0.02	0.0389	0.0015	2.54
M_2	7	1.40	1.53	1.47 ± 0.02	0.0501	0.0025	3.41
M_3	10	1.15	1.41	1.30 ± 0.03	0.0805	0.0065	6.19

Largeurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	8	1.17	1.24	1.21 ± 0.01	0.0242	0.0006	2.00
M^2	12	1.27	1.51	1.36 ± 0.02	0.0678	0.0046	4.98
M^3	12	1.14	132	1.24 ± 0.02	0.0580	0.0034	4.68
M_1	8	0.98	1.06	1.02 ± 0.01	0.0273	0.0007	2.67
M_2	7	1.17	1.31	1.21 ± 0.02	0.0432	0.0019	3.57
M_3	10	0.92	1.19	1.09 ± 0.02	0.0766	0.0059	7.03

Description.

***Molaires supérieures*:**

M1/: l'antérocône est dédoublé sur une dent (1/9). Il peut émettre une courte crête vers l'avant (1/9) ou vers l'arrière (1/9). Le bras antérieur du paracône rejoint le bras antérieur du protocône (7/9) ou se termine librement (2/9), le bras antérieur du protocône envoyant alors une petite crête dans sa direction. Le bras postérieur du paracône manque sur une dent (1/9), dans les autres cas il rejoint le mésocône ou l'endolophe en avant de ce dernier. Le mésocône est toujours présent. La liaison protocône-mésocône est basse (3/9), incisée plus ou moins profondément (3/9), incomplète (2/9) ou totalement absente (1/9). Le mésolophe n'a pas été observé. Trois dents présentent un mésostyle. Le métalophe est oblique vers l'avant (5/9) ou

transverse, il est toujours relié à l'avant de l'hypocône (9/9). Le sinus, proverse, est fermé par une crête linguale sur la plupart des dents. Le cingulum postérieur est conformé comme à Venelles supérieur.

M2/: excepté sur deux dents (2/13) la branche externe du cingulum se renfle plus ou moins dans sa partie labiale. Le cingulum antéro-lingual plus court est toujours bien développé (12/12). Le protolophe rejoint le bras antérieur du protocône (9/12) ou l'antéroconule (3/12). Le mésocône est le plus souvent (11/12) bien individualisé. Sur une dent (1/14) l'endolophe n'est pas relié aux tubercules antérieurs. Dans les autres cas il contracte une double liaison avec ces derniers (3/14), se relie seulement au paracône (1/14) ou au protocône (9/14). Dans ce dernier cas, la branche externe de l'endolophe, lorsqu'elle est présente, constitue un pseudomésolophe (8/14) pouvant atteindre le bord labial. Le véritable mésolophe n'est présent que sur deux dents (2/14). Le mésostyle est présent sur un quart des dents (3/12). Le métalophe s'insère en avant de l'hypocône (12/13) ou en arrière de ce tubercule (1/13). Une crête plus ou moins développée s'observe sur environ la moitié des dents (8/13) en bordure linguale du sinus.

M3/: On retrouve les mêmes variations que celles observées à Venelles supérieur. Le métacône est faible sur une dent et indiscernable sur deux autres. Le métalophe toujours présent est inséré en avant de l'hypocône (11/12) ou sur le mésolophe (1/12). La connexion protocône-hypocône délimitant encore un sinus entre les deux tubercules est présente sur deux tiers des dents (9/12), elle est continue le long du bord lingual dans les autres cas. Le cingulum postérieur se relie au métacône (7/11) ou non. Un postérosinus a été observé en arrière du cingulum postérieur sur une dent.

***Molaires inférieures*:**

M/1: Mal représentées et partiellement endommagées, leur morphologie entre dans le domaine des variations observées à Venelles supérieur. On peut toutefois observer sur une dent la liaison du métaconide avec l'arrière du protoconide. Mais ce n'est pas significatif compte tenu du faible nombre de dents dans les deux cas.

M/2: lorsqu'il existe (4/5) le métalophide est court (2/5), rejoint le bras antérieur du protoconide (1/5) ou se relie au cingulum antérieur (1/5). Le bras postérieur du protoconide, court ou très court, est présent sur deux spécimens (2/6). Le mésoconide et le mésolophide sont absents. L'ectolophide est complet, simplement aminci sur une dent. L'hypolophide est le plus souvent oblique vers l'avant (5/7); il peut être tranverse (1/7) ou oblique vers l'arrière (1/7). On peut observer une crête à l'ouverture du synclinide médian (1/6) ou du sinuside (3/6). Ce dernier est transverse (3/7) ou oblique vers l'arrière. Deux dents (2/4) montrent une encoche entre l'hypoconide et le cingulum postérieur. Celui-ci porte un hypoconulide bien individualisé (4/5) et ferme le synclinide postérieur par une muraille élevée sur quatre dents (4/6). Une dent présente un postérosinuside.

M/3: elles diffèrent significativement, ($\chi^2 = 4.59$) au seuil de sécurité de 95%, de celles de Venelles supérieur par la présence, sur la plupart des dents, d'un cingulum antéro-interne court (5/9) ou vestigial (3/9). Le métalophide manque sur deux dents (2/10). Lorsqu'il existe, il se relie à l'antéroconulide (1/8) ou au cingulum antérieur (7/8). Le bras postérieur du protoconide est présent et se termine librement sur la moitié

des dents (5/10). Il n'y a ni mésoconide, ni mésolophide, ni ectomésolophide. L'hypolophide est transverse (2/15), oblique vers l'arrière (4/15) ou l'avant (4/15). L'ectolophide est interrompu sur trois spécimens (3/10). Le sinuside est transverse (5/10) ou oblique vers l'arrière. Le synclinide et le cingulum postérieurs ont presque disparu sur une dent. Dans les autres cas le cingulum postérieur peut être séparé de l'hypoconide (1/10) et se renfle le plus souvent au niveau de l'hypoconulide (8/10). Sur quatre dents, il rejoint l'entoconide en fermant lingualement le postérosynclinide, sur les autres il s'abaisse vers la base de l'entoconide (6/10).

Matériel de Thézels (Figure 11)

Matériel et dimensions:

M^1: --- x ---	M^2: 1.36 x 1.36	M^3: 1.15 x 1.27
M_1: 1.46 x 0.99 1.34 x 0.84 1.37 x 0.93 1.43 x 0.88 1.46 x 0.95 1.47 x 0.99 1.52 x 0.98 1.41 x 0.96 1.44 x 0.97	M_2: 1.54 x 1.24 1.49 x 1.10 1.50 x 1.27 1.42 x 1.16 1.38 x 1.01	M_3: 1.33 x 1.07

Description:

***Molaires supérieures*:**

M1/: l'unique M1/ est amputée du prélobe et de l'essentiel du protocône. Il ne semble pas y avoir eu de bras antérieur du paracône. La liaison du bras postérieur du paracône avec le mésocône est incisée par une profonde vallée. La liaison mésocône-protocône se fait par une crête très basse. Il n'y a pas de mésolophe, ni de mésostyle. Le métalophe, transverse, rejoint l'avant de l'hypocône qui forme l'angle postéro-interne de la dent. Le sinus est proverse, fermé lingualement en avant de l'hypocône par une crête cingulaire. Le cingulum postérieur délimite un postérosynclinal qui semble avoir été largement ouvert du côté labial.

M2/: sur Th. 6402, le cingulum antéro-externe est renflé à son extrémité et laisse largement ouvert, du côté labial, le petit synclinal qu'il délimite en avant du paralophe. La branche interne du cingulum est présente. Sur Th. 6402 et 6403 le protolophe et le protocône sont obliques vers l'avant. Le mésocône est bien individualisé, sans mésolophe. Sur le spécimen Th. 6403, l'endolophe est nettement relié à l'arrière du protocône; Sur Th. 6402 (Figure 11, a) l'endolophe est réduit à une faible crête, très basse, entre le mésocône et le point de jonction protolophe - protocône. Le bras externe de l'endolophe se termine librement dans le bassin central. Il n'y a pas de mésolophe. Un petite crête mésostylaire existe en arrière du paracône. Le sinus interne, très long, est

fortement oblique vers l'avant. Sur les deux spécimens, le métalophe s'insère en avant de l'hypocône. Le postérolophe délimite un synclinal postérieur ouvert labialement.

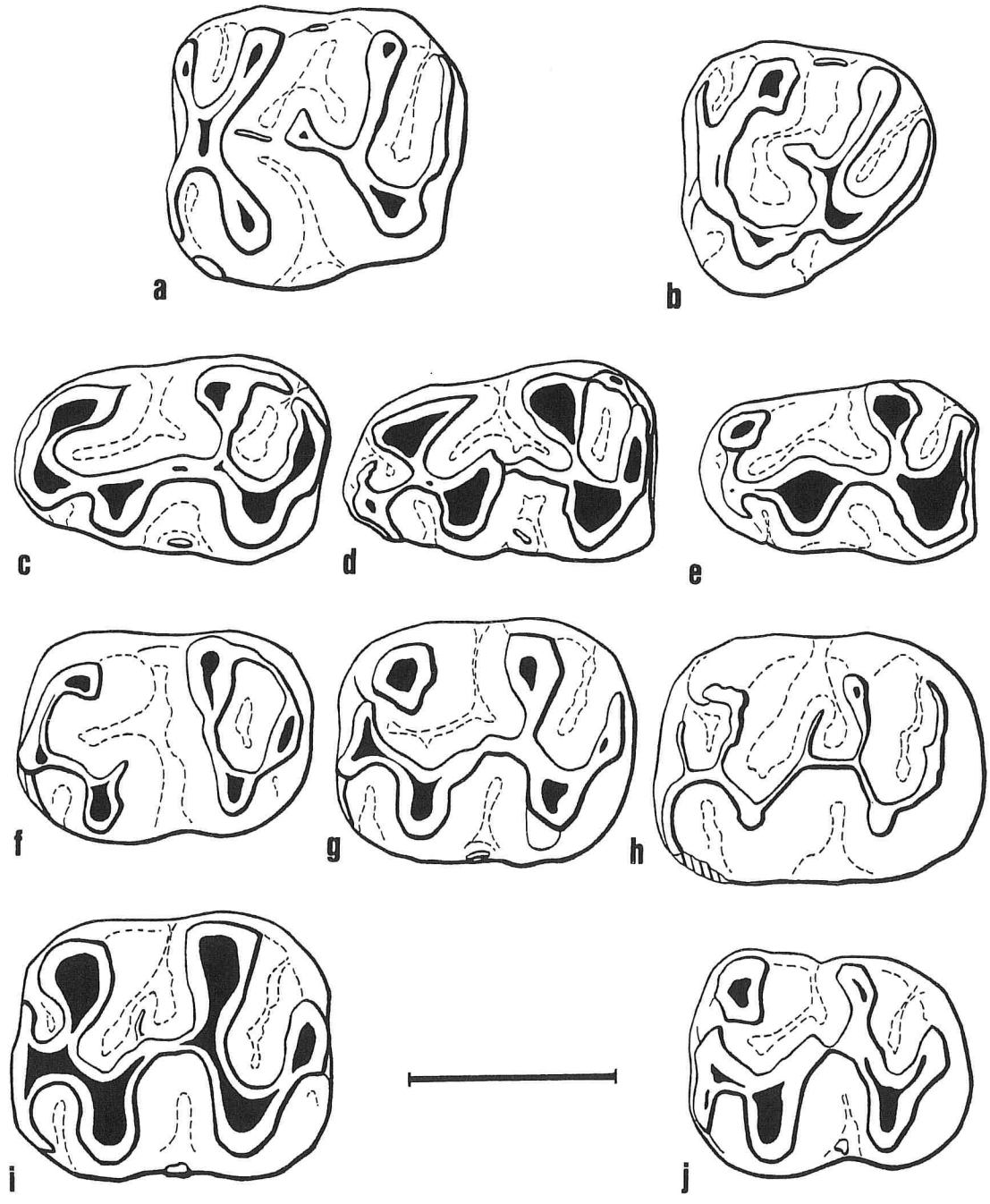


Figure 11.— *Adelomyarion vireti* HUGUENEY de Thézels.

a: M2/ gauche, Th. 6402; b: M3/ droite inversée, Th. 6405; c: M/1 droite inversée, Th. 6411; d: M/1 gauche, Th. 6410; e: M/1 gauche, Th. 6407; f: M/2 gauche, Th. 6420; g: M/2 droite inversée, Th. 6419; h: M/2 gauche, Th. 6416; i: M/2 droite inversée, Th. 6418; j: M/3 gauche, Th. 6421. Echelle 1 mm.

Sur Th. 6403, très usée, semble exister la trace d'une crête accessoire entre cingulum postérieur et métalophe.

M3/: la branche externe du cingulum antérieur se renfle à son extrémité labiale. La branche interne est vestigiale. Le protolophe est très oblique vers l'avant et rejoint le cingulum antéro-externe au niveau de l'antéroconule allongé transversalement. Le métalophe est inséré en avant de l'hypocône. Ce dernier est relié au protocône. L'endolophe s'interrompt dans le bassin central de la dent. Il n'y a pas de mésolophe. Une petite crête est ébauchée en arrière du paracône en direction de l'endolophe. Une crête cingulaire labiale est présente entre paracône et métacône. L'extrémité du cingulum postérieur est séparée du métacône par une petite vallée. Un petit sinus est creusé sur le bord lingual entre le protocône et l'hypocône non fusionnés.

***Molaires inférieures*:**

M/1: l'antéroconide est relié au métaconide par une crête haute continue (8/10) ou profondément interrompue sur deux autres spécimens. Du côté labial la crête antérieure se termine à la base du protoconide (8/9) ou remonte vers le sommet de celui-ci (1/9) en isolant une petite cupule en avant du protoconide. Le bras antérieur du protoconide rejoint toujours l'antéroconide (10/10). Le bras postérieur du protoconide existe sur la moitié des dents. Le métaconide est isolé du protoconide (4/6) ou envoie un métalophide (2/6) qui rejoint le protoconide ou le bras antérieur de ce dernier. Le mésoconide a pu être observé sur deux dents. Le mésolophide est absent. L'hypolophide s'insère en avant de l'hypoconide. Sur la plupart des dents (9/10) le synclinal postérieur est complètement fermé par la crête postérieure qui rejoint l'entoconide. Une dent, très usée, semble avoir possédé un bras postérieur de l'hypoconide.

M/2: la branche linguale du cingulum se soude au métaconide (3/5) ou en est séparée par une encoche (2/5). Le métalophide rejoint le bras antérieur du protoconide sur deux spécimens (2/5), il est seulement représenté par une courte pointe sur deux autres. On peut observer un très court bras postérieur du protoconide (2/5). Il n'y a ni mésoconide, ni mésolophide, ni ectomésolophide. L'ectolophide est largement interrompu sur une dent. Le synclinide médian est fermé lingualement par une crête basse sur l'un des spécimens. Un ectostylide se manifeste sur deux dents (2/5). Le cingulum postérieur se renfle au niveau de l'hypoconulide dans tous les cas; il rejoint l'entoconide sur deux spécimens.

M/3: l'unique spécimen montre une branche externe du cingulum aussi développée que sur une M/2 et largement séparée du protoconide; la branche interne, réduite, rejoint le métaconide. Le métalophide est absent. Il n'y a ni bras postérieur du protoconide, ni mésoconide, ni mésolophide. L'ectolophide est fortement pincé en avant de sa jonction avec l'hypolophide. Ce dernier est inséré nettement en avant de l'hypoconide. Une crête linguale est présente en arrière du métaconide. Le cingulum postérieur est renflé au niveau de l'hypoconulide et rejoint l'entoconide.

L'effectif très réduit de la population de Thézels (22 spécimens sur un total de 3700 dents récoltées) contraste avec l'abondance relative de cette espèce à Venelles (158/1400). Cette constatation suggère des environnements différents pour ces deux localités. L'étude du matériel de Venelles montre une variabilité assez importante du

schéma dentaire. Nous avons observé les mêmes variations à La Milloque et Coderet. Les dimensions moyennes des dents de Venelles apparaissent intermédiaires entre celles de La Milloque et Coderet. Les dimensions des dents de Thézels entrent dans les limites de variation des dents de Venelles et Coderet. Nous verrons plus loin que si les différences constatées dans la fréquence de divers caractères et dans les dimensions entre ces différentes populations sont insuffisantes pour envisager une coupure taxonomique, elles permettent toutefois de supposer l'existence d'une différenciation géographique de cette espèce dans le Miocène basal (MN 0).

Genre *MELISSIODON* SCHAUB, 1920

Melissiodon aff. *quercyi* SCHAUB, 1920

Holotype: mandibule gauche QT 989 portant M/1-M/3, figurée par Schaub (1925, pl IV, fig.11) conservée au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle.

Localité-type: Phosphorites du Quercy (anciennes collections).

Répartition: Pech Desse et Pech du Fraysse (Quercy nouvelles collections, MP 28), Fornant 6 (Suisse, MP 28), Wolfwyl-Kennisbännli et Rickenbach (Suisse, MP 29), Verneuil (France, Allier, MP 29), La Milloque (France, Lot-et-Garonne, MP 29), Dieupentale (Tarn-et-Garonne, MP 29 - MN 0), Venelles (France, Bouches-du-Rhône) et Coderet (France, Allier), (MN 0).

Diagnose originale: *in* Schaub, 1920-1925.

Diagnose émendée: *in* Hrubesch, 1957.

Ce genre rare, le plus souvent très peu abondant dans les gisements où il est présent, est absent à Thézels (Bassin d'Aquitaine) et n'est représenté que par trois dents, dont une fragmentaire, à Venelles inférieur.

Matériel de Venelles (Figure 12)

La terminologie est celle de Hrubesch, 1957.

Les dimensions L x l sont données en mm.

Description:

***Molaires supérieures*:**

M1/: 3.31 x ---. Elle possède cinq racines. Le prélobe est endommagé du côté labial (Figure 12, l) ce qui ne permet pas de juger du degré de développement du tubercule vestibulaire. Bien que l'émail ait en partie disparu du côté antéro-lingual, il semble que la dent ait été peu élargie lingualement au niveau du protocône. Dans le domaine du prélobe les crêtes sont moins nombreuses qu'à Coderet et comparables en celà aux M1/ de Pech Desse et Pech du Fraysse. La liaison du bras antérieur du protocône avec le bras antérieur du mésocône est à peine ébauchée et la liaison avec le bras antéro-labial du tubercule cingulaire est seulement représentée par un piton

d'émail. Comme sur l'un des spécimens de La Milloque, la fossette entre la crête mésostylaire et le bras antéro-interne du métacône est subdivisée.

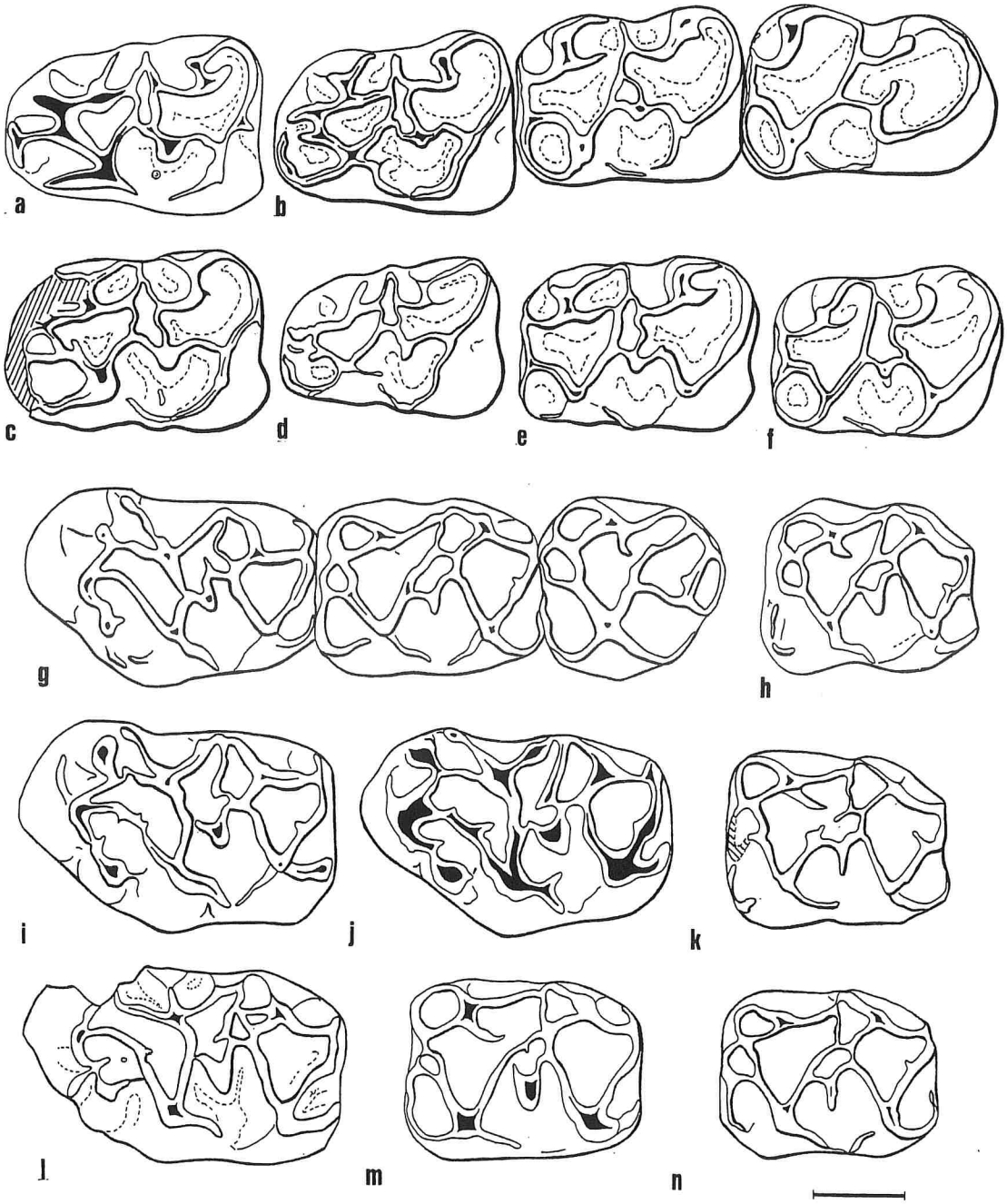


Figure 12.— *Melissiodon* aff. *quercyi* de Venelles inférieur. a: M/1 droite (VEL. 336); l: M1/ droite inversée, (VEL. 335); m: M2/ droite inversée, (VEL 337). *Melissiodon quercyi*. b: M/1-M/3 droites (PFY 3501) Pech du Fraysse; c: M/1 droite (PFY 3503), Pech du Fraysse; d: M/1 droite (PDS 575), Pech Desse; e: M/2 gauche inversée (PFY 3506), Pech du Fraysse; f: M/2 gauche inversée (PFY 3502), Pech du Fraysse; g: M1-3/ droites inversées (PFR 331), Pech du Fraysse; h: M2/ droite inversée (PDS 578), Pech Desse; i: M1/ droite inversée (PDS 580), Pech Desse; j: M1/ droite inversée (PDS 579), Pech Desse; k: M2/ gauche (PFR 5), Pech du Fraysse; n: M2/ droite inversée (PDS 581), Pech Desse. Echelle 1 mm.

Ce caractère est absent sur la dent de Coderet figurée par Hugueney (1969: fig. 42, p.69). Comme à Coderet, la crête partant du bras postérieur du mésocône en direction de son bras antérieur est seulement ébauchée. Il n'y a pas de crête accessoire au niveau du bras postérieur de l'hypocône comme c'est le cas à Pech du Fraysse ou à La Milloque.

M2/: 2.44 x 1.98. Elle est plus large à l'avant qu'à l'arrière (Figure 12, m). Le paracône est quadricosté; sa crête postéro-interne ne rejoint pas le bras antérieur de la crête mésostylaire (caractère variable à La Milloque). Comme à La Milloque la région du mésocône est moins compliquée qu'à Coderet. En effet, à Venelles la cellule centrale présente seulement une ébauche de subdivision tandis que celle-ci est complète à Coderet (Hugueney, 1969; fig.45, p.69).

***Molaires inférieures*:**

M/1: 2.64 x 1.96. Le lobe antérieur présente une forte usure des tubercules et des crêtes (Figure 12, a). Le trigonide paraît moins élargi qu'à Coderet (Hugueney, 1969; fig.45, p.69) et les deux tubercules antérieurs semblent avoir été moins nettement séparés. Le domaine central de la dent montre une structure comparable à celle de la dent de la Milloque figurée par Brunet (1979, fig. 4a, p.669). Le mésolophide est inséré en avant du mésoconide. On retrouve cette situation dans le Quercy où cependant plusieurs spécimens montrent une insertion plus postérieure sur le mésoconide (caractère primitif selon Hrubesch 1957, p.43).

Les trois spécimens de Venelles ont été figurés (Figure 12) en même temps que plusieurs dents, notamment des molaires supérieures, de la localité type (Phosphorites du Quercy) en provenance des localités de Pech Desse et Pech du Fraysse. Le matériel de La Milloque,Venelles et Coderet sera comparé plus loin à la population-type.

Famille **EOMYIDAE** DEPERET & DOUXAMI, 1902
Genre ***RHODANOMYS*** DEPERET & DOUXAMI, 1902

Rhodanomys aff. ***transiens*** HUGUENEY, 1969

Synonymie: *Rhodanomys transiens in* de Bonis et Guinot, 1987.

Holotype: mand. g. avec P/4-M/3, n° 97308. Couche 3, F1-0.

Localité-type: Coderet-couche 3 (Allier, France).

Diagnose: Hugueney, 1969.

Répartition: Miocène basal (MN 0) - Aquitanien inférieur (MN 1)

Matériel de Thézels (Figures 13 et 14; tableaux 48 à 53 en annexe).

Mensurations:

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm.	σ	σ^2	V
D^4	9	0,88	1,13	1,15			
P^4	35	0,97	1,24	1,11 ± 0,01	0,06427	0,00413	5,79
M^1	43	1,06	1,35	1,18 ± 0,01	0,07143	0,00510	6,05
M^2	47	0,92	1,19	1,04 ± 0,01	0,06535	0,00427	6,28
M^{1-2}	90	0,92	1,35	1,11 ± 0,01	0,09596	0,00921	8,64
M^3	37	0,74	0,94	0,83 ± 0,01	0,04817	0,00232	5,78
D_4	4	1,07	1,24	1,16			
P_4	45	0,98	1,26	1,12 ± 0,01	0,06529	0,00426	5,83
M_1	37	1,10	1,39	1,24 ± 0,01	0,07330	0,00537	5,91
M_2	37	1.02	1,30	1,17 ± 0,01	0,06594	0,00435	5.63
M_{1-2}	74	1.02	1,39	1,20 ± 0,01	0,07499	0,00562	6.25
M_3	37	0,90	1,20	1,03 ± 0,01	0,07740	0,00599	7,51

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy. ± Sm.	σ	σ^2	V
D^4	9	0,92	1,19	1,03			
P^4	35	1,02	1,27	1,16 ± 0,01	0,06798	0,00462	5,87
M^1	43	1,21	1,44	1,32 ± 0,01	0,06209	0,00386	4,70
M^2	47	1,09	1,42	1,27 ± 0,01	0,07672	0,00589	6,04
M^{1-2}	90	1,09	1,44	1,29 ± 0,01	0,07531	0,00567	5,84
M^3	36	0,92	1,11	1,00 ± 0,01	0,05296	0,00280	5,30
D_4	5	0,71	0,93	0,81			
P_4	45	0,82	1,17	0,99 ± 0,01	0,07510	0,00564	7,60
M_1	37	1,08	1.31	1,18 ± 0,01	0,05534	0,00306	4.69
M2	37	1.05	1,32	1,18 ± 0,01	0,06860	0,00470	5.81
M_{1-2}	74	1.05	1.32	1,18 ± 0,01	0,06215	0,00386	5.25
M_3	36	0,77	1,15	1,00 ± 0,01	0,07595	0,00577	7,59

Description:

Dents supérieures (Figure 13):

D4/: elle est de forme trapézoïdale. Les racines n'ont pu être observées. L'antérolophe rejoint le protolophe à mi-chemin du protocône et du paracône. L'antérosinus est ouvert labialement. Le protolophe s'insère très en avant du protocône. Sur une dent, le sinus est proverse et l'endolophe est presque longitudinal. Dans les autres cas, le sinus pénètre l'intérieur de la dent et repousse l'endolophe obliquement, qui s'amincit alors en avant du mésocône. A ce niveau une incisure plus ou moins profonde s'observe sur cinq dents et l'endolophe est presque interrompu sur l'une d'entre elles. Le mésolophe est long (7/8) ou court (1/8). On observe un mésostyle plus ou moins développé qui se relie le plus souvent au paracône (7/8), parfois au métacône (1/8) fermant alors le mésosinus postérieur du côté labial. Le métalophe s'insère juste en avant de l'hypocône. Le postérolophe prend naissance au niveau de ce tubercule, il peut se recourber à son extrémité labiale en fermant le postérosinus.

P4/: un court antérolophe subsiste sur quelques dents (5/32). Sur un autre spécimen il est constitué de deux courtes crêtes délimitant un petit antérosinus ouvert du

côté lingual. Son emplacement peut être indiqué par un renflement du protolophe (10/32). L'antérolophe a complétement disparu sur les autres dents (16/32). L'endolophe est continu sur la plupart des dents (23/32), mais montre une tendance à l'amincissement en avant du mésocône, où une incisure plus ou moins profonde peut s'observer (6/32). Sur trois dents (3/32), l'endolophe est interrompu à ce niveau. Le paracône, recourbé à son extrémité, se prolonge sur quelques dents (6/33) par une crête allongée en direction du mésolophe. Ce dernier est long, relié au paracône (7/32), mi-long (4/32), très court (11/32) ou absent (10/32). Un mésostyle indépendant a été observé sur une dent. Le métalophe s'insère sur l'hypocône (2/32) ou, le plus souvent, en avant (22/32) ou juste en avant (4/32) de ce tubercule. Sur quelques dents le sinus très peu oblique vers l'avant pénètre peu profondément à l'intérieur de la dent et l'endolophe, situé très lingualement, est presque longitudinal. Le postérolophide est bien développé, quelquefois réduit (3/29). Le postérolophide est ouvert ou fermé du côté labial.

M1-2/: sur les dents fraîches, le paracône et le métacône surplombent encore légèrement la table d'usure. Il a semblé possible de séparer les M1/ des M2/, suivant en celà les observations réalisées par M. Hugueney sur les dents en place de *Rhodanomys transiens* de Coderet (1969, p. 82-83).

M1/: "elle est généralement plus longue que large et un peu retrécie à l'arrière. Elle présente cinq anticlinaux et se caractérise par la symétrie des anticlinaux par rapport au mésolophe".

M2/: "elle est très raccourcie par rapport à la M1/ et plus fortement retrécie à l'arrière; elle s'en distingue immédiatement par l'aspect très dissymétrique de sa surface d'usure".

M1/: elle possède trois racines. L'antérolophe, situé en dessous des autres lophes, est présent sur toutes les dents. Avec le premier synclinal externe, il est réduit sur environ deux tiers des spécimens (24/35). Le protolophe est toujours inséré très en avant du protocône. Le métalophe rejoint l'hypocône sur un spécimen. Dans les autres cas, c'est plus ou moins en avant qu'il rejoint le bras antérieur de ce tubercule. Sur toutes les dents, le mésolophe atteint le bord labial; son extrémité se soude complètement ou partiellement au paracône recourbé dans sa direction. Il ne reste indépendant de ce tubercule que sur trois spécimens. Le mésostyle a été observé sur trois dents. L'endolophe est continu ou présente une incisure profonde (13/35) en arrière du protocône; il est totalement interrompu sur quelques dents (5/35). Dans quelques cas, le postérosinus est fermé labialement par le cingulum postérieur (7/37).

M/2: elles possèdent trois racines. Elles montrent une réduction du premier synclinal externe qui peut disparaître totalement (10/35). Le mésolophe atteint fréquemment le bord labial (31/35), il est trois-quarts long dans les autres cas (4/34). Lorsqu'il est long, sa jonction avec le paracône est constante et complète sur la plupart des dents (23/30). L'endolophe est continu, présente une incisure profonde (9/35), ou manque totalement entre protocône et mésocône (7/35). Une jonction plus externe entre protolophe et mésocône existe sur trois dents. Elle coexiste avec un endolophe complet sur un spécimen. Sur une dent la laison mésocône-hypocône a disparu et il n'y a plus d'endolophe. Le postérolophide manque sur une dent. Le postérosinuside est fermé

labialement plus fréquemment qu'à la M1/ (18/32).

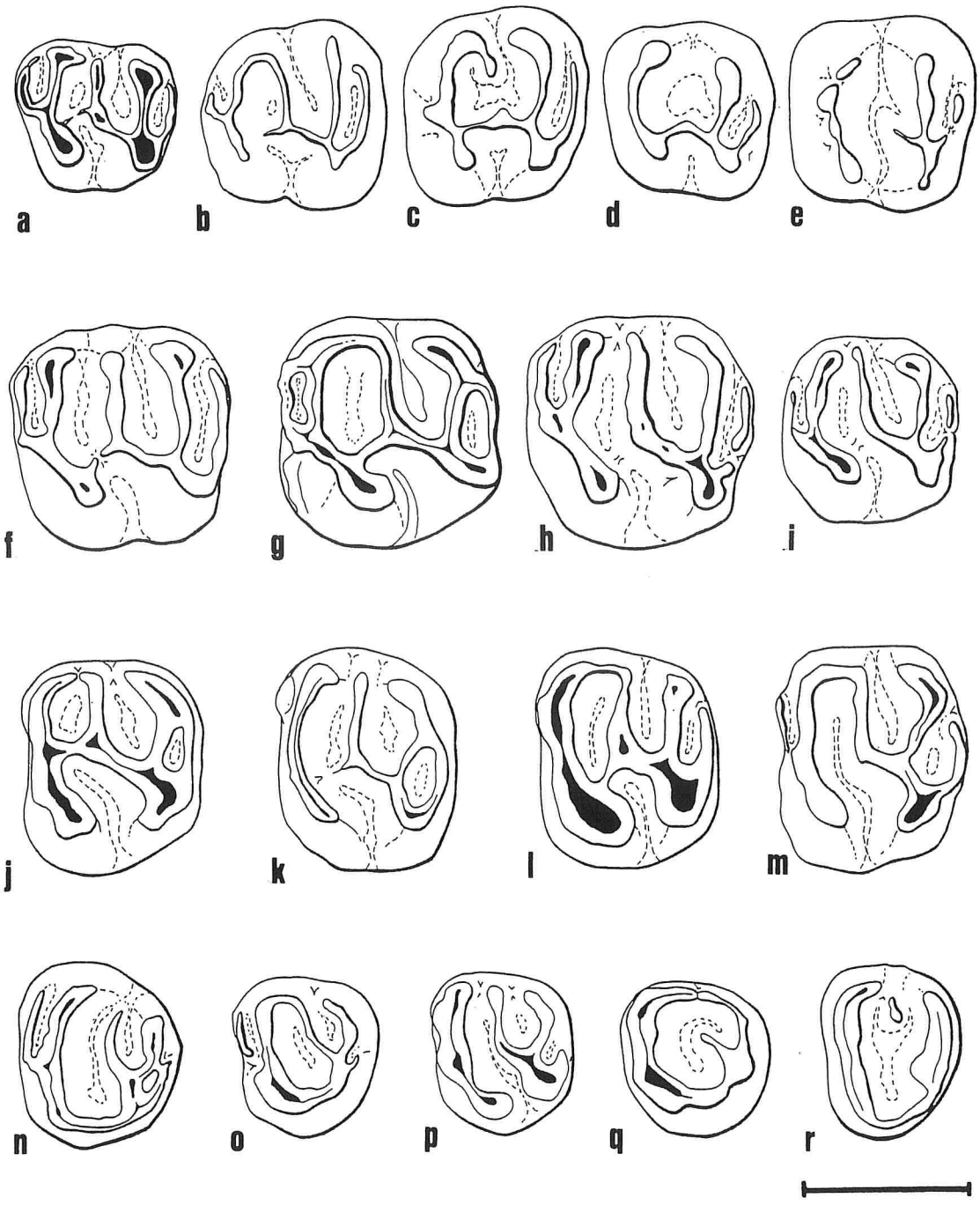


Figure 13.— *Rhodanomys* aff. *transiens* HUGUENEY de Thézels. Dents jugales supérieures en vue occlusale. a: D4/ gauche, Th. 6815; b: P4/ gauche, Th. 6680; c: P4/ gauche, Th. 6864; d: P4/ gauche, Th. 6661; e: P4/ droite inversée, Th. 6692; f: M1/ droite inversée, Th. 6711; g: M1/ gauche, Th. 6706; h: M1/ droite inversée, Th. 6739; i: M1/ droite inversée, Th. 6715; j: M1/ droite inversée, Th. 6777; k: M2/ gauche, Th. 6750; l: M2/ gauche, Th. 6756; m: M2/ droite inversée, Th. 6776; n: M3/ gauche, Th. 6785; o: M3/ gauche, Th. 6806; p: M3/ gauche, Th. 6801; q: M3/ gauche, Th. 6749; r: M3/ droite inversée, Th. 6784. Echelle 1 mm.

M3/: les racines ont pu être observées, au moins en partie, sur quinze dents. La plupart d'entre elles (14/15) ont trois racines: l'une sous le protocône et l'hypocône et deux externes qui, parfois (6/14), sont soudées à leur base. Sur un spécimen une seule racine externe pourvue d'un sillon a été observée. L'antérolophe manque sur environ la moitié des dents (13/27), il est développé sur quelques spécimens (6/27) et persiste à l'état de vestige sur les autres (8/27). Le postérolophe, rarement présent, est réduit (4/31) ou subsiste à l'état de trace (3/31); il a disparu dans les autres cas (24/31). L'endolophe est complet sur quelques dents (8/32) avec parfois une incisure plus ou moins profonde (4/8). Sur les autres dents il a disparu en avant du mésocône (24/32) ou ne subsiste que sous la forme d'une petite pointe en avant du métalophe (4/32). Le mésolophe est le plus souvent long, reliant obliquement l'hypocône au paracône (21/32), il peut se terminer librement (4/32) ou manque totalement (7/32). Sur environ la moitié des dents (14/32) le mésosinus est ouvert en arrière du mésolophe. Un mésostyle allongé, relié au paracône, est présent sur quatre dents. Le postérolophe est rarement présent (4/31) ou subsiste à l'état de trace (3/31). Sur un spécimen le métalophe est relié au postérolophe. Protocône et hypocône sont le plus souvent soudés (26/32); la soudure est incomplète sur quelques dents. Sur deux spécimens (2/32) les deux tubercules sont encore séparés.

Dents inférieures **(Figure 14):**

D/4: cette dent est nettement plus longue que large, le maximum de largeur étant à l'arrière. Le lobe antérieur est très étiré en longueur; c'est à son niveau que s'observe l'essentiel des variations. Une dent a montré deux racines divergentes. Sur un spécimen (Figure 14, b), l'ectolophide, longitudinal, est situé très labialement. Il rejoint le bord antérieur de la dent où s'individualise un antéroconide. Deux crêtes descendent de ce dernier: l'une, linguale, s'abaisse vers la base du métaconide qui apparaît isolé sur cette dent; l'autre, labiale, rejoint le protoconide situé en avant du métaconide. Une longue crête labiale prolonge l'arrière du protoconide en direction de l'ectostylide. Le mésolophide est long et rejoint un mésostylide piriforme. Sur un autre spécimen (Figure 14, a), l'ectolophide rejoint le point de jonction entre le métaconide et le protoconide. De ce dernier est issu l'antérolophide, qui rejoint le métaconide et isole un entonnoir antérieur. Il n'y a pas d'ectostylide en arrière de la crête labiale descendant du protoconide. Deux autres dents permettent d'observer la variation du mésolophide: il est long sur l'une d'elle, mi-long sur l'autre. Dans tous les cas l'hypolophide s'insère très en arrière de l'hypoconide; au point de jonction prend naissance le postérolophide.

P/4: elles possèdent deux racines. L'antérolophide est présent sur environ deux tiers des dents (25/33). Au maximum de son développement il est constitué par une crête issue du protoconide qui atteint le métaconide en isolant un antérosinuside plus ou moins développé.

Sur trois dents, il possède deux branches reliées au métalophide. Ce dernier envoie une crête vers l'arrière (19/34) ou en son absence peut se renfler à ce niveau (5/34). Le protoconide développe parfois (10/34) une forte crête labiale postérieure. Le mésolophide manque sur un spécimen (1/35); lorsqu'il se termine librement, il est court (11/35) ou mi-long (6/35). Dans les autres cas (17/35) il peut être relié à l'hypolophide (Figure 14, d) par une crête accessoire longitudinale (3/35), ou bien, oblique vers

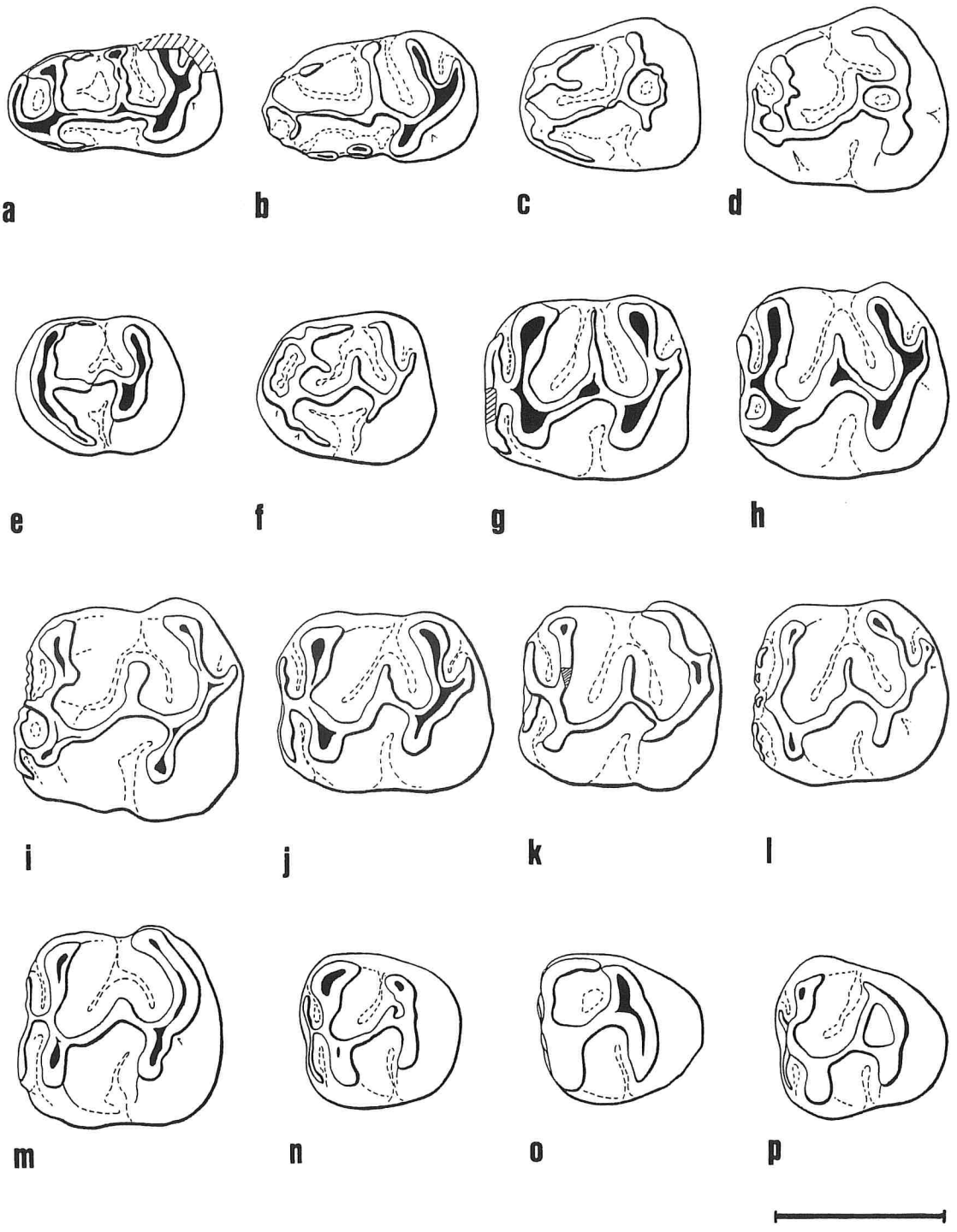


Figure 14.— *Rhodanomys* aff. *transiens* HUGUENEY de Thézels. Dents jugales inférieures en vue occlusale. a: D/4 gauche, Th. 6650; b: D/4 gauche, Th 6651; c: P/4 gauche, Th. 6508; d: P/4 droite inversée, Th. 6520; e: P/4 gauche, Th. 6512; f: P/4 gauche, Th. 6507; g: M/1 gauche, Th. 6570; h: M/1 gauche, Th. 6575; i: M/1 droite inversée, Th. 6558; j: M/1 gauche, Th. 6567; k: M/1 gauche, Th. 6550; l: M/2 droite inversée, Th. 6573; m: M/2 droite inversée, Th. 6593; n: M/3 gauche, Th. 6632; o: M/3 gauche, Th. 6634; p: M/3 gauche, Th. 6873. Echelle 1 mm.

l'arrière (Figure 14, c), se soude à l'entoconide (14/35). Dans ce cas l'hypolophide peut s'interrompre ou disparaître plus ou moins complètement (6/35). Un cingulum postérieur est présent sur environ un tiers des dents (12/34); il est vestigial sur l'une d'entre elles.

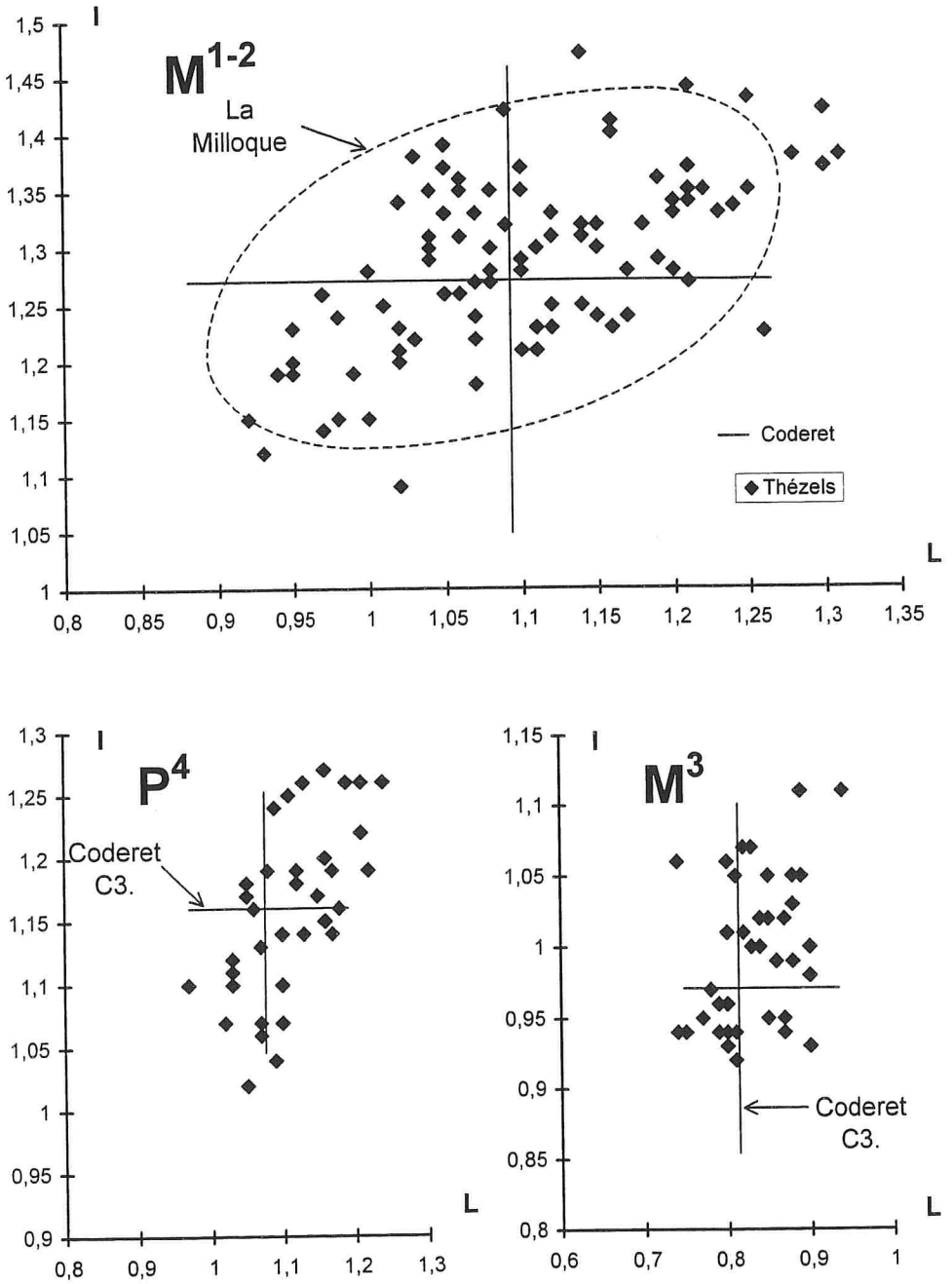


Figure 15.— Dimensions (L x l) des prémolaires et molaires supérieures de *Rhodanomys* aff. *transiens* de Thézels. Comparaison avec les domaines de variation des dimensions de *Rhodanomys transiens* de Coderet (données de M. Hugueney, 1969) et pour les M1-2/, avec *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque.

M/1-2: sur la plupart des spécimens, la table d'usure apparaît pratiquement plane (voir à ce sujet le chapitre II, B, 2). Quelques dents fraîches montrent encore les métaconide et entoconide légèrement en relief. Les observations possibles ont toujours montré trois racines. Parmi les dents isolées il a semblé possible de distinguer les M/1 des M/2. Pour cela nous avons utilisé les constatations réalisées à Coderet par M. Hugueney sur des dents en place (1969, p. 81-83):

M/1: "dent carrée ou un peu plus longue que large. Le maximum de largeur se trouve généralement à l'arrière et le métaconide est en retrait par rapport à l'entoconide".

M/2: "la plupart des dents sont plus larges que longues; elles sont généralement plus courtes et plus larges que la M/1 dont elles diffèrent par leur forme nettement retrécie en arrière, avec en particulier l'entoconide en retrait du métaconide".

M/1: sur les dents fraîches ou peu usées l'antérolophide est au dessous des autres lophides. Sa liaison avec le métalophide est constante et le sépare en deux parties qui ne sont pas toujours au même niveau. La partie labiale, généralement plus longue et étalée obliquement vers l'avant, peut quelquefois (2/32) se prolonger sur le flanc du protoconide situé un peu en retrait. Sur deux spécimens ce dernier, très oblique vers l'avant, est relié à l'extrémité du cingulum antéro-labial et délimite un petit puiselet qui semble devoir disparaître par usure (Figure 14, h). Dans les autres cas, le protoconide est un peu oblique vers l'avant. Il en est de même pour l'hypoconide (19/31) qui peut également être quasiment transverse (12/31). Sur la plupart des dents (27/31) le métaconide et l'entoconide ont tendance à se recourber l'un vers l'autre. Le métalophide, oblique vers l'avant, peut être rectiligne ou s'incurver dans un premier temps vers l'arrière avant de rejoindre, dans tous les cas, le bras antérieur du protoconide nettement en avant de ce tubercule. Sur trois dents (3/29) un renflement en direction du mésolophide se développe au point d'inflexion du métalophide. Le mésolophide peut-être court (1/33), le plus souvent de longueur moyenne (27/33); il est long sur cinq spécimens (5/33) et atteint le bord lingual sur trois d'entre eux. Il peut être oblique vers l'arrière (9/33), parfois recourbé vers l'avant (1/33). Il rejoint l'entoconide sur une dent ou peut s'accoler à l'hypolophide par sa base. Le cingulum postérieur manque sur la moitié des dents (15/30); il est réduit dans les autres cas, ne subsistant parfois qu'à l'état de trace (4/30). L'hypolophide se renfle parfois au niveau de l'hypoconulide (7/30). Le sinuside, oblique vers l'arrière, repousse lingualement l'ectolophide qui forme un coude au niveau du mésoconide et présente, quelquefois, un amincissement en arrière de ce tubercule. Un ectostylide est présent sur quelques dents (5/30).

M/2: comme sur M/1, l'antérolophide, parfois granuleux (6/31), est situé en dessous des autres lophides et relié au métalophide. Sa partie labiale, toujours mieux développée, a quelquefois tendance à se prolonger labialement au flanc du protoconide (6/24). Son extrémité ne fusionne jamais avec le protoconide qui est un peu oblique vers l'avant comme l'hypoconide. Métaconide et entoconide paraissent plus fréquemment et plus fortement recourbés l'un vers l'autre que sur M/1. Comme sur M/1, le métalophide, oblique vers l'avant, rejoint le bras antérieur du protoconide nettement en avant de ce tubercule. Aucune ébauche d'arête postérieure du métalophide n'a été observée. Le

mésolophide est court (3/32), de longueur moyenne (27/32) ou rarement plus long (2/32) sans atteindre le bord lingual. Il est souvent oblique vers l'arrière (19/32) et le troisième synclinide est plus réduit que sur M/1. Sur une dent (1/32) il est relié à l'entoconide. Le postérolophide est absent (29/31) ou réduit (2/31). Excepté sur deux spécimens, il n'y a pas de développement très marqué de l'hypoconulide. Conformé comme sur M/1, l'ectolophide a tendance à s'amincir en arrière du mésoconide (18/30). Quatre dents possèdent un ectostylide.

M/3: un antérolophide bien développé est présent sur plus de la moitié des dents (15/24). Sur l'une d'entre elles, comme sur certaines M/1-2, son extrémité labiale se soude au protoconide. Sur environ un quart des dents (6/24), le cingulum antéro-labial est nettement plus développé que le lingual. A l'inverse, sur quelques spécimens (2/24) seul subsiste ce dernier. Sur une dent l'antérolophide a pratiquement disparu (Figure 14, o). Dans ce cas le métalophide rejoint juste l'avant du protoconide alors que d'ordinaire il s'insère très nettement en avant, sur le bras antérieur de ce tubercule. Le mésolophide peut manquer (2/26) ou, de longueur courte à moyenne, se terminer librement (3/26). La plupart du temps, oblique vers l'arrière, il se relie à l'entoconide par son extrémité (5/26) ou plus étroitement encore, se soude contre l'hypolophide (15/26), délimitant ainsi un petit entonnoir qui disparaît rapidement par usure. Le sinuside pénètre très profondément à l'intérieur de la dent et l'ectolophide est fortement oblique. Ce dernier montre dans quelques cas (2/26) une incisure plus ou moins profonde en arrière du protoconide. Il n'y a pas de postérolophide; c'est l'hypolophide qui forme le bord postérieur de la dent.

Matériel de Venelles (niveau supérieur).

Les dents de *Rhodanomys* étant abondantes, il est intéressant de faire l'analyse détaillée des populations dans chacun des deux niveaux stratigraphiques de Venelles. Ceci permet de tester la signification des différences des fréquences des caractères.

Synonymie: *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 *in* J.-P. Aguilar *et al.* 1978. C.R. Acad. Sc.

Mensurations:

Longueurs

dent.	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm.	σ	σ^2	V
P^4	47	0,90	1,22	1,07 ± 0,01	0,07057	0,00498	6,60
M^1	44	1,09	1,27	1,18 ± 0,01	0,05004	0,00250	4,23
M^2	50	0,95	1,28	1,10 ± 0,01	0,08013	0,00642	7.28
M^{1-2}	139	0,92	1,28	1,13 ± 0,01	0,07923	0,00628	7.00
M^3	52	0,76	1,03	0,87 ± 0,01	0,05642	0,00318	6,48
P_4	60	0,96	1,20	1,08 ± 0,01	0,05354	0,00286	4,96
M_1	64	1,10	1,34	1,21 ± 0,01	0,06036	0,00364	4,99
M_2	56	1,00	1,27	1,14 ± 0,01	0,06645	0,00442	5,82
M_{1-2}	167	1,00	1,34	1,17 ± 0,01	0,07084	0,00502	6,05
M_3	60	0,82	1,23	1,02 ± 0,01	0,07915	0,00626	7,76

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy. ± Sm.	σ	σ^2	V
P^4	46	0,98	1,31	1,16 ± 0,01	0,06778	0,00459	5,84
M^1	44	1,20	1,40	1,30 ± 0,01	0,05783	0,00334	4,45
M^2	50	1,13	1,52	1,31 ± 0,01	0,09410	0,00885	7.18
M^{1-2}	135	1,13	1,52	1,30 ± 0,01	0,07962	0,00634	6.12
M^3	51	0,94	1,22	1,06 ± 0,01	0,06411	0,00411	6,05
P_4	60	0,83	1,09	0,95 ± 0,01	0,06262	0,00392	6,59
M_1	62	1.02	1.29	1.16 ± 0.01	0.05348	0.00286	4.60
M_2	56	1.02	1.27	1.17 ± 0.01	0.0597	0.00357	5.10
M_{1-2}	163	0,94	1,30	1,16 ± 0,01	0,05777	0,00334	4,98
M_3	60	0,88	1,29	1,01 ± 0,01	0,06135	0,00376	6,07

Description:

***Dents supérieures*:**

P4/: l'antérolophe est souvent absent (32/36). Le mésolophe fréquemment présent (34/42) est assez souvent long (23/42). L'endolophe peut être interrompu (5/39). Trois spécimens (3/42) présentent une liaison accessoire entre mésolophe et paralophe. Elle coexiste avec un endolophe complet sur l'un de ces spécimens tandis que les sur deux autres celui-ci a disparu en avant du mésocône. Une liaison entre le métalophe et postérolophe existe sur quelques dents (3/42). Le postérolophe est absent sur un spécimen.

M1/: elles possèdent trois racines. Le premier synclinal externe est long sur un peu plus de la moitié des dents (26/44); il est absent sur un spécimen. L'interruption complète de l'endolophe est peu fréquente (6/45). Le mésolophe est toujours long. Une dent présente une liaison basse entre le métalophe et le postérolophe.

M2/: elles possèdent trois racines. Le premier synclinal externe peut manquer (8/40). Le mésolophe atteint le plus souvent le bord labial de la dent (42/43). Sur environ un quart des dents (11/43), on observe une interruption complète de l'endolophe. La fermeture labiale du postérosinus est assez fréquente aussi bien sur les M1/ (28/45) que sur les M2/ (26/42). Sur trois dents une crête relie le mésolophe au protolophe, constituant une deuxième crête longitudinale externe. Elle existe seule sur une autre dent, l'endolophe ayant disparu.

M3/: Neuf dents ont permis d'observer trois racines. L'antérolophe est développé (7/33), réduit ou vestigial (12/33), ou absent sur les autres dents (14/33). Le mésolophe est le plus souvent long (35/40), rarement absent (1/40). Quatre dents ont montré un mésolophe mi-long à court. L'endolophe est continu (22/40), montrant toutefois une incisure sur huit spécimens ou bien est interrompu en avant du mésocône (18/40). Le mésosinus postérieur reste fréquemment ouvert du côté labial (26/38). Le postérolophe est présent (10/34), réduit à l'état de trace (10/34) ou absent dans les autres cas (14/34). Le protocône et l'hypocône sont incomplètement soudés sur quatre spécimens; ils sont totalement séparés sur environ un quart des dents (11/40).

Dents inférieures:

P/4: un spécimen a permis d'observer deux racines. L'antérolophide manque fréquemment (15/24). Une crête peut s'observer en arrière du métalophide (9/26); sur deux dents (2/26) on observe seulement un renflement à ce niveau. Le mésolophide manque sur quelques dents (5/33). Lorsque le mésolophide est présent et se termine librement, il est court (8/33), mi-long (11/33) ou atteint le bord labial (4/33). Dans les autres cas il est relié à l'hypolophide directement (1/33) ou par une crête accessoire longitudinale (4/33). Un tiers des dents environ (9/25) montrent un postérolophide; il est vestigial sur quatre d'entre elles.

M/1: l'antérolophide est situé sous le niveau des autres lophides. Sur trois spécimens, il est indépendant du métalophide (3/43). Sa partie labiale se prolonge sur le flanc du protoconide sur trois dents (3/44). Ce tubercule est peu oblique vers l'avant, quelquefois quasiment transverse. Quelques dents développent une crête en arrière du métalophide. Le mésolophide peut être absent (2/64) ou court (5/64); il est le plus souvent mi-long (40/64), parfois trois-quarts long (10/64) et atteint dans quelques cas le bord labial (8/64). Sur neuf spécimens il est oblique vers l'arrière et peut atteindre la base de l'hypolophide. Le postérolophide est présent mais réduit (26/58), parfois à l'état de trace (5 dents), ou manque totalement (32/58). Un ectostylide est présent sur huit dents (8/58).

M/2: comme sur les M/1, les observations possibles ont montré la présence de trois racines. Le plan dentaire ne montre pas de différences significatives avec celui observé à Thézels. On peut relever sur une dent (1/47) l'ébauche d'une crête en arrière du métalophide, et l'insertion de ce dernier juste en avant du protoconide sur un autre spécimen.

M/3: l'antérolophide, en voie de réduction, est totalement absent sur une dent (1/42). Sur quelques spécimens ne subsiste que la branche linguale (4/42) ou labiale (1/42) du cingulum antérieur. Dans un cas, ce dernier est indépendant du métalophide. Sur une dent, l'antérolophide, positionné bas sur la muraille antérieure, est constitué par une crête horizontale sans différenciation bilatérale. Le mésolophide manque sur quatre dents (4/40). Un seul spécimen montre un mésolophide indépendant de l'hypolophide. Dans les autres cas, ces deux crêtes sont reliées par une crête accessoire longitudinale (4/40) ou plus ou moins soudées entre elles (31/40). L'ectolophide est continu montrant parfois une incisure (7/40). L'hypoconide manque sur une dent. Il n'y a pas de trace du cingulum postérieur.

Matériel de Venelles (niveau inférieur).

Synonymie: *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 *in* J.P. Aguilar *et al.* 1978, C. R. Acad. Sc.

Mensurations:

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy. ± Sm.	σ	σ^2	V
P^4	18	0,99	1,26	1,09 ± 0,02	0,06817	0,00465	6,25
M^{1-2}	68	0,94	1;31	1,14 ± 0,01	0,08912	0,00794	7,81
M^3	26	0,73	1,01	0,90 ± 0,01	0,05555	0,00309	6,17
P_4	29	0,98	1,18	1,09 ± 0,01	0,04794	0,00230	4,38
M_{1-2}	72	1,03	1,31	1,18 ± 0,01	0,06076	0,00369	5,15
M_3	17	0,88	1,22	1,03 ± 0,02	0,07755	0,00601	7,53

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy. ± Sm.	σ	σ^2	v
P^4	18	1,08	1,29	1,18 ± 0,02	0,06476	0,00419	5,49
M^{1-2}	66	1,18	1,51	1,35 ± 0,01	0,07958	0,00633	5,90
M^3	26	0,95	1,17	1,07 ± 0,01	0,05412	0,00293	5,05
P_4	29	0,90	1,07	0,97 ± 0,01	0,04860	0,00236	5,01
M_{1-2}	69	1,06	1,37	1,19 ± 0,01	0,06855	0,00470	5,76
M_3	17	0,89	1,11	1,02 ± 0,02	0,06830	0,00466	6,70

Le *Rhodanomys* de Venelles inférieur est très proche de celui décrit dans le niveau supérieur. L'analyse morphologique suggère l'évolution de quelques caractères notamment en fin de rangée dentaire (M3/, M/3). L'utilisation du test du chi carré montre que très peu parmi les écarts observés sont significatifs. Sur les M/3 le mésolophide apparaît moins souvent lié à l'hypolophide (69% contre 88%) mais cette différence n'est pas significative (Tableau 3). Sur les M3/ l'endolophe est significativement moins souvent interrompu (14% contre 45% à Venelles supérieur) et l'antérolophe est moins souvent absent.

Morphotypes / Comparaison		Mésolophe		Absence de la liaison mésolophe	Endolophe			1 er synclinal externe.			4 ème synclinal externe.		
		Long	3/4 long	-paracône	Complet	Incisé	Interrompu	Long	réduit	absent	réduit	absent	fermé
M^{1-2}	VENELLES SUP.	86/87	1/87	7/82	35/88	36/88	17/88	32/84	43/84	9/84	4/87	0/87	60/87
		99	0	9	40	41	19	38	51	11	5	0	69
	VENELLES INF.	46/46	0/46	13/45	26/48	16/48	6/48	24/47	17/47	6/47	3/46	2/46	29/46
		100	0	29	54	33	13	51	36	13	7	4	63
	Signification	-	-	+ (99%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Morphotypes / Comparaison		4 ème synclinide		Mésolophide				
		Présent	Absent	Atteint le bord lingual	3/4 long	Mi-long	Court	Absent
M_{1-2}	VENELLES SUP	29/112	83/112	8/117	14/117	83/117	10/117	2/117
		26	74	7	12	71	8	2
	VENELLES INF.	11/42	31/42	2/45	4/45	35/45	4/45	0/45
		26	26	4	9	78	9	0
	Signification	-	-	-	-	-	-	-

Morphotypes / Comparaison		Mésolophe.			Endolophe			4 ème synclinal externe			Antérolophe		
		Absent	Long	Court à mi-long	Continu	Incisé	Interrompu	Réduit	Absent	Fermé	Développé	Vestigial	Absent
P^4	VENELLES SUP	8/42	23/42	11/42	23/38	6/32	3/32	5/34	1/34	13/34	4/36	14/36	18/36
		19	55	26	72	19	9	15	3	38	11	39	50
	VENELLES INF.	1/15	9/15	5/15	10/13	2/13	1/13	2/12	1/12	1/12	3/13	1/13	9/13
		7	60	33	77	15	8	17	8	8	23	8	69
	Signification	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Morphotypes / Comparaison		Mésolophide libre			Mésolophide lié à l'hypolophide	Antérolophide			Crête post-métaconide		Postérolophide	
		Absent	Long	Court à mi-long		Développé	Réduit	Absent	Crête	Renflement	Présent	Absent
P_4	VENELLES SUP.	5/33	4/33	19/33	5/33	4/24	5/24	15/24	2/26	9/26	9/25	16/25
		15	12	58	15	17	21	63	8	35	36	64
	VENELLES INF.	3/22	2/22	11/22	6/22	3/23	8/23	12/23	2/24	12/24	7/20	13/20
		14	9	50	17	13	35	52	8	50		65
	Signification	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Morphotypes / Comparaison		Mésolophe			Endolophe			Antérolophe		Fusion Protocône-Hypocône			Synclinal 4
		Absent	Court	Atteint le bord labial	Complet	Incisé	Interrompu	Réduit	Absent	Absente	Incomplète	Totale	présent
M^3	VENELLES SUP	1/40	4/40	35/40	14/40	8/40	18/40	12/33	14/33	11/40	4/40	25/40	20/34
		2	10	88	35	20	45	36	42	28	10	62	59
	VENELLES INF.	0/25	1/25	24/25	14/21	4/21	3/21	3/21	15/21	4/22	5/22	13/22	11/20
		0	4	96	67	19	14	14	72	18	23	59	55
	Signification	-	-	-	+ (99%)	-	+ (99%)	-	+ (95%)	-	-	-	-

Tableau 3.— Comparaison à l'aide du test du χ^2, des fréquences de divers caractères chez les populations de *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles supérieur et Venelles inférieur. Dans chaque case la fréquence des observations surmonte le pourcentage correspondant. Les cases grisées mettent en évidence les différences statistiquement significatives. Pour celles-ci, les pourcentages entre parenthèses indiquent le coefficient de sécurité.

Rhodanomys aff. *hugueneyae* ENGESSER, 1987

Holotype: M/2 gauche, U.M. 3515, Naturhistorisches Museum, Bâle.

Localité-type: Küttigen.

Diagnose originale: B. Engesser, 1987, p. 958.

Répartition: Molasse Suisse (zones de Brochene Fluh 19/20, Küttigen et Brochene Fluh 53), Engesser (1990), pages 51-54, Figure 50; La Milloque, Aquitaine (MP 29).

Matériel de La Milloque

Dans le gisement de La Milloque (MP 29) les Eomyidae sont représentés par quelques dents attribuées au genre *Pseudotheridomys* et par deux formes qui diffèrent des *Eomys* des niveaux plus inférieurs par des dents fraîches dont les tubercules se fondent dans les crêtes et dominent peu la surface d'usure qui a tendance à s'aplanir. L'une de ces deux populations, dont les dimensions sont plus faibles, semble à cet égard présenter un degré d'évolution un peu plus avancé. Par ces caractères, on serait tenté de voir dans ces deux formes des étapes de transition vers le genre *Rhodanomys*. Le passage des *Eomys* aux *Rhodanomys* étant préalablement admis, le problème de la distinction des deux genres, relativement simple par ailleurs, se pose avec plus d'acuité lorsqu'on s'intéresse aux formes de transition. L'estimation du degré de planéité de la surface occlusale dont le degré d'abrasion est en rapport avec un certain degré d'hypsodontie est subjective. Il est impossible, sur ce seul critère, d'attribuer ces formes avec certitude, au genre *Eomys* ou au genre *Rhodanomys*. Nous avons donc effectué une comparaison de l'hypsodontie (Tableaux 56, 57, 60 et 61, en annexe) et de la fréquence de divers caractères observés chez différents *Eomys* dans le niveau MP 28 (Comte et Vianey-Liaud, 1989) avec celles observées chez les formes de la Milloque et chez les *Rhodanomys* postérieurs (Tableaux 12 et 13, figure 49, tableaux 54 et 55 en

Gisements		**Mésolophe de P^4**			
	n	long	½ long	court	absent
Küttigen	*15*	0.17 **40** 0.66	0.17 **40** 0.66	0.02 **13** 0.40	0.00 **7** 0.31
La Milloque	*17*	0.24 **47** 0.70	0.19 **41** 0.65	0.00 **6** 0.30	0.00 **6** 0.30
		Premier synclinal externe de M^1			**Endolophe interrompu**
	n	long	court	absent	
Küttigen	*15*	0.60 **87** 0.98	0.02 **13** 0.40	0.00 **0** 0.21	0.00 **0** 0.21
La Milloque	*16-18*	0.70 **94** 1.00	0.00 **6** 0.30	0.00 **0** 0.20	0.06 **22** 0.47
		Premier synclinal externe des M^2		**Endolophe interrompu**	
	n	présent	absent		
Küttigen	*15*	0.53 **80** 0.96	0.04 **20** 0.47	0.12 **33** 060	
La Milloque	*20*	0.66 **80** 0.94	0.06 **20** 0.44	0.23 **45** 0.69	
		Premier synclinal ext . des M^{1-2}		**Endolophe interrompu**	
	n	présent	absent		
Küttigen	*30*	0.73 **90** 0.98	0.02 **10** 0.27	0.06 **17** 0.35	
La Milloque	*38*	0.75 **89** 0.97	0.03 **11** 0.25	0.18 **32** 0.48	
		4ème synclinide des M_{1-2}		**Mésolophide des M_{1-2}**	
	n	Présent	absent	long	court à 1/2 long
Küttigen	*11*	0.14 **44** 0.79	0.21 **56** 0.86	0.17 **45** 0.75	0.25 **55** 0.83
La Milloque	*54*	0.21 **34** 0.47	0.53 **66** 0.79	0.12 **22** 0.36	0.64 **78** 0.88

Tableau 4.— Comparaison de la fréquence de quelques caractères morphologiques des populations de *Rhodanomys hugueneyae* de Küttigen (données tirées de B. Engesser, 1987, 1990) et de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque. Les pourcentages, en caractères gras, sont encadrés par les limites de leur intervalle de confiance (petits chiffres).

annexe). Les résultats, qui seront discutés ultérieurement, montrent que si la petite forme de La Milloque doit être rapprochée de *Rhodanomys hugueneyae* ce n'est pas le cas de la grosse forme qui est encore un *Eomys*.

La diagnose de *Rhodanomys hugueneyae*, jusqu'à présent, le plus ancien *Rhodanomys* décrit, repose sur un matériel peu abondant. Certaines catégories dentaires de la population de La Milloque sont également mal représentées. On peut en utilisant les données de Engesser dresser un tableau comparatif de quelques caractéristiques morphologiques de ces deux populations (Tableau 4).

Si sur le plan morphologique les deux populations apparaissent proches, la comparaison des fréquences de quelques caractères suggère pourtant quelques différences. Ainsi, l'endolophe serait plus souvent interrompu sur les M1-2/ et le mésolophide des M/1-2 plus court à La Milloque. Ces différences testées à l'aide de la méthode du chi carré ne sont pas significatives. Il n'est pas possible d'affirmer si cette absence de signification correspond à une identité spécifique, ou bien si elle est liée à la faiblesse de l'effectif. De même sur le plan biométrique, les répartitions des dimensions (Figures 20 et 21) de La Milloque et Küttigen (Engesser 1990, p. 55, fig. 37) sont voisines. Sur la base du matériel actuellement disponible il n'est pas possible de créer un nouveau taxon pour la forme de La Milloque. Compte tenu des tendances particulières qu'elle présente elle est considérée comme une forme affine de *Rhodanomys hugueneyae* ENGESSER 1987.

Rhodanomys aff. *hugueneyae* de La Milloque diffère (Tableaux 12, 13, 14, 19 et 21) de *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles supérieur par:

- l'angle occlusal moyen des M1-2/ significativement plus ouvert (166.1° à La Milloque contre 171,4° à Venelles sup.),

- le mésolophe de P4/ significativement plus souvent présent,

- le mésolophe des M1-2/ significativement plus souvent moins long,

- l'antérolophide des P/4 significativement moins souvent absent.

Sur le plan biométrique, les M3/ de la Milloque sont significativement plus courtes tandis que les M1-2/ et M/1-2 sont significativement moins larges (Tableau 20) que celles de Venelles inférieur.

Diffère de *Rhodanomys transiens* de Coderet (Tableaux 12, 13, 19, 21) par:

- la longueur plus importante des P/4 et M/3,

- le mésolophe de P4/ moins souvent absent.

Diffère de *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque par:

- ses dimensions plus faibles (Figures 18 à 21) et par sa morphologie plus progressive (Tableaux 12, 13, 14, 16, figure 46, tableaux 54, 55 en annexe),

- les tubercules des molaires moins saillants et la table d'usure plus nettement de type *Rhodanomys* (angle occlusal significativement plus ouvert: 166.1° contre 161.8°),

- la présence d'au maximum trois racines aux molaires inférieures,

- l'antérolophe des P4/ paraissant plus souvent absent (0.64-88%-0.99 avec n = 17 contre 0.21-55%-0.86 avec n = 9),

- le mésolophe des P4/ atteignant plus souvent le bord labial (0.24-47%-0.70 pour n = 16 contre 0.0-11%-0.48 avec n = 9);

- l'endolophe pouvant être interrompu (0.0-6%-0.30 avec n = 17) caractère jamais observé (0.0-0/9-0.34) chez *Eomys milloquensis* nov. sp.

Compte tenu des effectifs trop faibles des P4/, ces différences ne sont pas statistiquement significatives.

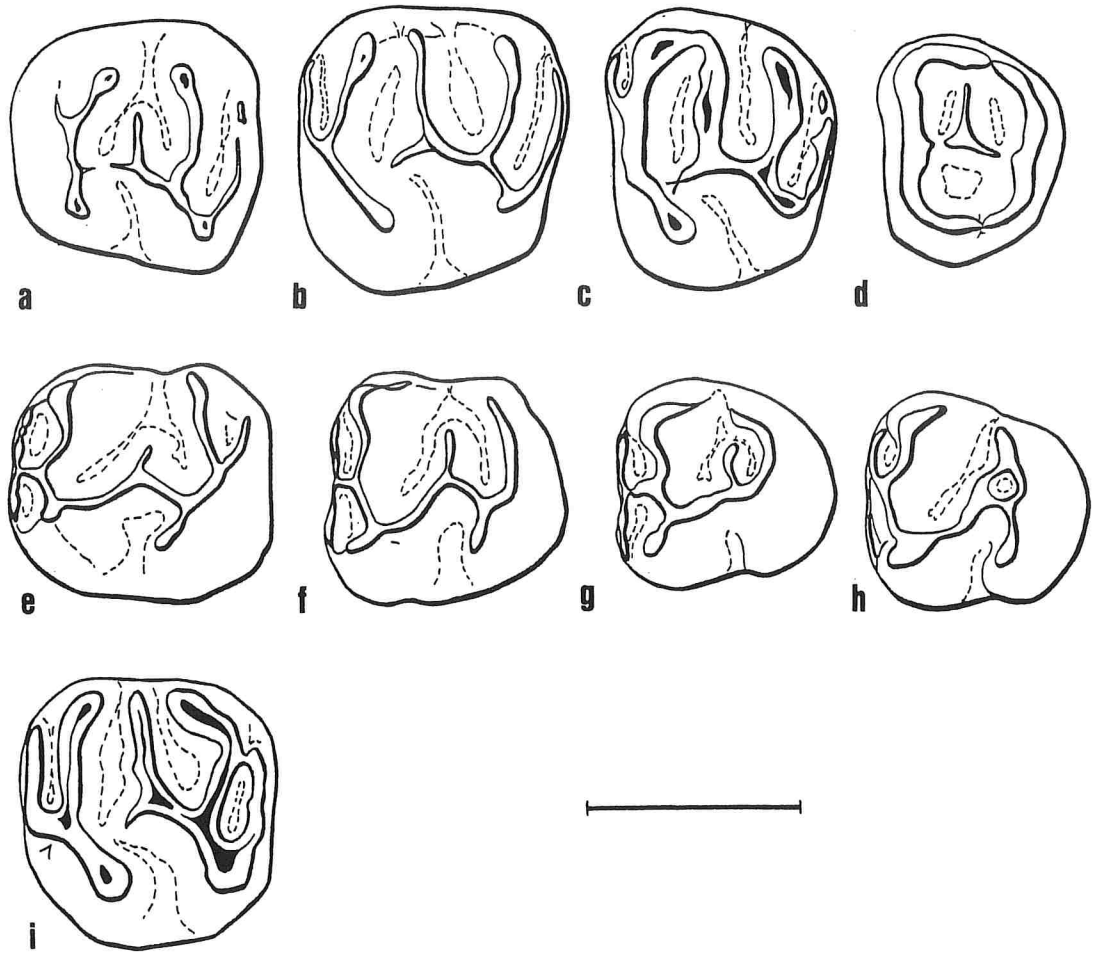


Figure 16.— a-h: *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* ENGESSER de La Milloque. a: P4/ gauche, LM 1078; b: M1/ gauche, LM 880; c: M2/ gauche, LM 895; d: M3/ gauche, LM 939; e: M/1 gauche, LM 989; f: M/2 gauche, LM 1033; g: M/3 gauche, LM 1052; h: M/3 gauche, LM 1055.

i: *Rhodanomys* cf. *hugueneyae* de Dieupentale; M1-2/ gauche, DP 48 (Collection Vidalenc, MHN Toulouse). Echelle = 1 mm.

- Aux M1-2/, l'antérolophe parfois absent (0.03-11%-0.25 avec n = 38), caractère jamais observé chez *Eomys milloquensis* nov. sp. et l'endolophe assez fréquemment interrompu (0.18-32%-0.48) contre seulement 9% (0.01 - 0.29) chez *Eomys milloquensis* nov. sp.; ces deux différences n'étant toutefois pas statistiquement significatives,

- La fusion des protocône et hypocône toujours observée aux M3/ et l'absence plus fréquente du postérolophe sur cette dent,

- l'antérolophide des P/4 pouvant être absent (2/16), caractère non observé chez *E. milloquensis* nov. sp. (0/12),

- le mésolophide des P/4 moins souvent absent (0.00-5%-0.17 avec n = 20 contre 0.14-38%-0.76 avec n = 13),

- le postérolophide des P/4 plus souvent absent (0.53-78%-0.94 avec n = 18 contre 0.10-33%-0.64 avec n = 12),

- Aux M/1-2, le mésolophide significativement moins souvent court (0.01-4%-0.12 avec n = 54 contre 0.06-17%-0.36 avec n = 30) ou absent (0.0-0%-0.06 contre 0.02-10%-0.27) et le quatrième synclinide significativement plus souvent absent (0.51-66%-0.79 contre 0.01-7%-0.17).

Mensurations:

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm.	σ	σ^2	V
P^4	17	0.98	1.18	1.08 ± 0.01	0.05319	0.00283	4.93
M^1	19	1.10	1.26	1.18 ± 0.01	0.04487	0.00201	3.80
M^2	22	0.89	1.18	1.05 ± 0.01	0.06961	0.00485	6.63
M^{1-2}	48	0.89	1.26	1.11 ± 0.01	0.08445	0.00713	7.61
M^3	10	0.73	0.82	0.78 ± 0.01	0.02865	0.00082	3.67
P_4	24	0.97	1.21	1.10 ± 0.01	0.05691	0.00324	5.17
M_1	22	1.06	1.28	1.20 ± 0.01	0.06039	0.00365	5.03
M_2	34	1.06	1.33	1.19 ± 0.01	0.06439	0.00415	5.41
M_{1-2}	56	1.06	1.33	1.19 ± 0.01	0.06307	0.00398	5.30
M_3	17	0.92	1.19	1.03 ± 0.01	0.05955	0.00355	5.78

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	17	0.97	1.20	1.10 ± 0.01	0.04839	0.00234	4.40
M^1	19	1.19	1.36	1.28 ± 0.01	0.05193	0.00270	4.06
M^2	23	1.13	1.42	1.24 ± 0.01	0.07120	0.00507	5.74
M^{1-2}	48	1.13	1.42	1.26 ± 0.01	0.06439	0.00414	5.11
M^3	9	0.84	1.01	0.95 ± 0.02	0.05473	0.00300	5.76
P_4	24	0.82	1.06	0.94 ± 0.01	0.06178	0.00382	6.57
M_1	22	0.99	1.21	1.13 ± 0.01	0.05913	0.00350	5.23
M_2	34	1.01	1.23	1.14 ± 0.01	0.05173	0.00268	4.54
M_{1-2}	56	0.99	1.23	1.13 ± 0.01	0.05654	0.00320	5.00
M_3	17	0.87	1.10	1.01 ± 0.02	0.06473	0.00419	6.41

Description:

Dents supérieures (Figure 16, a - d):

P4/: l'antérolophe est le plus souvent absent (15/17) ou vestigial (1/17); il n' a été observé que sur un spécimen. Le mésolophe est long (8/17) ou mi-long (7/17), plus rarement court (1/17) ou absent (1/17). L'endolophe peut présenter une incisure (6/17); il est interrompu sur une dent (1/17). Le postérolophide est toujours présent, parfois réduit (4/16).

M1-2/: elles ont trois racines. Pour la plupart des dents il a été possible de distinguer les M1/ et M2/.

M1/: l'antérolophe est toujours long (16/16). Le synclinal 1 est large, rarement étroit (3/16). Le mésolophe atteint le plus souvent le bord labial (17/18) et sur quatre de ces dents est séparé du paracône; dans un cas le mésolophe est absent (1/18). L'endolophe présente une nette incisure sur environ un tiers des dents (6/18); il peut être interrompu (4/18). Le postérolophe est bien développé. Le quatrième synclinal externe est ouvert du côté labial sur la plupart des dents (13/16).

M2/: sur quelques dents (6/20) l'antérolophe est long; dans les autres cas il est plus ou moins fortement réduit (10/20) ou absent (4/20). Le mésolophe est long (21/22) et toujours relié au paracône, ou trois-quarts long (1/22). L'endolophe paraît plus souvent interrompu (9/20) que sur les M1/. Le postérolophe est toujours présent et ferme le quatrième synclinal du côté labial sur presque la moitié des dents (8/19).

M3/: l'antérolophe est développé sur trois spécimens (3/10); sur quelques autres (4/10) il est réduit ou vestigial. Il est absent dans les autres cas. Le mésolophe atteint le bord labial (10/11) mais peut être court (1/11). L'endolophe montre parfois une incisure (4/11) ou peut être interrompu (5/11). Le postérolophe manque fréquemment (7/10) et la fusion du protocône avec l'hypocône est pratiquement toujours totale (10/11), les deux tubercules n'étant jamais séparés.

Dents inférieures (Figure 16, e - h):

P/4: l'antérolophide est développé (7/16) ou en cours de réduction (7/16); il manque sur deux spécimens. Une seule dent a montré une crête en arrière du métalophide. Le mésolophide n'est relié à l'hypolophide que sur deux dents ; lorsqu'il se termine librement (18/20) il est le plus souvent de longueur moyenne (15/18), plus rarement long (1/18), court (1/18) ou absent (1/18). Le postérolophide est fréquemment absent (14/18).

M/1-2: elle montrent deux ou trois racines. Lorsqu'il n' y a qu'une racine antérieure, celle-ci peut montrer un sillon de division. Il a été possible de distinguer les M/1 des M/2:

M/1: le quatrième synclinide est absent sur environ un tiers des dents (5/16). Le mésolophide, toujours présent, est le plus souvent mi-long (14/19); il peut être trois-quarts long (4/19), plus rarement long (1/19).

M/2: les dents qui ont été identifiées comme M/2 se distinguent des M/1 par l'absence plus fréquente du quatrième synclinide (22/23).

Pour l'ensemble des M/1-2, le mésolophide est le plus souvent mi-long (40/54); dans les autres cas il est long (3/54) trois-quarts long (9/54) ou court (2/54)). Le quatrième synclinide est absent sur environ deux tiers des dents (31/47).

M/3: l'antérolophide est le plus souvent bien développé (12/16); il peut être réduit (3/16), rarement absent (1/16). Le mésolophide peut se terminer librement (7/16), dans les autres cas (7/16) il relié à l'hypolophide. Le postérolophide est absent.

Rhodanomys cf. *hugueneyae* ENGESSER ,1987

Synonymie: *partim Rhodanomys schlosseri* in Baudelot et Olivier 1978

Dans la petite collection de Dieupentale (Collection Vidalenc, Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse) que nous avons pu étudier, une M1-2/ (Figure 16, i) se distingue par ses dimensions (1,15 x 1.29), plus faibles que celles de *Eomys milloquensis* nov. sp., qui entrent dans le domaine des variations dimensionnelles des M1-2/ de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque. L'antérolophe est bien développé, le cingulum postérieur est fermé, le mésolophe est long. L'angle occlusal (162°) entre dans les limites de variation de ce caractère chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque (Tableau 13). Cette dent est rapportée à *Rhodanomys hugueneyae,* ce qui est en accord avec la position biochronologique de ce gisement.

L'observation de quelques dents de Moissac II montre par ailleurs, dans un niveau plus ancien, la présence du genre *Rhodanomys* à côté d'un *Eomys* de plus grandes dimensions.

Eomys milloquensis nov. sp.

Holotype: M/1-2 inférieure n° LM.1969 MR 822. (Figure 17, g et Planche 1 hors texte)

Localité-type et âge: La Milloque (Bassin d'Aquitaine, France); Oligocène supérieur (MP 29).

Répartition: La Milloque, Dieupentale (Aquitaine).

Derivatio nominis: du nom de la localité-type.

Diagnose: espèce de taille moyenne du genre *Eomys,* avec possibilité de quatre racines aux molaires inférieures et la tendance du cingulum antéro-interne à contourner le protoconide, comme chez *Eomys quercyi* son ancêtre probable. Diffère de ce dernier par: ses dimensions un peu plus fortes et l'angle occlusal des M1-2/ significativement plus important (162° contre 152° pour *Eomys quercyi* de Portal et 154.6° dans la localité type de Pech du Fraysse), l'absence plus fréquente du postérolophide des P/4 et M/1-2

et l'absence plus fréquente de l'antérolophe et du postérolophe à M3/.

Description du type: M/1 gauche (1.51 x 1.35) possédant quatre racines. Le cingulum antérieur est bien développé. Le mésolophide est absent. Le cingulum postérieur est bien développé en arrière d'un long postéro-sinuside (Figure 17, g).

Diagnose différentielle:

Diffère de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* du même gisement par ses dimensions plus fortes et morphologiquement par:

- un angle occlusal significativement plus faible (Tableau 14),

- l'antérolophe des P4/ moins souvent absent (0.21-55%-0.86, avec n = 9 contre 0.64-88%-0.99, avec n = 17),

- le mésolophe des P4/ atteignant moins souvent le bord labial (0.0-11%-0.48 pour n = 9 contre 0.24-47%-0.70 pour n = 17) et l'endolophe toujours non interrompu (0.66-100 %-1.0, avec n = 9 contre 0.70-94%-1.0, avec n = 17).

Compte tenu des faibles effectifs des P4/ ces différences ne sont pas significatives.

- l'antérolophe des M1-2/ toujours présent (0.86-100%-1.0, avec n = 24 contre 0.75-89%-0.97, avec n = 38) et l'endolophe moins souvent interrompu (0.01-9%-0.29 contre 0.18-32%-0.48), ces deux différences n'étant pas statistiquement significatives,

- les protocône et hypocône parfois séparés à la M3/ chez laquelle le postérolophe est plus souvent présent,

- l'antérolophide des P/4 plus souvent présent (12/12 contre 14/16), et plus souvent mieux développé

- le mésolophide des P/4 plus souvent absent (0.14-38%-0.76, avec n = 13 contre 0.00-5%-0.17, avec n = 20) et, lorsqu'il est présent, toujours indépendant de l'hypolophide,

- le postérolophide des P/4 moins souvent absent (0.10-33%-0.64, avec n = 12 contre 0.53-78%-0.94, avec n = 18). Ces différences, compte tenu des effectifs des P4, ne sont pas significatives.

- Aux M/1-2 la présence possible de quatre racines, le mésolophide significativement (χ^2 = 6,94) plus souvent court (0.06-17%-0.35, avec n = 30 contre 0.01-4%-0.12, avec n = 54) ou absent (0.02-10%-0.27 contre 0.0-0%-0.06), et quatrième synclinide significativement (χ^2 = 30.5) moins souvent absent (0.01-7%-0.17 contre 0.51-66%-0.79).

Diffère des *Eomys* (Tableaux 12-13 et 54-55 en annexe) du niveau précédent (MP 28) par les caractères suivants:

- tubercules moins saillants, plus fondus dans les crêtes,

- surface occlusale des molaires devenant plus plane après une usure modérée (angle occlusal moyen des M1-2/ voisin de 162° contre seulement 152° pour *Eomys zitelli* de Portal, 152.6° pour *Eomys zitelli* de Pech du Fraysse et 150,6° pour *Eomys major* de Pech Desse, MP 28),

- mésolophe des M1-2/ atteignant plus souvent le bord labial,

- antérolophe et postérolophe de M3/ assez fréquemment absents,

- antérolophide de P/4 pouvant manquer,

- absence un peu plus fréquente du quatrième synclinide des M/1-2 avec mésolophide pouvant disparaître.

L'espèce *Eomys huerzeleri* ENGESSER, 1982 de Rickenbach et Rances (MP 29) montre, comme *E. quercyi* et *E. milloquensis* nov. sp., la présence de quatre racines sur quelques molaires inférieures. Elle n'est décrite que d'après un nombre restreint de spécimens (25 dents à Rickenbach et 30 à Rances, toutes catégories dentaires confondues).

Pour tenter d'établir une comparaison entre *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque et *Eomys huerzeleri* (Rickenbach, Rances) nous avons regroupé (Tableau 5) les observations réalisées dans ces deux derniers gisements (Engesser, 1990).

Mésolophe P^4	**n**	long à 3/4 long	mi-long à court	absent
Rickenbach-Rances	8	0.00 **13** 0.53	0.35 **74** 0.97	0.00 **13** 0.53
La Milloque	9	0.03 **22** 0.60	0.40 **78** 0.97	0.00 **0** 0.34
Mésolophe M^{1-2}	**n**	long à 3/4 long	mi-long	court
Rickenbach-Rances	8	0.00 **13** 0.53	0.25 **62** 0.92	0.03 **25** 0.65
La Milloque	25	0.55 **76** 0.91	0.07 **20** 0.40	0.00 **4** 0.20
Mésolophide M_{1-2}	**n**	long à 3/4 long	mi-long	court / absent
Rickenbach-Rances	17	0.00 **0** 0.19	0.14 **35** 0.60	0.40 **65** 0.86 / 0.00 **0** 0.19
La Milloque	30	0.12 **27** 0.46	0.28 **47** 0.66	0.06 **17** 0.35 / 0.02 **10** 0.27

Tableau 5.— Comparaison de la fréquence de divers caractères observés sur les dents des populations d'*Eomys milloquensis* nov.sp. de La Milloque et de *Eomys huerzeleri* ENGESSER 1982 de Rickenbach et Rances dont les observations ont été cumulées (données tirées de Engesser, 1990, p. 38, fig. 21). Les pourcentages des observations (chiffres en caractères gras) sont encadrés par leur intervalle de confiance.

Le mésolophe des P4/, serait plus souvent long à La Milloque, il y est significativement plus souvent absent ($\chi^2 = 4.51$). Le mésolophe des M1-2/ ($\chi^2 = 13.07$) et le mésolophide des M/1-2 ($\chi^2 = 7,51$) sont significativement plus souvent longs à La Milloque, le mésolophide des M/1-2 pouvant être absent.

Sur quatorze P/4 attribuées à *Eomys huerzeleri* (8 à Rances et 6 à Rickenbach) le postérolophide a été observé, fortement réduit toutefois sur trois spécimens de Rances. (Engesser 1990, p. 36-39). Cette crête est absente sur quatre P/4 à La Milloque (4/12) cette différence n'étant pas significative ($\chi^2 = 0.15$).

Le tableau 6 ci-dessous (données pour *Eomys huerzeleri* tirées de Engesser 1990,

Catégorie dentaire		M1-2/		M1-2/			M/1-2		M/1-2	
Espèce	n	L min	L max	l min	l max	n	L min	L max	L min	L max
E. huerzeleri	*11*	1.24	1.40	1.52	1.86	*17*	1.30	1.60	1.22	1.48
E.milloquensis n.sp.	*26*	1.05	1.43	1.34	1.58	*30*	1.19	1.51	1.15	1.41

Tableau 6.— Comparaison des limites des domaines de variations des dimensions des M1-2 supérieures et inférieures chez *Eomys huerzeleri* (d'après B. Engesser 1990, p.37) et *Eomys milloquensis* nov.sp. de la Milloque.

p. 37) montre des dimensions assez voisines, cependant légèrement plus fortes chez *E. huerzeleri*.

Ces différences argumentent la création du taxon *Eomys milloquensis* nov. sp.

Matériel de La Milloque.

Dimensions:

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	9	1.17	1.28	1.22 ± 0.01	0.04140	0.00171	3.39
M^1	9	1.23	1.43	1.32 ± 0.02	0.06795	0.00462	5.15
M^2	15	1.05	1.24	1.15 ± 0.01	0.04514	0.00204	3.93
M^{1-2}	26	1.05	1.43	1.22 ± 0.02	0.09441	0.00891	7.74
P_4	13	1.18	1.41	1.29 ± 0.02	0.06735	0.00454	5.23
M_{1-2}	30	1.19	1.51	1.37 ± 0.01	0.07154	0.00512	5.22
M_3	1			1.32			

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	8	1.20	1.49	1.33 ± 0.03	0.09578	0.00917	7.20
M^1	9	1.45	1.58	1.54 ± 0.01	0.03975	0.00158	2.58
M^2	15	134	1.58	1.42 ± 0.02	0.07733	0.00598	5.44
M^{1-2}	26	1.34	1.58	1.46 ± 0.02	0.08450	0.00714	5.79
P_4	13	1.00	1.25	1.12 ± 0.02	0.06769	0.00458	6.04
M_{1-2}	30	1.15	1.41	1.29 ± 0.01	0.07168	0.00514	5.56
M_3	1			1.25			

Description.

Dents supérieures:

P4/: l'antérolophe est absent sur environ la moitié des dents (5/9). L'endolophe toujours complet porte un mésolophe court (3/9), mi-long (4/9), trois-quarts long (1/9) ou pouvant atteindre le bord labial (1/9). Le postérolophe est toujours bien développé.

M1/: l'antérolophe est toujours présent (9/9). L'endolophe n'est pas interrompu entre protocône et mésocône. Sur environ la moitié des dents (5/9) le mésolophe atteint le bord labial. Il est plus rarement mi-long (3/9) ou court (1/9). Le postérolophe est toujours long et laisse le synclinal postérieur relativement bien ouvert du côté labial.

M2/: l'antérolophe toujours présent est long (4/13), court (6/13) ou vestigial (3/13). L'endolophe peut être interrompu (2/13). Le mésolophe atteint fréquemment le bord externe de la dent (10/14), il peut être trois-quarts long (3/14) ou mi-long (1/14). Le postérolophe est toujours présent, il n'isole le quatrième synclinal externe que sur deux spécimens (2/13).

M3/: l'antérolophe est présent (5/12), parfois réduit (3/12) ou vestigial (3/12); il a disparu sur un spécimen. Sur la moitié des dents (6/12) l'endolophe est absent entre

protocône et mésocône. Le mésolophe est trois-quarts long (2/12) ou, le plus souvent, atteint le bord labial (10/12). Ce dernier forme un bourrelet continu entre protocône et métacône sur environ la moitié des spécimens (5/12). Le protocône et l'hypocône peuvent être nettement séparés (4/12), ils sont reliés ou fusionnés dans les autres cas (8/12). Le métalophe peut être réduit (1/12) ou manquer (1/12). Le postérolophe est absent sur trois dents, une crête supplémentaire le relie au métalophe sur un spécimen.

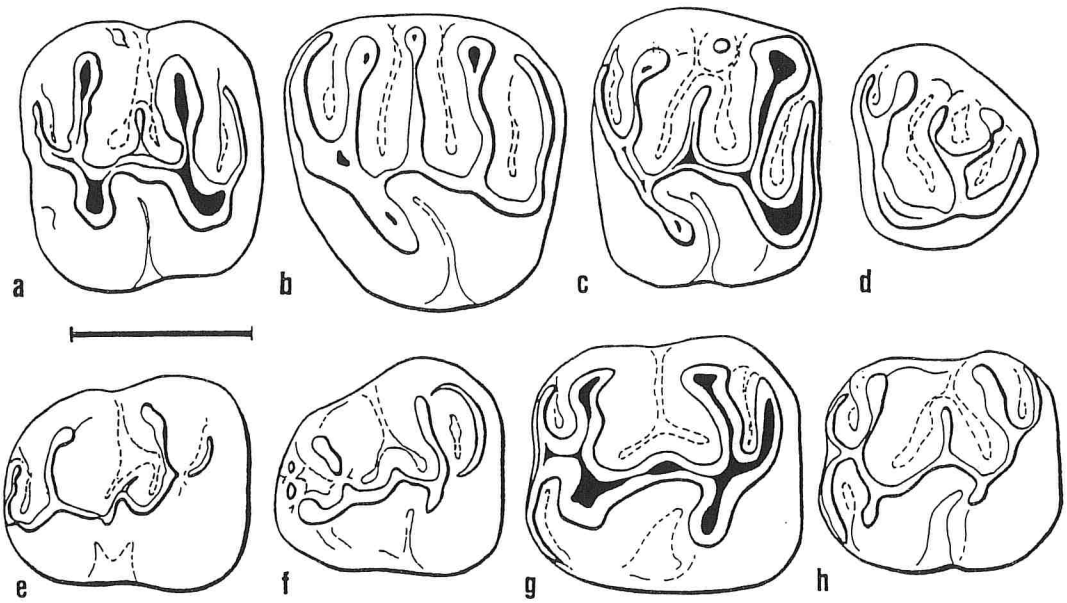


Figure 17.— *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque. a: P4/ gauche, LM 758; b: M1/ gauche, LM 765; c: M2/ droite inversée, LM 722; d: M3/ droite inversée, LM 788; e: P/4 gauche, LM 808; f: P/4 droite inversée, LM 804; g: M/1 gauche TYPE, LM 822 (quatre racines); h: M/1 gauche, LM 833. Echelle = 1 mm.

Dents inférieures:

P/4: l'antérolophide a toujours été observé (12/12), il est extrêmement réduit sur l'un des spécimens. Un ébauche de crête en arrière du métaconide n'a été observée que sur une dent. Le mésolophide est absent (5/13), court (6/15) ou mi-long (2/13); il est toujours indépendant de l'hypolophide. Le postérolophide manque sur quelques dents (4/12).

M/1-2: seuls quelques rares spécimens semblent être référables à des M/2, pour cette raison les deux catégories dentaires ne sont pas séparées. Plusieurs dents (des M/1 et peut être une M/2) montrent les traces de quatre racines. La branche labiale de l'antérolophide est toujours plus large et plus longue que la branche linguale et a tendance à contourner le protoconide. Le mésolophide peut manquer (3/30), il est quelquefois court (5/30), le plus souvent mi-long (14/30), parfois trois-quarts long (6/30) ou long (2/30). Le postérolophide a disparu sur deux dents (2/27).

M/3: une seule dent montre la partie linguale de l'antérolophide réduite, le métaconide formant pratiquement à lui seul la muraille antéro-interne de la dent. Le mésolophide est relié à l'entoconide et le postérolophide forme le bord postérieur de la

dent.

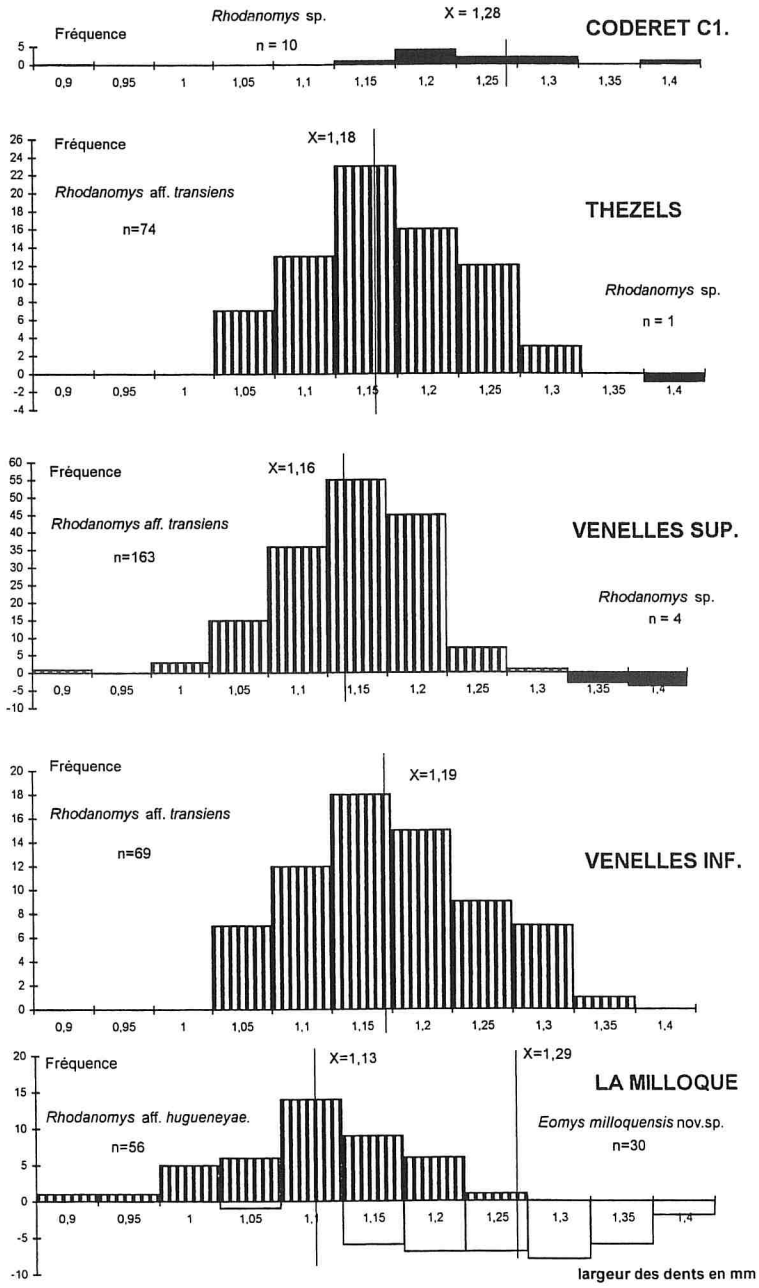


Figure 18.— Histogrammes de répartition des largeurs des M/1-2 de diverses populations de *Rhodanomys* et d'*Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque. Les quelques dents référées à un *Rhodanomys* sp. de plus grande taille que *Rhodanomys transiens* dans les gisements proches du niveau MN 0 ont été recensées. Les données relatives à *Rhodanomys* sp. B. de Coderet couche 1 sont tirées de Hugueney, 1969. Les valeurs en abscisses sont les limites inférieures des classes.

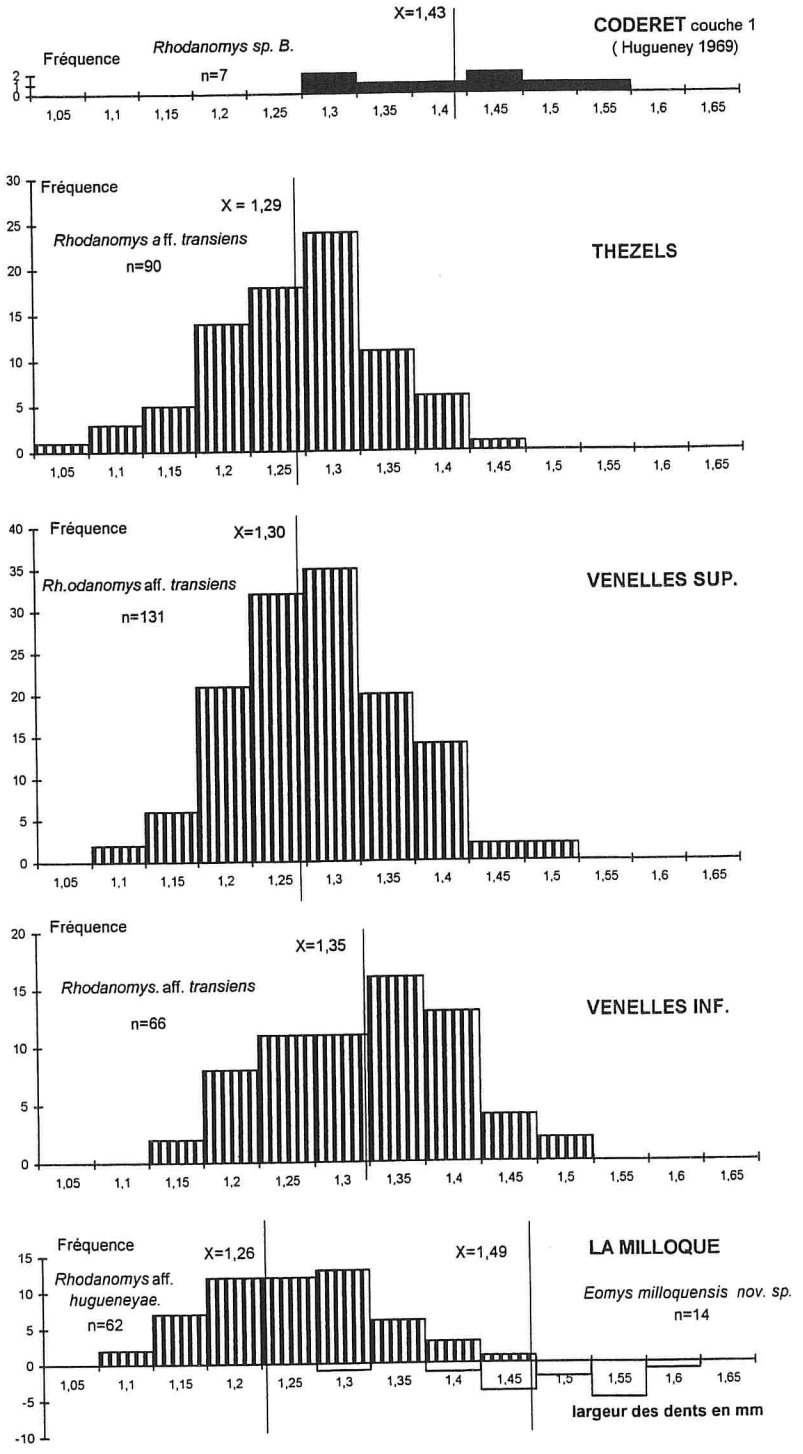


Figure 19.— Histogrammes de répartition des largeurs des M1-2/ de diverses populations de *Rhodanomys* et d'*Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque. Les quelques dents référées à un *Rhodanomys* sp. de plus grande taille que *Rhodanomys transiens* dans les gisements proches du niveau MN 0 ont été recensées. Les données relatives à *Rhodanomys* sp. B. de Coderet couche 1 sont tirées de Hugueney, 1969. Les valeurs en abscisses sont les limites inférieures des classes.

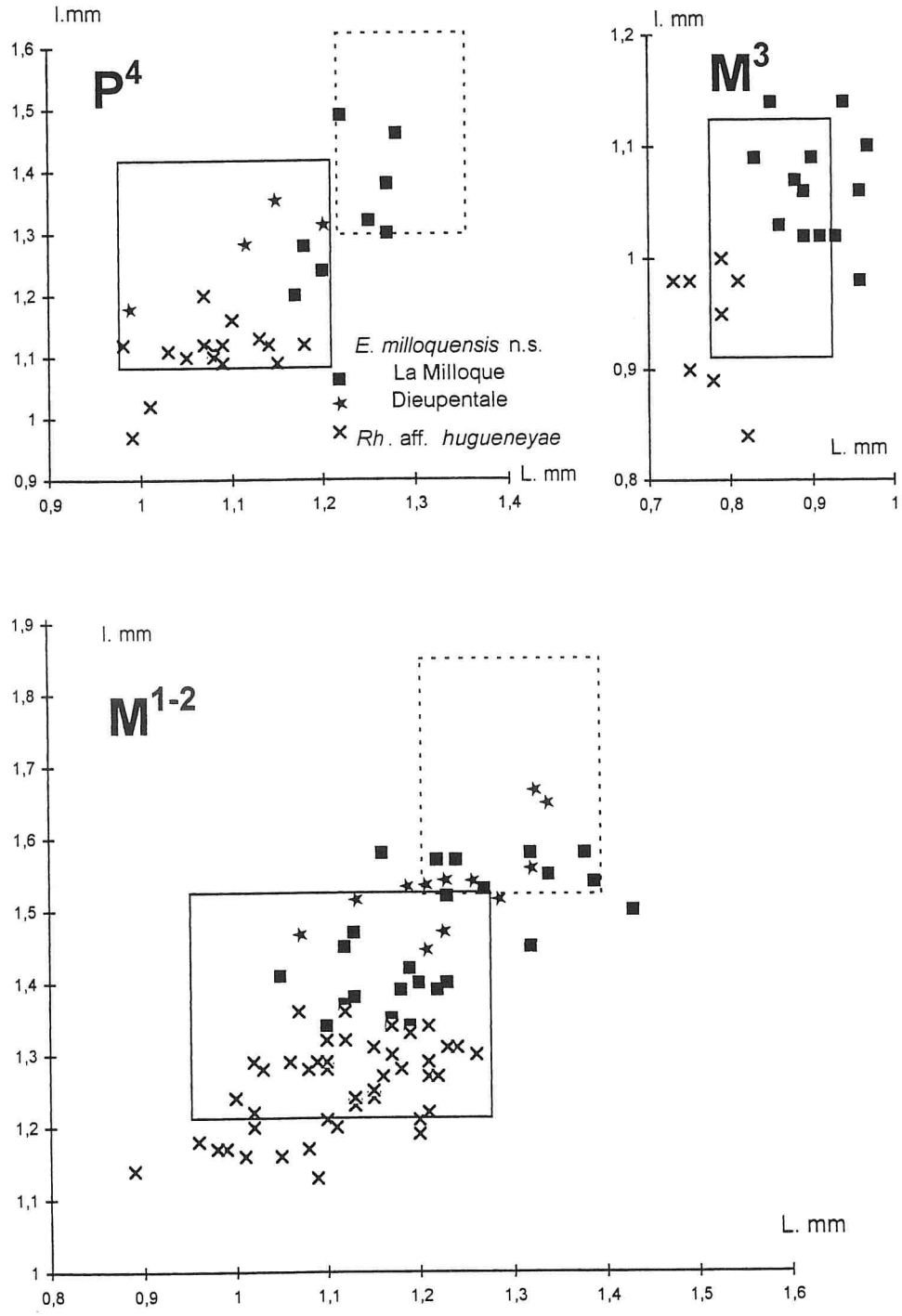


Figure 20.— Répartition des dimensions (Lxl) des dents supérieures de *Eomys milloquensis* nov. sp. et *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque. Les rectangles indiquent respectivement les limites de variation des dimensions chez *Eomys huerzeleri* de Rickenbach et Rances (pointillés) et *Rhodanomys hugueneyae* de Küttigen et Brochene Fluh 19/20 (trait plein), d'après Engesser 1990, p. 37, fig. 20 et p. 55, fig. 37. Les dimensions de quelques dents de Dieupentale attribuées à *Eomys milloquensis* nov. sp. sont positionnées.

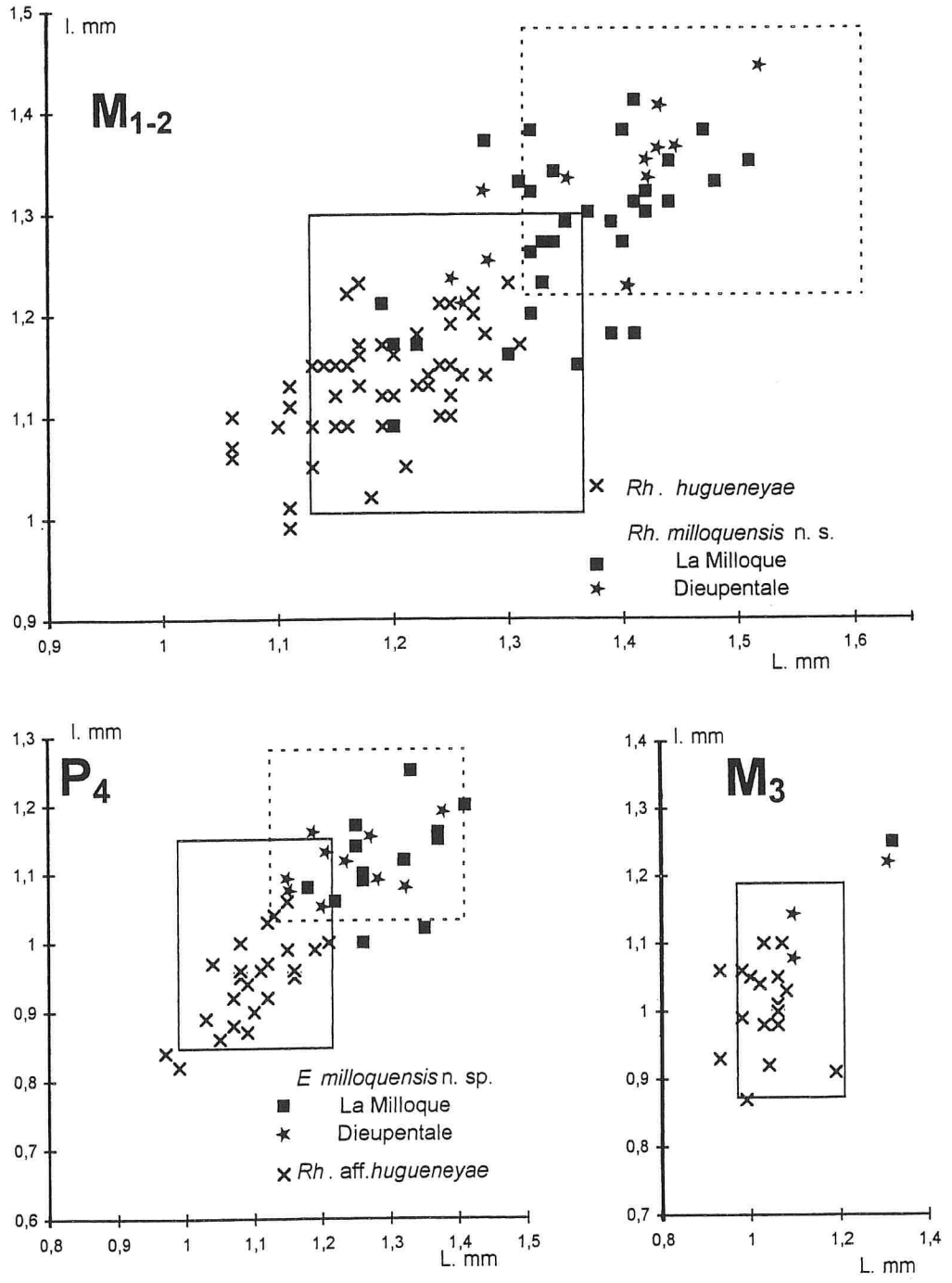


Figure 21.— Répartition des dimensions (Lxl) des dents inférieures de *Eomys milloquensis* nov. sp. et *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque. Les rectangles indiquent respectivement les limites de variation des dimensions chez *Eomys huerzeleri* de Rickenbach et Rances (pointillés) et *Rhodanomys hugueneyae* de Küttigen et Brochene Fluh 19/20 (trait plein), d'après Engesser 1990, p. 37, fig. 20 et p. 55, fig. 37. Les dimensions de quelques dents de Dieupentale attribuées à *Eomys milloquensis* nov. sp. sont positionnées.

Matériel de Dieupentale

Synomymie: part *Rhodanomys schlosseri in* Baudelot et Olivier, 1978.

Dimensions:

	n	L.min	L.max	L.moy ± Sm	σ	V	l.min	l.max	L.moy ± Sm	σ	V
P^4	4	0.99	1.20	1.10			1.17	1.30	1.27		
M^{1-2}	12	1.09	1.34	1.24 ± 0.02	0.0763	6.15	1.45	1.67	1.54 ± 0.02	0.0593	3.85
P_4	10	1.17	1.33	1.24 ± 0.02	0.0724	5.84	1.04	1.19	1.11 ± 0.01	0.0425	3.83
M_{1-2}	12	1.25	1.51	1.38 ± 0.02	0.0829	6.01	1.20	1.41	1.31 ± 0.02	0.0721	5.50
M_3	3	1.15	1.32	1.21			1.07	1.21	1.14		

Description.

Dents supérieures (Figure 22, a - c):

P4/: l'antérolophe est absent sur les quatre spécimens. Le postérolophe est toujours présent. Le mésolophe est long (2/4), mi-long (1/4) ou absent.

M1-2/: angle occlusal moyen de 159,6°, significativement (t = 0.69) comparable (au seuil de sécurité de 99%) à celui de *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque (161.8°) et, par contre, différent de celui de *Rhodanomys transiens* (t = 5,88) de Paulhiac (170.7°) de qui ce matériel avait été rapproché. L'antérolophe est présent (8/12), très réduit ou vestigial (3/12) ou absent. L'endolophe est profondément incisé sur une dent. Le mésolophe est mi-long à trois-quarts long (7/11), ou atteint le bord labial (4/11).

Dents inférieures (Figure 22, d - f):

P/4: l'antérolophide est présent sur environ la moitié des dents (5/9). Le postérolophide toujours présent est parfois nettement réduit (3/8). L'ectolophide manque sur un spécimen; dans ce cas le mésolophide subsiste en partie sous la forme d'une crête rattachée à l'entoconide. Dans les autres cas le mésolophide est court (5/8), mi-long (1/8) ou absent (2/8).

M/1-2: cinq dents (5/11) montrent (M/1 probables) quatre racines. L'antérolophide est toujours présent. Le postérolophide manque sur quelques spécimens (4/11) attribuables à des M/2. Le mésolophide peut manquer (1/13), dans les autres cas il est court (3/3) ou mi-long à trois-quarts long (9/13).

M/3: une dent montre un mésolophide, oblique vers l'arrière, soudé à l'entoconide. Le mésolophide se confond avec l'ectolophide sur deux autres spécimens. Le cingulum postérieur est absent.

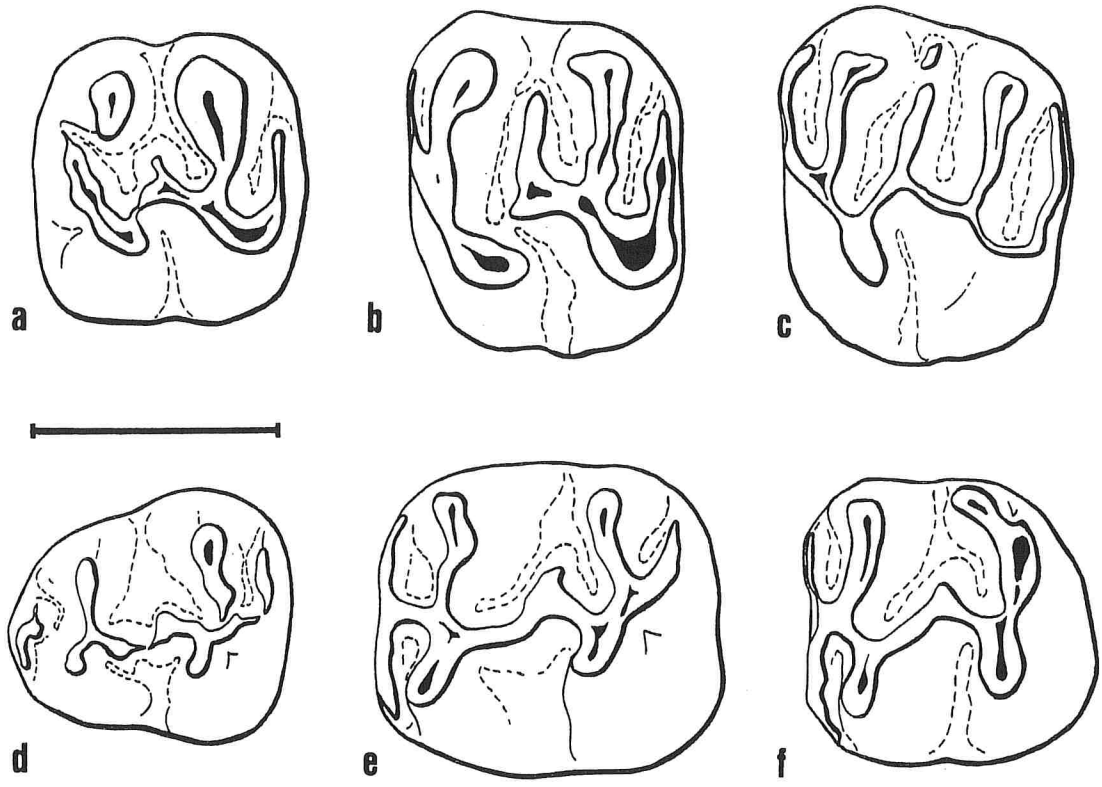


Figure 22.— *Eomys milloquensis* nov. sp. de Dieupentale. Collection Vidalenc (Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse). a: P4/ gauche, DP 01; b: M1-2/ gauche, DP 12; c: M1-2/ gauche, DP 06; d: P/4 gauche, DP 23; e: M/1 gauche, DP33; f: M/2 gauche, DP 40. Echelle 1 mm.

Rhodanomys sp.

(Figure 23)

L'existence d'un *Rhodanomys* de plus grande taille que *Rhodanomys transiens* avait été signalée à Coderet par M. Hugueney, 1969. Un certain nombre de dents, isolées ou en place, provenaient d'un niveau très inférieur de Coderet (couche 1), d'autres spécimens ayant été repérés dans la couche supérieure. Par leur schéma occlusal similaire à celui de *Rhodanomys transiens* et leurs dimensions qui recouvrent en partie celles de cette dernière espèce d'une part, en raison de l'insuffisance du matériel récolté d'autre part, l'auteur considère qu'il n'est pas possible de définir s'il s'agit de variants de *Rhodanomys transiens* ou d'une véritable autre espèce. C'est la première de ces deux hypothèses qui a la faveur d'Alvarez Sierra, 1987; Engesser (1987, 1990) semble retenir la seconde et compare *Rhodanomys* sp. B à *Rhodanomys hugueneyae*. Les observations réalisées au cours du présent travail apportent-elles quelques éclaircissements ? Dans les deux gisements de Venelles sup. et Thézels dans lesquels est bien représentée une forme affine de *Rhodanomys transiens* on observe quelques molaires inférieures qui se distinguent par leur dimensions plus grandes que la

normale. Les histogrammes de répartitions des longueurs et largeurs des molaires de de *Rhodanomys transiens* et de ces grosses dents montrent que ces dernières diffèrent surtout par leur plus grande largeur qui, dans tous les cas, se situe hors de l'aire comprise entre m-3σ et m+3σ de la courbe normale de *Rhodanomys* aff. *transiens*. Ce fait constitue le seul argument autorisant à maintenir ce taxon ouvert car, en raison de l'indigence du matériel, aucune différence morphologique ne peut être établie avec *Rhodanomys* aff. *transiens*. Ces quelques dents repérées par leur taille s'intègrent sans doute à une variation dimensionnelle qui recouvre en partie celle de *Rhodanomys* aff. *transiens* comme cela a été constaté à Coderet. De ce fait, si ce taxon existe réellement, une partie du matériel qui lui correspond est probablement décrite sous le nom de *Rhodanomys transiens*.

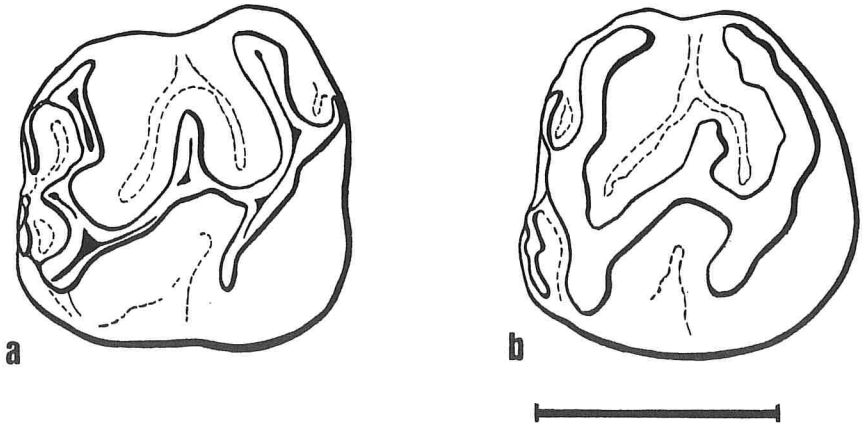


Figure 23.— *Rhodanomys* sp. de Venelles et Thézels. a: M/1 droite, Th 6892, Thézels; b: M/2 droite inversée, VEL 1230, Venelles supérieur. Echelle: 1 mm.

Matériel de Thézels:

M/1: 1,39 x 1,42.

Cette dent ne possède qu'une seule racine postérieure. La branche labiale de l'antérolophide est reliée à la pointe du protoconide. Le mésolophide est mi-long. Le postérolophide présent, est réduit. Morphologiquement rien ne distingue cette dent d'une M/1 de *Rhodanomys* aff. *transiens*.

Matériel de Venelles supérieur.

M/1-2: 1,29 x 1,43; 1.32 x 1.44 ; 1.32 x 1.41 ;1.42 x 1.40.

La radiculation n'a pas été observée. Le mésolophide est mi-long, le postérolophide est absent, l'antérolophide bien développé.

Genre *PSEUDOTHERIDOMYS* SCHLOSSER, 1925

Pseudotheridomys schaubi LAVOCAT, 1951

Holotype: mandibule droite portant P/4-M/3 (coll. Julien, JR 110, Mus. Paris).

Localité type: Cournon (AC), Oligocène supérieur (MP 28 - 29 ?)

Répartition: Boudry-La Fabrique, Boudry-Glissement, Brochene Fluh 4/5, 53, Rochette, Talent 18 (Molasse de Suisse et de Haute-Savoie, zone de Fornant 6 à zone de Brochene Fluh 53). Cournon (AC), Cournon-les-Souméroux (Puy-de-Dôme) (MP 28 - MP 29 ?), Coderet couche 3 (Allier), Venelles (Bouches-du-Rhône) (MN 0).

Diagnose originale: Lavocat, 1951.

Matériel de La Milloque (Figure 24, a - e)

Cette petite espèce décrite à Cournon par R. Lavocat (1951) est représentée Milloque par quelques dents (LM 1071 à LM 1076).

Dimensions:

P4/: 0.80 x 0.94; **M1-2/**: 0.82 x 0.98; 0.80 x (0.99); **M/1-2**: 0.97 x 0.90; 0.95 x (-); **M/3**: 0.92 x 0.76.

Description:

P4/: elle présente cinq anticlinaux mais l'antérolophe est réduit. Le mésolophe se soude au paracône isolant le deuxième synclinal du côté labial. Le sinus est très oblique vers l'avant. Le postérolophe rejoint le métacône et ferme labialement le quatrième synclinal externe.

M1-2/: sur l'unique spécimen en bon état, l'antérolophe est relié au paracône et ferme labialement le premier synclinal. Le sinus communique largement avec le deuxième synclinal. Le mésolophe rejoint le paracône. Le cingulum postérieur se relie au métacône isolant le quatrième synclinal.

M/1-2: sur les deux spécimens (LM 1074, figure 24 b et LM 1075, figure 24 a) l'antérolophide est indépendant du protoconide. Il est également séparé du métaconide sur LM 1074, dont la partie antéro-interne est conservée. Le métalophide, un peu coudé vers l'arrière sur LM 1074, s'insère sur le bras antérieur du protoconide. Le mésolophide est relié à la crête (métastylide) qui prolonge l'arrière du métaconide. La crête métastylaire (Hugueney, 1969, p. 100) est réduite et indépendante du mésolophide sur LM 1074. Elle forme une crête supplémentaire parallèle au mésolophide et se relie à celui-ci sur LM 1075. Sur les deux spécimens le sinuside correspond avec le troisième synclinide. L'hypolophide s'insère sur le bras antérieur de l'hypoconide. Le postérolophide est soudé à l'entoconide.

M/3: l'unique spécimen, endommagé au niveau de son angle antéro-externe, ne permet pas l'observation d'une éventuelle liaison protoconide-antérolophide. Ce dernier est relié au métaconide. Le domaine de la crête métastylaire est compliqué par rapport à celui des M/1-2: il comprend deux crêtes accessoires, l'une courte, parallèle au métalophide, l'autre reliant ce dernier au mésolophide. Le sinuside paraît plus oblique que sur les M/1-2. Le postérolophide est soudé à l'entoconide.

La disposition des crêtes des molaires inférieures de cette population, caractérise bien le genre *Pseudotheridomys*. Quelques éléments de cette structure (antérolophide indépendant des protoconide et métaconide, développement marqué des crêtes accessoires), identifient *Pseudotheridomys schaubi*. Les dimensions sont voisines de celles du morphotype P de l'espèce de Cournon (Brunet *et al.* 1981) et entrent dans les domaines de variation des dents de la population de Coderet couche 3. Il n'y a en effet pratiquement pas de variation de taille dans cette lignée au cours de l'Oligocène (Brunet *et al.* 1981).

Matériel de Venelles (Figure 24, f).

Synomymie: *Pseudotheridomys parvulus* (SCHLOSSER, 1884) (Aguilar *et al.* 1978)

L'unique spécimen de Venelles inférieur, une P4/ (0.77 x 0.87), a été antérieurement attribuée à *Pseudotheridomys parvulus* SCHLOSSER, 1884 (Aguilar *et al.*, 1978). De dimensions un peu plus faibles, sa structure est très proche de celle de son homologue de La Milloque. Compte tenu l'âge attribué à la localité de Venelles (sensiblement au niveau de Coderet) cette dent est ici rapportée à *Pseudotheridomys schaubi*.

Cette espèce, rarissime à Venelles inférieur, paraît absente à Venelles supérieur et Thézels.

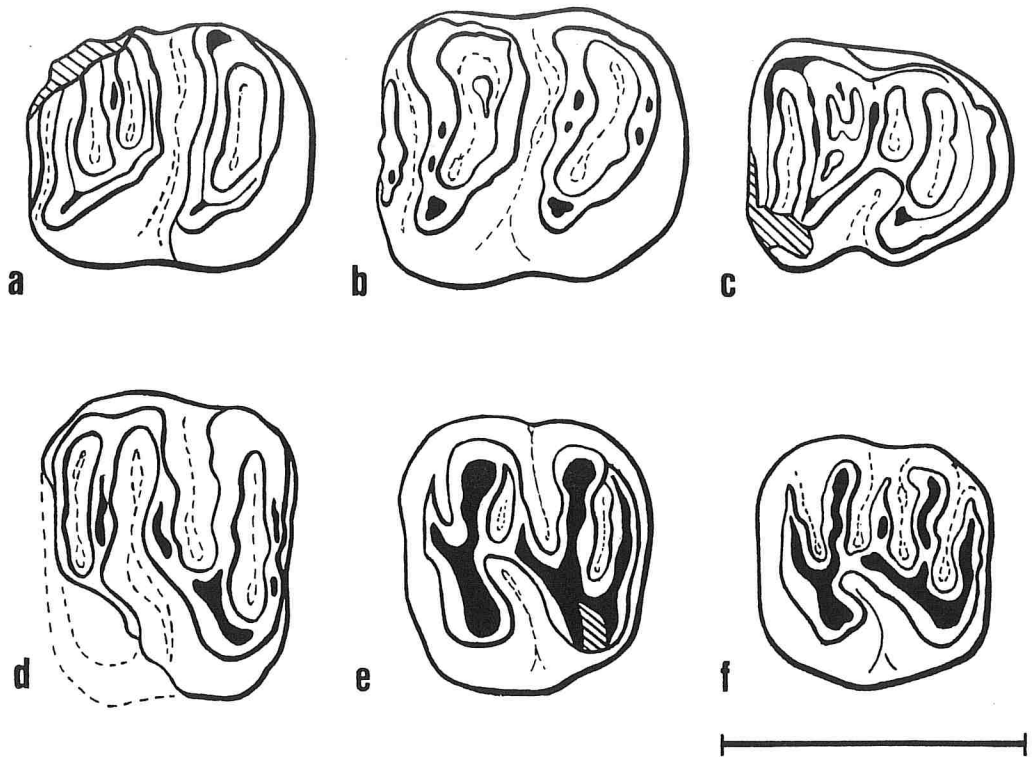


Figure 24.— *Pseudotheridomys schaubi* de La Milloque (a-e) et Venelles (f). a: M/1-2 droite inversée, LM 1075; b: M/1-2 droite inversée, LM 1074; c: M/3 gauche, LM 1076; d: M1-2/ droite inversée, LM 1072; e: P4/ gauche, LM 1071; f: P4/ gauche, VEL 334. Echelle 1 mm.

Famille **DIPODIDAE** THOMAS, 1896

Genre ***PLESIOSMINTHUS*** VIRET, 1926

La population de Venelles de dimensions voisines (Figure 29) de celles de *Plesiosminthus schaubi* de Coderet avait été rapprochée avec raison de cette espèce (Aguilar *et al.*, 1978). Le raccourcissement significatif des mésolophides aux molaires inférieures (Figure 28) justifie la séparation de la nouvelle sous espèce *meridionalis*, alors que la morphologie est assez voisine par ailleurs dans les deux gisements.

La population de Thézels, par ses caractères particuliers qui annoncent *Plesiosminthus myarion,* se sépare distinctement des deux populations précédentes ce qui autorise la création d'un nouveau taxon: *Plesiosminthus admyarion* nov. sp.

Nous signalons sous la dénomination de *Plesiosminthus* sp.? (Figure 27, c - d) deux petites M2/ qui suggèrent l'existence d'une autre forme, de petite taille, à Thézels. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse en fait de variants extrêmes de *Plesiosminthus admyarion* nov. sp.

Plesiosminthus admyarion nov. sp.

Synonymie: *Plesiosminthus schaubi in* De Bonis et Guinot, 1987.

Holotype: M/2 droite, Th. 7582, Université de Poitiers. (Figure 26, g)

Localité-type: Thézels (Lot, France)

Derivatio-nominis: en raison des caractères de cette espèce qui annoncent *P. myarion.*

Répartition: n'est connu pour le moment que de la localité-type.

Diagnose: espèce de dimensions voisines de la population type de *P. schaubi* et partageant avec elle un certain nombre de traits morphologiques, mais qui par ses proportions dentaires et un certain nombre de caractères montre des affinités avec *P. myarion.*

Diagnose différentielle:

Diffère de *Plesiosminthus schaubi* de Coderet par ses M/1, M3/, M/3 significativement plus longues, ses M1/, M2/ et M/2 significativement plus courtes. Sur le plan morphologique il en diffère significativement par la fréquente liaison de l'antéroconide avec le protoconide à la M/1, l'existence d'un métalophulide II, complet sur 9,5% des M/2, la présence de cinq anticlinaux lingaux sur 67% des M/3, la possible double liaison des tubercules antérieurs à la M1/.

Diffère de *Plesiosminthus schaubi meridionalis* nov. subsp. par ses M1/, M2/ et M/1 significativement plus longues, les M1/ significativement plus larges, et par le mésolophe relié au mésostylide sur 98% des M/1, 100% des M/2 et 66% des M/3.

Diffère de *Plesiosminthus myarion* de Chavroches par les molaires supérieures et

les deux premières molaires inférieures significativement plus longues, les M1/ et les les deux premières molaires inférieures significativement plus larges; sur le plan morphologique par le métalophulide II moins fréquent à la M/2, le mésolophide plus court à la M/3, le protolophule II rarement présent et la double liaison antérieure absente à la M2/.

Description du type (Figure 26, g): M/2 droite (1.17 x 0.88). La partie linguale du cingulum antérieur est moins développée que la partie labiale. Les bras antérieurs du protoconide et du métaconide (métalophulide I) rejoignent l'antéroconide allongé transversalement. Le bras postérieur du protoconide (métalophulide II) rejoint le métaconide. L'endolophe, en diagonale, porte un mésoconide triangulaire. Le mésolophide, oblique vers l'avant, rejoint le mésostylide accolé au métaconide. L'ectolophide présente une incisure superficielle en arrière du mésoconide. L'hypolophide s'insère très en avant sur le bras antérieur de l'hypoconide. Ce dernier est très en retrait par rapport au protoconide. Le cingulum postérieur se renfle légèrement au niveau de l'hypoconulide et rejoint le flanc de l'entoconide.

Matériel de Thézels

Dimensions (Figure 29):

Longueurs

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	34	0.47	0.71	0.61 ± 0.01	0.04285	0.00184	7.01
M^1	119	1.06	1.36	1.23 ± 0.01	0.05762	0.00332	4.68
M^2	111	0.96	1.25	1.11 ± 0.01	0.06460	0.00417	5.82
M^{1-2}	230	0.96	1.36	1.17 ± 0.01	0.08529	0.00727	7.29
M^3	87	0.67	0.90	0.79 ± 0.01	0.04379	0.00192	5.54
M_1	142	1.19	1.47	1.33 ± 0.01	0.06150	0.00378	4.62
M_2	123	1.01	1.33	1.19 ± 0.01	0.06522	0.00425	5.48
M_{1-2}	265	1.01	1.47	1.26 ± 0.01	0.09368	0.00878	7.43
M_3	97	0.73	1.01	0.89 ± 0.01	0.04914	0.00241	5.52

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy. ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	34	0.57	0.73	0.65 ± 0.01	0.03527	0.00124	5.40
M^1	119	0.99	1.28	1.14 ± 0.01	0.05930	0.00352	5.20
M^2	111	0.89	1.13	1.02 ± 0.01	0.05057	0.00256	4.96
M^{1-2}	230	0.89	1.13	1.08 ± 0.01	0.08402	0.00706	7.78
M^3	87	0.65	0.89	0.80 ± 0.01	0.04503	0.00203	5.63
M_1	142	0.82	1.02	0.92 ± 0.01	0.04538	0.00206	4.93
M_2	123	0.83	1.09	0.95 ± 0.01	0.05053	0.00255	5.32
M_{1-2}	265	0.82	1.09	0.94 ± 0.01	0.04975	0.00248	5.29
M_3	97	0.70	0.97	0.80 ± 0.01	0.05223	0.00273	6.53

Description.

Dents supérieures (Figure 25):

P4/: le tubercule antéro-externe est toujours bien développé. Il envoie vers l'arrière deux crêtes cingulaires semi-circulaires qui rejoignent le cingulum postérieur pour former (Figure 25, d) une crête annulaire complète (18/56). Dans les autres cas celle-ci est interrompue du côté externe (5/56), le plus souvent du côté interne (20/56). Du côté externe se développe souvent (Figure 25, b) un cuspide accessoire (35/56), on peut également observer un cuspide interne (2/56) ou les deux à la fois (2/56). Sur 21% des spécimens le tubercule principal envoie vers l'arrière (Figure 25, a) une crête sagittale (12/56) qui rejoint dans la plupart des cas (11/56) le cingulum postérieur. Ce dernier manque sur une dent (1/56). Un cuspide accessoire supplémentaire, antéro-interne, relié au cingulum, est présent sur une dent.

M1/: dent généralement presque carrée, rarement plus longue que large et un peu retrécie en arrière. Exceptionnellement, le retrécissement est à l'avant. Seule la portion labiale du cingulum antérieur est présente; elle porte un antéroconule (Figure 25, e-h) le plus souvent bien développé, rarement faible et fondu dans le cingulum. L'extrémité labiale de ce dernier, qui peut être séparée (Figure 25, f) de l'antéroconule (26/118), se renfle plus ou moins fortement en un cuspide accessoire. Le plus souvent le protolophe est oblique vers l'arrière (protolophule II). Il rejoint le bras postérieur du protocône, également oblique vers l'arrière, à son point de jonction avec l'endolophe (Figure 25: d, h). Ce dernier se relie à la pointe antérieure du mésocône. Dans quelques cas (14/119) le protolophe devient plus transverse (Figure 25: e, g) en s'insérant sur l'arrière ou même l'avant du protocône. Sur la plupart des dents le paracône se renfle plus ou moins vers l'avant (Figure 25, g). De ce point, une liaison s'établit avec la partie labiale du cingulum antérieur sur environ 12% des dents (14/119). A ce niveau se produit, dans quelques cas, une rupture du cingulum antérieur. Le paracône envoie une véritable petite crête en direction de l'antéroconule (Figure 25, f) sur huit dents (8/118). Sur un spécimen cette crête rejoint l'antéroconule réalisant ainsi une double liaison antérieure (Figure 25, h). Le mésocône, triangulaire, est la plupart du temps fortement marqué. Il porte un mésolophe qui rejoint le mésostyle (117/18) ou, exceptionnellement, s'interrompt au pied de ce dernier (1/118). Il existe une forte tendance à l'interruption de l'endolophe entre paralophe et mésocône. Celle-ci peut-être superficielle (27/121), profonde (20/121) (Figure 25, g) ou complète (13/121), aucune trace de la crête longitudinale ne subsistant à ce niveau. Dans quelques cas (10/121) une jonction s'établit alors plus lingualement entre le protocône et le mésocône, corrélativement le sinus pénètre beaucoup moins profondément à l'intérieur de la dent. On peut observer un endostyle (55/121), parfois un deuxième (3/121). Il est tuberculaire ou (2/121) en forme de crête transversale reliant le protocône au bord lingual du sinus (entomésolophe). Le métacône peut former une petite pointe vers l'avant en direction du mésolophe. Le métalophe est transverse ou un peu recourbé vers l'arrière; il rejoint le plus souvent le milieu (71/121), parfois l'avant (38/121), plus rarement l'arrière (6/121) de l'hypcône; dans 4% des cas (5/121) il rejoint le bras antérieur de ce tubercule. Une liaison entre le métalophe et le mésocône par une crête basse est ébauchée sur quelques spécimens. (Figure 25, h). Le cingulum postérieur plus bas que le sommet de l'hypocône est séparé de ce dernier dans 59% des cas (71/121).

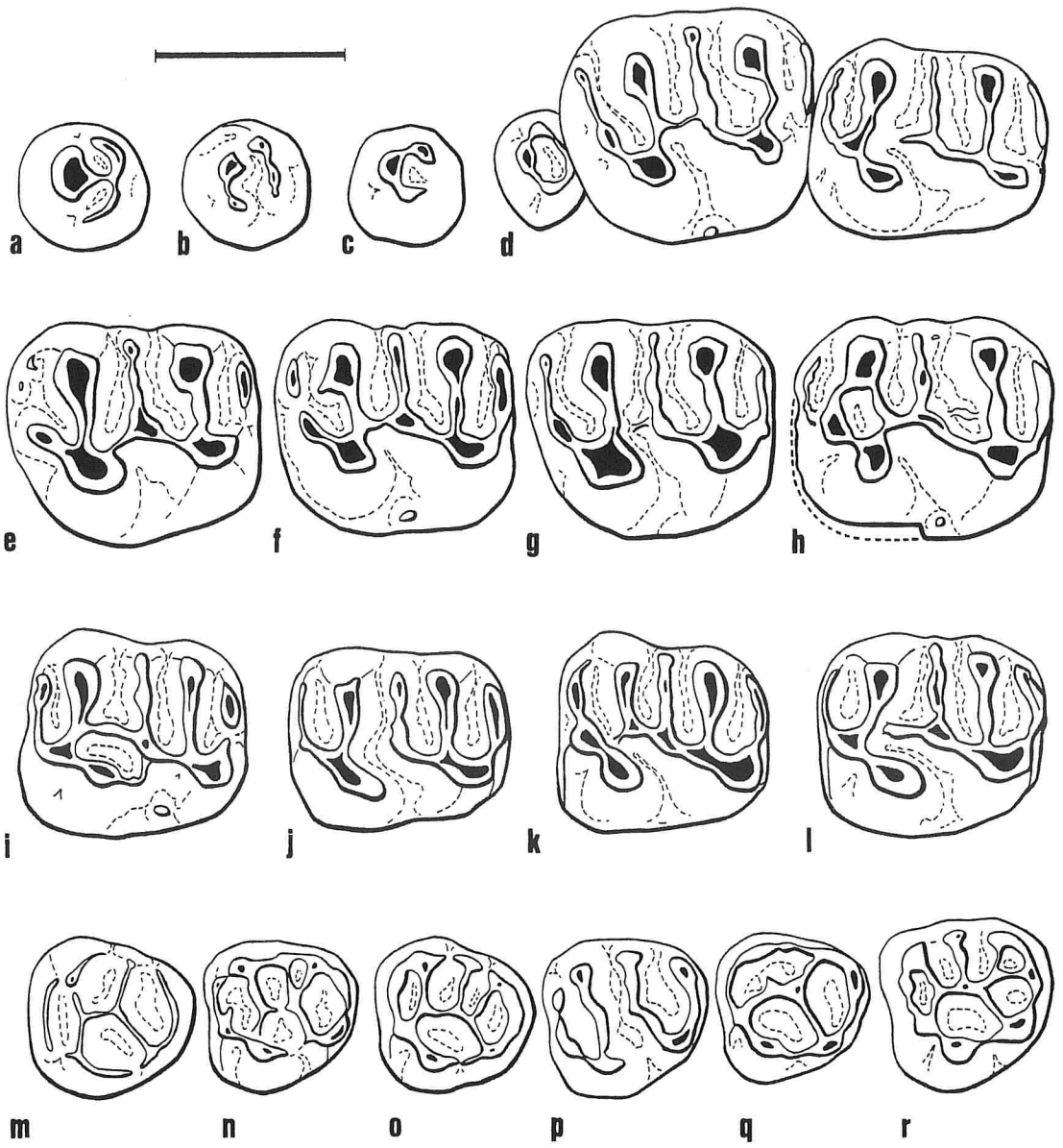


Figure 25.— *Plesiosminthus admyarion* nov.sp. de Thézels. Dents jugales supérieures en vue occlusale.

a: P4/ gauche, Th. 7201; b: P4/ gauche, Th.7207; c: P4/ gauche, Th. 7182; d: série maxillaire gauche avec P4/-M1/-M2/, Th.7870; e: M1/ gauche, Th. 6927; f: M1/ gauche, Th. 6902; g: M1/ gauche, Th.6934; h: M1/ droite inversée, Th. 6945; i: M1/droite inversée, Th. 7044; j: M2/ gauche, Th. 7004; k: M2/ gauche, Th. 6989; l: M2/ gauche, Th. 6986; m: M3/ gauche, Th. 7241; n: M3/ gauche, Th.7242; o: M3/ gauche, Th. 7256; p: M3/ gauche, Th. 7287; q: M3/ gauche, Th. 7308; r: M3/ gauche, Th. 7288. Echelle 1 mm.

M2/: environ la moitié des dents (49/98) sont plus longues que larges. La réduction en largeur du lobe postérieur est plus souvent nettement marquée que sur les M1/. La portion linguale du cingulum antérieur, réduite, existe sur un spécimen (1/95). Le cingulum antéro-externe ne se renfle pas à son extrémité labiale comme sur M1/; il

peut être séparé de l'antéroconule (2/95) et ne montre une angulation au niveau de ce tubercule que sur environ 32% des dents (37/115). Le protolophe est (Figure 25: d, i, j, k) généralement oblique vers l'avant (92/97) et s'insère sur l'avant (48/97) ou sur l'arrière de l'antéroconule (50/97); il peut également rejoindre le protocône (1/97). Sur environ 5% des dents, il est oblique vers l'arrière (5/97) et rejoint (Figure 25, k) le point de jonction entre le bras postérieur du protocône et l'endolophe. Une liaison longitudinale entre le paralophe et le cingulum antérieur s'observe sur trois dents. Une interruption de l'endolophe entre paralophe et mésocône (Figure 25, j) s'observe fréquemment (40/96). Sur environ 14% des spécimens (14/96) le protocône envoie un prolongement vers l'arrière, qui établit une liaison avec le flanc antéro-lingual du mésocône (Figure 25, i). Le mésolophe rejoint toujours le mésostyle. Une dent montre une liaison mésolophe-métalophe incomplète. L'endostyle s'observe fréquemment (60/96). Quelques spécimens montrent un (2/96) ou deux (1/96) endostyle(s) surnuméraire(s). Un autre spécimen est pourvu d'un entomésolophe. Le métalophe est transverse ou un peu oblique vers l'avant, dans quelques cas il est oblique vers l'arrière. Il rejoint l'endolophe en avant de l'hypocône, exceptionnellement au milieu de ce dernier (2/97). Sur une dent, le métalophe, relié par une crête longitudinale accessoire au cingulum postérieur, ne rejoint plus l'endolophe. Comme sur M1/ le cingulum postérieur peut être séparé (Figure 25, i) de l'hypocône (5/96). Cette séparation n'est que superficielle sur environ un quart des dents (23/96).

M3/: sur environ la moitié des dents (41/78), la M3/ montre cinq anticlinaux externes. Toutefois, sur 22% d'entre elles on observe une réduction, parfois importante, du métalophe. Sur un spécimen le cingulum antérieur est presque soudé au paralophe. Dans les autres cas (37/78) on observe quatre anticlinaux externes par suite de la disparition (Figure 25: m, p) du métalophe (33/37) ou exceptionnellement (Figure 25, n) du protolophe (1/37). Une dent approche le degré de réduction observé à Coderet (Hugueney 1969, p.114, fig. 59) mais conserve son endolophe et une trace des protolophe et métalophe. Le cingulum antéro-interne est bien développé sur quelques spécimens, parfois nettement réduit, le plus souvent absent. Le protolophe peut être oblique vers l'avant (11/78) mais la plupart du temps (63/78) il est nettement oblique vers l'arrière (protolophule II). Trois dents montrent l'ébauche d'une double liaison antérieure (protolophule II + protolophule I réduit). Quelques spécimens (3/78) montrent en outre une liaison (supplémentaire) entre le protolophe et le cingulum antérieur. L'endolophe est continu, sauf sur sept spécimens où il est interrompu (Figure 25, p) entre protolophe et mésolophe. Il rejoint le protolophe plus ou moins labialement par rapport au protocône. Le mésolophe rejoint toujours le mésostyle qui est, la plupart du temps, bien individualisé. Ce dernier peut être séparé du paracône, du métacône ou des deux (42/70); il est parfois (14/70) plus ou moins fondu dans une crête labiale continue. Sur deux spécimens le mésolophe fusionne partiellement avec le métalophe. Une dent montre une liaison métalophe-cingulum postérieur (Figure 25, r). Ce dernier est toujours bien développé. Le protocône est étiré vers l'arrière et se soude à l'hypocône, incomplètement (32/77) ou en formant une crête continue (45/77).

Molaires inférieures (Figure 26).

M/1: l'antéroconide forme un tubercule de section grossièrement triangulaire ou

s'allonge transversalement. Dans environ un tiers des cas (39/91) il apparaît isolé (Figure 26, d). Sur un autre tiers des spécimens (30/91) il est relié au métaconide (Figure 22, a). Il rejoint le protoconide (Figure 26, c) dans les autres cas (39/91). Parmi ces dents, quelques unes montrent une double liaison de l'antéroconide avec le métaconide et le protoconide. Le cingulum antéro-lingual développe fréquemment (52/87) un tubercule accessoire qui peut occasionnellement se dédoubler (2/87) et, dans d'autres cas (2/87) se séparer de l'antéroconide (Figure 26, c). Sur environ la moitié des dents (48/87) le cingulum antéro-lingual est relié plus ou moins fortement à la base du métaconide. Si sur quelques spécimens existe un faible cingulum antéro-labial, ce dernier ne rejoint jamais le protoconide. Le mésoconide triangulaire est relié par sa pointe antéro-labiale au bras postérieur du protoconide. La pointe postérieure rejoint l'hypolophide inséré sur le bras antérieur de l'hypoconide (Figure 26: a-e). Cette insertion est le plus souvent assez éloignée de l'hypoconide et l'ectolophide est fortement oblique. Sur quelques spécimens l'insertion se fait directement sur l'hypoconide (liaison primitive d'après Schaub) et l'ectolophide est longitudinal. Le mésolophide, oblique vers l'avant, est long dans la plupart des cas (98%) et rejoint un mésostylide distinct sur 90% des spécimens. Sur deux dents le mésolophide est court et le mésostylide est isolé. Huit spécimens montrent une liaison mésolophide-métalophide (Figure 26, b et c) qui reste basse sur la moitié d'entre eux. Un ectomésolophide (Figure 26, c) peut être observé (11/91), relié sur trois spécimens à l'ectostylide. Ce dernier existe sur environ 79% des dents Il est généralement de forme conique, exceptionnellement allongé en crête cingulaire. Une dent (1/90) porte deux ectostylides. L'hypoconulide est bien développé (76/89), plus rarement fondu dans le cingulum postérieur. Ce dernier peut se renfler (29/89) en un tubercule accessoire lingual supplémentaire (Figure 26: a, b, c ,e). Sur plus de un tiers des dents (31/84) un cingulum postéro-labial est nettement développé (Figure 26: b, d, e). Une crête supplémentaire peut relier l'hypoconulide à l'entoconide (3/89) ou à l'hypolophide (4/89).

M/2: sur la plupart des dents (122/127) le cingulum antérieur est relié au niveau de l'antéroconide avec le protoconide et le métaconide; il n'est que très rarement relié au seul protoconide (2/127) ou au seul métaconide (2/127). Il est indépendant de ces deux tubercules sur une dent. Le cingulum antéro-labial issu du sommet de l'antéroconide s'abaisse vers la base du protoconide. Le cingulum antéro-lingual se dirige horizontalement vers le bord lingual de la dent. A ce niveau se développe quelquefois (5/127) un faible antérostylide. Le métalophulide II (Figure 26: g, i) est complet dans 9,3% des cas; il est alors, soit bien développé (3,9%), soit bas (5,4%). Dans 8,5% des cas, il est incomplet. Il peut être réduit au bras médian du protoconide (5,4% des dents), du métaconide (0,8%) ou des deux (2,3% des cas). Enfin il est absent sur 82% des dents. Le mésoconide est relié au bras postérieur du protoconide. Cette liaison a pratiquement disparu sur deux spécimens (2/129). Un ectomésolophide, mi-long le plus souvent, s'observe sur 31% des dents. Il rejoint le bord labial et se relie au cingulum antérolabial sur deux spécimens. 35% des dents portent un ectostylide, généralement tuberculaire, sur le bord labial du sinuside. Le mésolophide est toujours complet. Il rejoint le mésostylide qui n'est nettement individualisé que sur environ deux tiers des dents. Une crête relie le mésolophide au métalophide sur 4% des dents; elle est incomplète dans d'autres cas (1,5%). L'ectolophide est interrompu sur deux dents (2/128) entre mésolophide et hypolophide. L'hypoconulide est renflé (86/114) ou se

fond dans le cingulum postérieur. Sur quatre dents, on observe un bras antérieur de l'hypoconide. Un faible cingulum postéro-labial est présent sur environ 10% des dents.

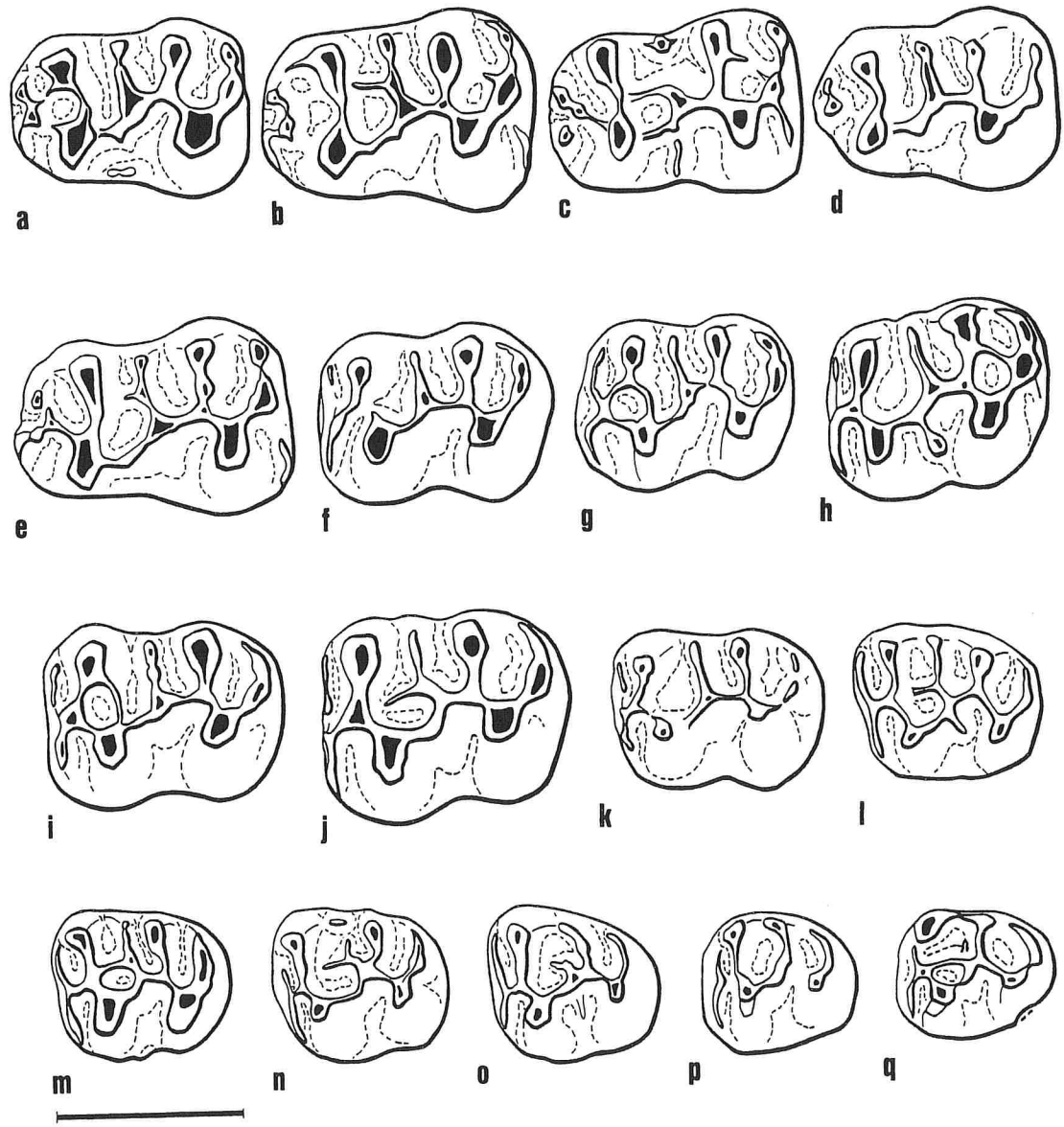


Figure 26.— *Plesiosminthus admyarion* nov. sp. de Thézels. Molaires inférieures.

a: M/1 gauche, Th. 7384; b: M/2 gauche, Th. 7597; c: M/3 droite inversée, Th. 7360; d: M/1 gauche, Th. 7400; e: M/1 gauche, Th 7413; f: M/2 gauche, Th. 7597; g: M/2 droite inversée, Holotype, Th 7582; h: M/2 droite inversée, Th. 7567; i: M/3 gauche, Th 7551; j: M/1 gauche, Th 7513; k: M/2 gauche, Th. 7519; l: M/3 gauche, Th 7662; m: M/3 gauche, Th. 7666; n: M/3 gauche, Th. 7651; o: M/3 gauche, Th.7661; p: M/3 droite inversée, Th.7749; q: M/3 droite inversée, Th. 7759 Echelle 1 mm.

M/3: le cingulum antérieur est bien développé, comme sur M/2, sur environ deux tiers des dents (63/95); il peut être réduit globalement (8/95), seulement du côté lingual (19/95) ou du côté labial (5/95). Sur une dent (Figure 26 p), il est séparé de

l'antéroconide. Le métaconide est toujours relié à ce dernier tubercule par le protolophulide I. Il n'y a aucune trace du protolophulide II. La liaison antéroconide-protoconide présente une encoche plus ou moins profonde dans environ 15% des cas. Le mésolophide manque (Figure 26, p) sur environ un tiers des dents (31/95). Lorsqu'il existe, il peut être court (13/95), mi-long (7/95), atteindre la base du mésostylide (6/95) ou rejoindre ce tubercule (38/95). Sur une dent il est relié à l'entoconide. Le mésostylide peut être bien individualisé (Figure 26, n) mais isolé (13/93) ou bien fondu dans la crête linguale (35/93); il est indistinct ou absent (Figure 26, o) dans les autres cas (46/93). La laison mésoconide-protoconide est absente sur une dent. On peut observer une tendance à la liaison entre mésolophide et métalophide (Figure 26, n) par une courte crête issue le plus souvent du mésoconide (26/95), exceptionnellement du métalophide (1/95). Une liaison complète entre mésolophide et métalophide est réalisée (Figure 26, m) dans 22% des cas (21/95) ou, entre mésolophide et antéroconide (Figure 26, q) sur environ 12% (11/95) des spécimens. Elle peut se réduire à une courte crête en avant du mésoconide (26/95) ou en arrière du métalophide (1/95). Un ectomésolophide (Figure 26, o) existe sur 17% des dents (16/95). Il atteint le bord labial sur une dent. Un ectostylide s'observe sous le mésoconide (5/95) ou en bordure du sinuside (5/95). Une encoche entre mésoconide et hypoconide (Figure 26, p) est présente sur 12% des dents (11/93). L'hypoconide est toujours bien individualisé. Par contre l'entoconide peut être fondu dans la crête bordière (11/95). L'hypoconulide (Figure 26, n) est bien formé (30/83) ou fondu dans le cingulum postérieur (53/83). Un bras antérieur de l'hypoconulide est présent sur quatre spécimens. Sur les deux tiers des dents (60/93) le bord interne de la dent à tendance à former un cingulum continu par la présence de crêtes unissant les tubercules.

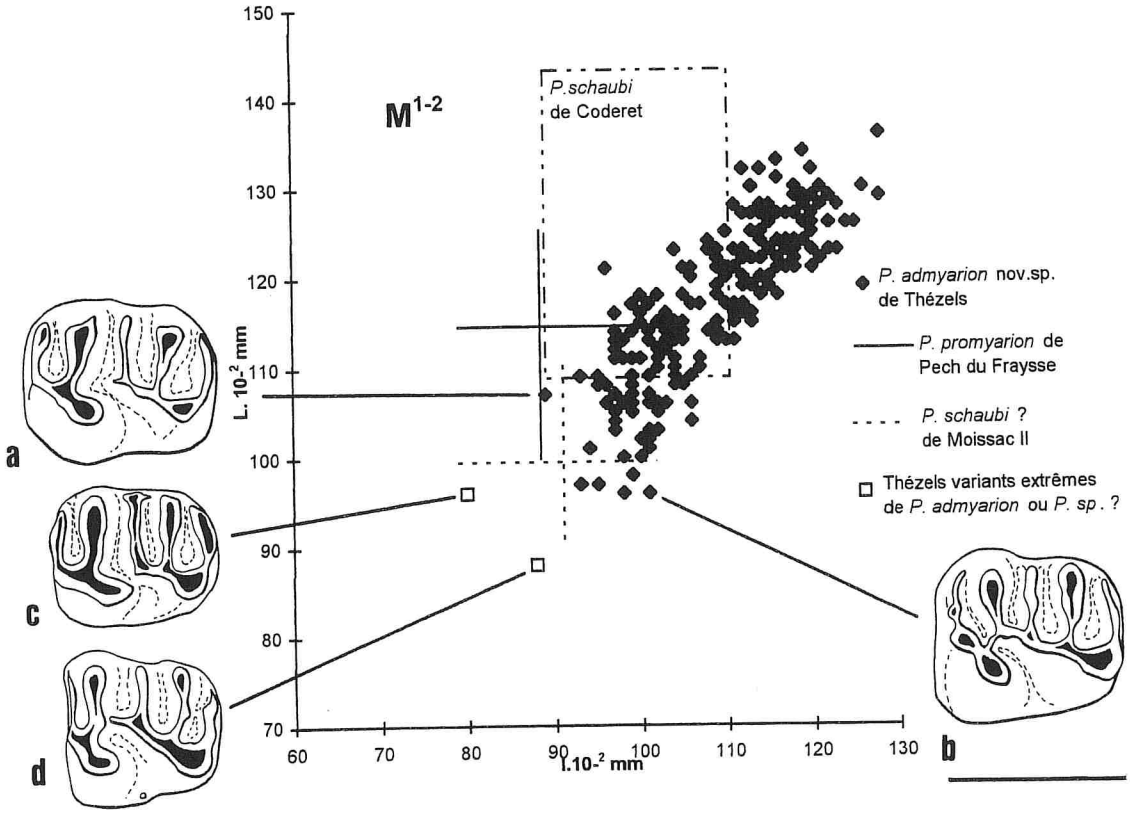


Figure 27.— Répartition des dimensions (Lxl) des M1-2/ des populations du genre *Plesiosminthus* de Thézels (*Plesiosminthus admyarion* nov. sp.), Pech du Fraysse (*P. promyarion*), Coderet (*P. schaubi*) et Moissac II (*P. schaubi in* Baudelot et Olivier, 1978).

a-b: M2/ de *Plesiosminthus admyarion* nov. sp. prises dans les limites inférieures de la variation dimensionnelle de l'espèce. a: M2/ gauche, Th 6994; b: M2/ gauche, Th 6989.

c-d: variants extêmes de *Plesiosminthus admyarion* nov. sp. ou *P.* sp? c: M2/ gauche, Th 7108 (0.96 x 0.80); d: M2/ gauche, Th 7109 (0.88 x 0.88). Echelle 1 mm.

Plesiosminthus schaubi meridionalis nov. subsp.

Synonymie: *Plesiosminthus schaubi* VIRET, 1926 *in* Aguilar *et al.* C.R. Acad.Sc. Paris, t.287, série D, 1978.

Localité-type: Venelles inférieur (Bouches-du-Rhône). (MN 0)

Répartition: n'est connu pour le moment que de la localité-type.

Holotype: M/1 droite, VEL. 420, Collection Université Montpellier II. (Figure 28 b; planche 1 hors texte).

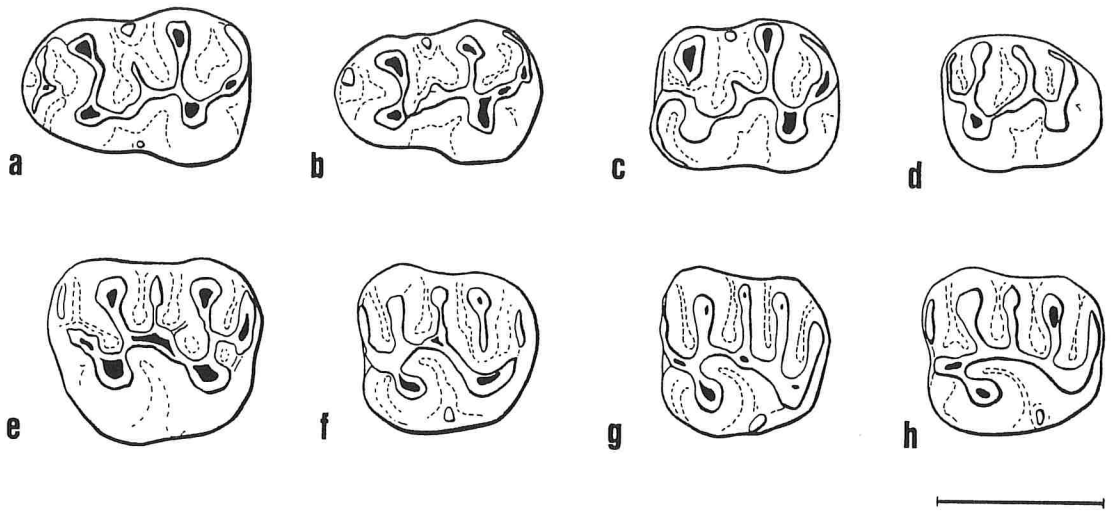


Figure 28.— *Plesiosminthus schaubi meridionalis* nov. subsp. de Venelles inférieur. a: M/1 gauche, VEL 425; b: TYPE, M/1 droite inversée, VEL 420; c: M/2 gauche, VEL 457; d: M/3 gauche, VEL 467; e: M1/ gauche, VEL 493, f: M2/ gauche, VEL 517; g: M2/ gauche, VEL 512; h: M2/ gauche, VEL 513. Echelle 1 mm.

Diagnose: se distingue de *Plesiosminthus schaubi* par le mésolophide plus court, non relié au mésostylide, aux molaires inférieures.

Diagnose différentielle:

Diffère de *P. schaubi* de Coderet par ses M1/ et M2/ significativement plus courtes (Tableau 28), les M1/1, les M2/2 et les M/3 significativement moins larges. Sur le plan morphologique, diffère de *P. schaubi* par ses mésolophides plus souvents courts aux molaires inférieures et le protolophe oblique vers l'arrière à M2/.

Diffère de *P. promyarion* par l'antéroconide le plus souvent relié au métaconide et le mésolophide n'atteignant pas toujours le mésostylide à la M/1, par l'absence totale de métalophulide II et le mésolophide fréquemment séparé du mésostylide à la M/2, par la présence de seulement quatre anticlinaux, l'absence du métalophulide II et le mésolophide n'atteignant pas le mésostylide à la M/3. Aux molaires supérieures, par le métalophe inséré sur ou en arrière de l'hypocône et le cingulum postérieur plus souvent séparé de l'hypocône à la M1/, par le protolophe oblique vers l'arrière, l'endolophe toujours continu et la présence fréquente d'un endostyle à la M2/.

Diffère de *P. admyarion* nov. sp. par ses M1/-M2/ et M/1 significativement plus courtes, ses M1/ moins larges.

Diffère de *P. myarion* et de *P. admyarion* nov. sp. par l'antéroconide plus souvent relié au métaconide, rarement au protoconide et le mésolophide réduit à la M/1, par l'absence de métalophulide II et le mésolophide raccourci à la M/2, par la présence de seulement quatre anticlinaux linguaux et le mésolophide raccourci à la M/3. Aux molaires supérieures diffère de *P. myarion* par l'absence de double liaison à la M2/ et de *P. admyarion* nov. sp. par le protolophe plus souvent oblique vers l'arrière.

Description du type (Figure 28, b): M/1 inférieure droite (1.16 x 0.85) portant un antéroconulide isolé. Protoconide et métaconide bien séparés sont reliés par leurs bras

postérieurs. L'ectolophide oblique se renfle au niveau du mésoconide d'où part un court mésolophide. Le mésostylide est isolé. L'entolophide s'insère en avant du protoconide sur son bras antérieur. Le cingulum postérieur porte un petit hypoconulide.

Dimensions (Figure 29):

Longueurs

dent	n	L.min..	L.max.	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	27	1.08	1.30	1.20 ± 0.01	0.04917	0.00242	4.10
M^2	26	0.96	1.17	1.07 ± 0.01	0.05654	0.00320	5.28
M^{1-2}	53	0.96	1.30	1.14 ± 0.01	0.08660	0.00750	7.60
M^3	1			0.78			
M_1	19	1.13	1.39	1.27 ± 0.02	0.06418	0.00412	5.05
M_2	25	1.07	1.30	1.19 ± 0.01	0.04907	0.00241	4.12
M_{1-2}	44	1.07	1.39	1.23 ± 0.01	0.06991	0.00489	5.68
M_3	8	0.82	0.98	0.90 ± 0.02	0.05220	0.00273	5.80

Largeurs

dent	n	l.min.	l.max.	l.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	27	0.98	1.19	1.08 ± 0.01	0.04861	0.00236	4.50
M^2	24	0.94	1.06	1.00 ± 0.01	0.03582	0.00128	3.58
M^{1-2}	51	0.94	1.19	1.04 ± 0.01	0.05937	0.00352	5.71
M^3	1			0.78			
M_1	19	0.83	1.02	0.91 ± 0.01	0.05752	0.00331	6.32
M_2	24	0.88	1.00	0.95 ± 0.01	0.04089	0.00167	4.30
M_{1-2}	42	0.83	1.02	0.93 ± 0.01	0.05070	0.00257	5.45
M_3	8	0.70	0.84	0.78 ± 0.02	0.04583	0.00210	5.88

Description (Figure 28).

Molaires supérieures:

M1/: un léger méplat s'observe sur le rebord antéro-interne de la dent. L'interruption du cingulum antéro-labial (25/26) est significativement (χ^2 = 17.1) beaucoup plus fréquente que chez *P. admyarion* nov. sp. de Thézels (26/118). La liaison entre protocône et paracône se fait par le protolophule II. Un reste de protolophule I subsiste sur quelques dents (2/28). L'endolophe est significativement (χ^2 = 6.4) plus rarement interrompu en arrière des tubercules antérieurs (1/28) qu'à Thézels (33/121). Par contre la différence de fréquence de l'endostyle (20/28 à Venelles contre 55/121 à Thézels) n'est pas significative. Sur un spécimen (Figure 28, e) le mésocône est relié au métacône. Une tendance à cette liaison s'observe sur d'autres dents sous la forme d'une crête basse issue du mésocône en direction du métacône. Le mésolophe, complet, rejoint le mésostyle sauf sur une dent où il est séparé du mésocône. Le métalophe s'insère le plus souvent sur ou en arrière de l'hypocône (24/25) et le cingulum postérieur est fréquemment séparé de l'hypocône (20/27).

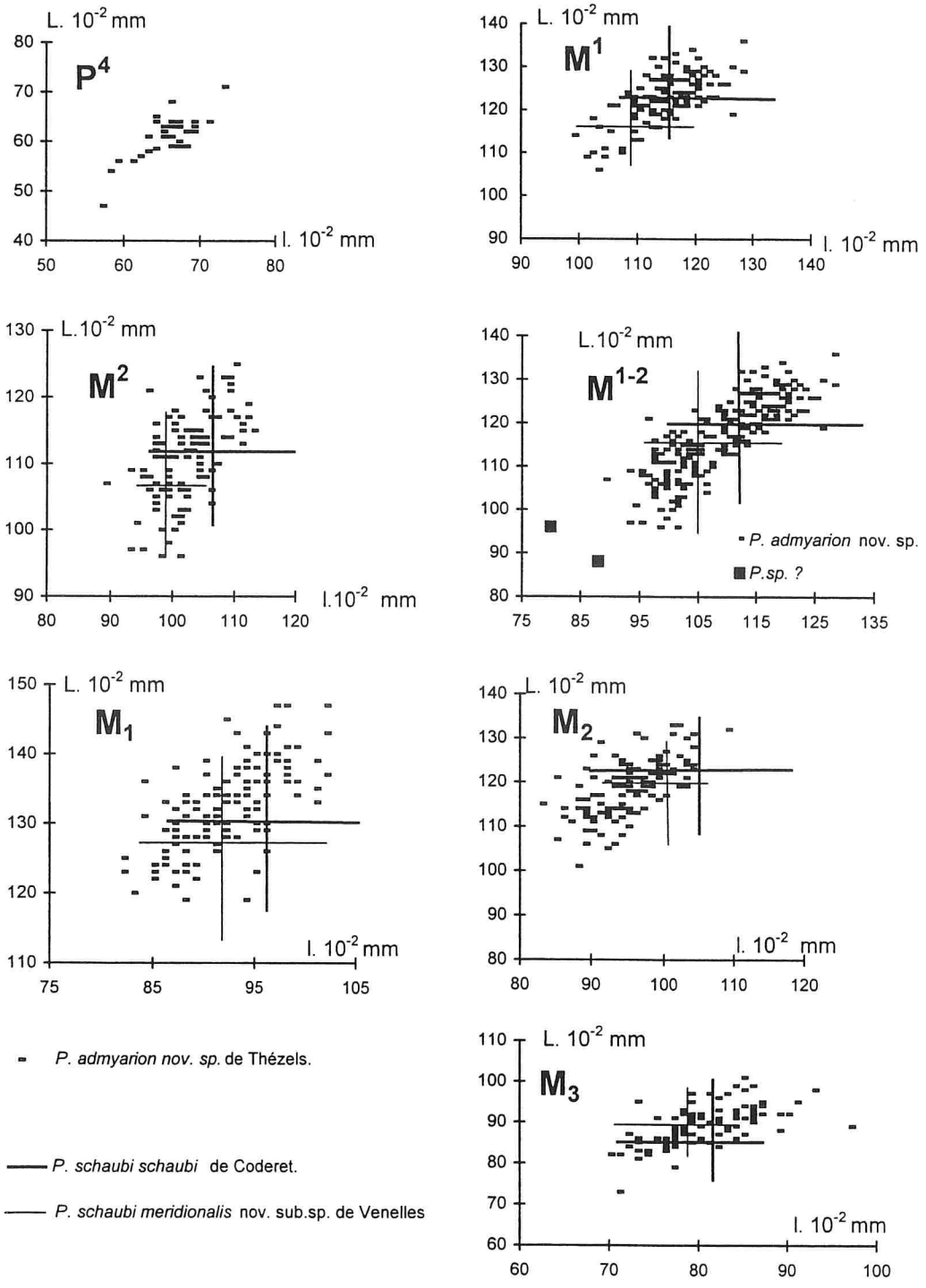


Figure 29.— Diagramme bivarié (Longueur x largeur) de répartition des dimensions des dents de *Plesiosminthus admyarion* nov. sp. de Thézels et domaines de variations des dimensions de *P. schaubi* de Coderet et de *P. schaubi meridionalis* nov. subsp. de Venelles. Deux petites M2/ de Thézels, sous la dénomination de *P.* sp.? (carrés noirs dans le diagramme des M1-2/) pourraient être des variants extrêmes de *P. admyarion* nov. sp.

M2/: elles se distinguent des dents de Thézels par la constante angulation du cingulum antéro-labial au niveau de l'antéroconule (28/28). Le protocône est nettement en retrait du bord antéro-lingual et, concomitamment, on observe une fréquente esquisse du cingulum antéro-lingual sous la forme d'un plissement d'émail. Le protolophe, transverse ou oblique vers l'arrière, s'insère au point de jonction du bras postérieur du protocône et de l'endolophe (protolophule II) sur la plupart (24/25) des spécimens. Une seule dent (1/25) montre une liaison antérieure du protolophe (protolophule I). L'endolophe n'est jamais interrompu. Un endostyle, le plus souvent bien développé, s'observe au pied de l'hypocône sur la plupart des dents (22/24). Le métalophe est toujours (26/26) inséré en avant de l'hypocône; il est interrompu sur une dent. Le cingulum postérieur est toujours fortement relié à l'hypocône.

Molaires inférieures:

M/1: l'antéroconide parfois isolé (4/21) est le plus souvent relié au métaconide (16/21)., exceptionnellement (1/21) au protoconide. Le mésolophide peut être nettement relié au mésostylide (12/20); une séparation est amorcée sur trois spécimens (3/20), elle est nette sur cinq autres (5/20) sur lesquels le mésolophide est donc raccourci (Figure 28, a et b). L'ectostylide est fréquent (16/20). Un ectomésolophide est présent sur une dent. L'hypoconulide est bien développé dans la plupart des cas.

M/2: le bras postérieur du protoconide est absent (26/26). Le mésolophide n'est relié au mésostylide que sur environ un quart des dents (6/26). Dans les autres cas, il est mi-long, parfois (1/26) nettement court (Figure 28, c). Un ectostylide, plus ou moins fort, est présent sur environ la moitié des dents (14/24). Aucune crête accessoire n'a été observée.

M/3: le mésolophide est absent (0/8) et toutes les dents ne possèdent que quatre anticlinaux linguaux. Le bras postérieur du protoconide est absent (0/8) et l'ectolophide n'est jamais interrompu en arrière du mésoconide (0/8). Deux dents montrent une ébauche de crête issue du mésoconide en direction du métalophide. L'hypoconide est toujours reconnaissable tandis que l'entoconide se fond dans la crête postérieure.

Le matériel de Thézels et Venelles, rapporté en première analyse à la seule espèce *Plesiosminthus schaubi* (de Bonis *et al.*; 1987; Aguilar *et al.*, 1978), apparaît donc hétérogène. Il existe en effet, tant sur les plans morphologique que biométrique des différences entre ces populations. Au cours du chapitre II nous testerons la signification de leurs différences et elles seront comparées avec *Plesiosminthus schaubi* de Coderet et *Plesiosminthus myarion* de Chavroches.

Famille **GLIRIDAE** THOMAS, 1897

Gliravus bruijni HUGUENEY, 1967

Holotype: M/2 gauche, n 96182 Collection Faculté des Sciences de Lyon.

Localité -type: Coderet

Diagnose originale: M. Hugueney, 1967, p. 91.

Diagnose émendée: M. Vianey-Liaud, 1994, p. 133.

Répartition: Oligocène supérieur (MP 25) à Miocène basal (MN 0)

Quelques rares spécimens représentent cette espèce à Venelles, elle n'a pas été trouvée à Thézels.

Matériel de Venelles supérieur (Figure 30: v - x).

M/1-2: l'un des deux spécimens (1.28 x 1.29) plus retréci en avant pourrait correspondre à une M/1; le second (1.31 x 1.34) légèrement retréci à l'arrière, à une M/2. Le métalophide très courbé vers l'avant est largement séparé du métaconide.

P4/: une dent (0.88 x 1.24) de Venelles inférieur est également attribuée à cette espèce. Le mésolophide, libre à son extrémité labiale, rejoint lingualement la crête postérieure du métaconide.

M3/: les deux cingulums ne dépassent pas le protocône. Le cingulum postérieur est soudé au protocône. Le centrolophe postérieur plus long que l'antérieur se courbe vers l'avant.

Les dimensions de ces quelques dents correspondent tout à fait à celles de la population de Coderet.

Genre *PERIDYROMYS* STEHLIN & SCHAUB, 1951

Peridyromys murinus (POMEL, 1853)

Néotype: Mandibule gauche avec P4-M3 de Montaigu, figurée par Stehlin et Schaub (1951, p. 300, fig. 515) et désignée comme néotype par S. Baudelot et L. de Bonis (1966).

Diagnose originale: Stehlin et Schaub, 1951.

Répartition: Oligocène supérieur et Miocène inférieur.

Parmi les *Gliridae*, somme toute peu abondants à Venelles et à Thézels, *Peridyromys murinus* est de loin l'espèce la mieux représentée, essentiellement par des M1-2 supérieures et inférieures isolées.

Matériel de Venelles supérieur.

Dimensions:

Longueurs

dents	n	L.min	L.max	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^1	19	0.88	1.04	0.96 ± 0.01	0.0409	0.0017	4.26
M^2	24	0.92	1.04	0.97 ± 0.01	0.0358	0.0013	3.69
M^{1-2}	43	0.88	1.04	0.97 ± 0.01	0.0389	0.0015	4.03
M_1	14	0.93	1.04	0.98 ± 0.01	0.0301	0.0009	3.07
M_2	23	0.95	1.14	1.02 ± 0.01	0.0454	0.0021	4.45
M_{1-2}	37	0.93	1.14	1.00 ± 0.01	0.0450	0.0020	4.49
M_3	3	0.80	0.88	0.83			

Largeurs

dents	n	l.min	l.max	l.moy ± Sm	σ	σ	V
M^1	17	0.93	1.21	1.05 ± 0.02	0.0732	0.0054	6.97
M^2	22	1.01	1.21	1.11 ± 0.01	0.0603	0.0036	5.43
M^{1-2}	39	0.93	1.21	1.08 ± 0.01	0.0723	0.0052	6.69
M_1	14	0.84	1.02	0.92 ± 0.02	0.0550	0.0030	5.97
M_2	23	0.88	1.09	0.99 ± 0.01	0.0503	0.0025	5.08
M_{1-2}	37	0.84	1.09	0.96 ± 0.01	0.0628	0.0039	6.56
M_3	3	0.79	0.88	0.84			

Matériel de Venelles inférieur.

Dimensions:

Longueurs

dents	n	L.min	L.max	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^{1-2}	22	0.88	1.07	0.94 ± 0.01	0.0452	0.0020	4.81
M^3	3	0.76	0.79	0.78			
M_{1-2}	15	0.94	1.18	1.04 ± 0.02	0.0598	0.0036	5.75
M_3	3	0.90	0.97	0.94			

Largeurs

dents	n	l.min	l.max	l.moy ± Sm	σ	σ^2	V
M^{1-2}	21	0.97	124	1.06 ± 0.02	0.0704	0.0049	6.64
M^3	3	1.01	1.07	1.05			
M_{1-2}	15	0.84	1.15	0.98 ± 0.02	0.0767	0.0059	7.82
	3	0.90	0.98	0.95			

Matériel de Thézels.

Dimensions:

Longueurs

dents	n	L.min	L.max	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	7	0.71	0.83	0.76 ± 0.02	0.0419	0.0018	5.51
M^{1-2}	21	0.90	1.14	1.01 ± 0.01	0.0566	0.0032	5.61
M^3	9	0.70	0.87	0.78 ± 0.02	0.0593	0.0035	7.60
P_4							
M_{1-2}	21	0.99	1.14	1.06 ± 0.01	0.0433	0.00187	4.09
M_3	6	0.83	0.91	0.87 ± 0.01	0.0275	0.00076	3.16

Largeurs

dents	n	L.min	L.max	L.moy ± Sm	σ	σ^2	V
P^4	7	0.85	1.00	0.91 ± 0.02	0.0512	0.0026	5.63
M^{1-2}	21	1.05	1.26	1.14 ± 0.01	0.0568	0.0032	5.00
M^3	8	0.93	1.08	0.99 ± 0.02	0.0652	0.0042	6.58
P_4							
M_{1-2}	21	0.85	1.11	1.01 ± 0.02	0.0735	0.0057	7.27
M_3	6	0.78	0.93	0.85 ± 0.02	0.0576	0.0033	6.78

Description (Figure 30: a - r).

Dents supérieures:

P4/: les sept spécimens de Thézels présentent deux crêtes principales en V. L'antérolophe est plus court que le postérolophe et sont tous deux séparés du protocône. Une crête supplémentaire contigüe au métalophe est présente dans tous les cas; elle est reliée au métacône sur une dent.

M1-2/: sur quelques spécimens de Venelles inférieur (3/22) et de Thézels (1/21) l'antérolophe est soudé au protocône. A Venelles inférieur (0/22) et supérieur (0/42), il n'y a pas jonction du protolophe et du métalophe avant le protocône; ce caractère est présent sur une dent à Thézels (1/21). La présence de deux centrolophes est quasi constante à Venelles inférieur (21/22) et Venelles supérieur (37/42); à Thézels, du fait de l'absence du centrolophe postérieur (10/20), seulement la moitié des dents montrent simultanément ces deux crêtes. Il existe une crête accessoire entre protolophe et centrolophe antérieur sur quelques dents de Venelles inférieur (7/22) et Venelles supérieur (5/42); elle semble un peu moins fréquente à Thézels (1/21) mais cette différence n'est pas significative. Le postérolophe n'est indépendant du protocône que sur un spécimen de Venelles supérieur (1/42) et trois spécimens de Thézels (3/21).

M3/: sur les deux dents de Venelles inférieur, l'antérolophe est faiblement séparé du protocône et, sur l'un des spécimens, le centrolophe postérieur, seul présent, rejoint le métalophe; sur l'autre, ce dernier, non relié protocône, rejoint le postérolophe. A Thézels l'antérolophe (1/8) et le postérolophe (1/8) peuvent être séparés du protocône. Le centrolophe postérieur est toujours présent, il rejoint le métalophe sur deux dents; lorsqu'il existe (2/8), le centrolophe postérieur est nettement plus court.

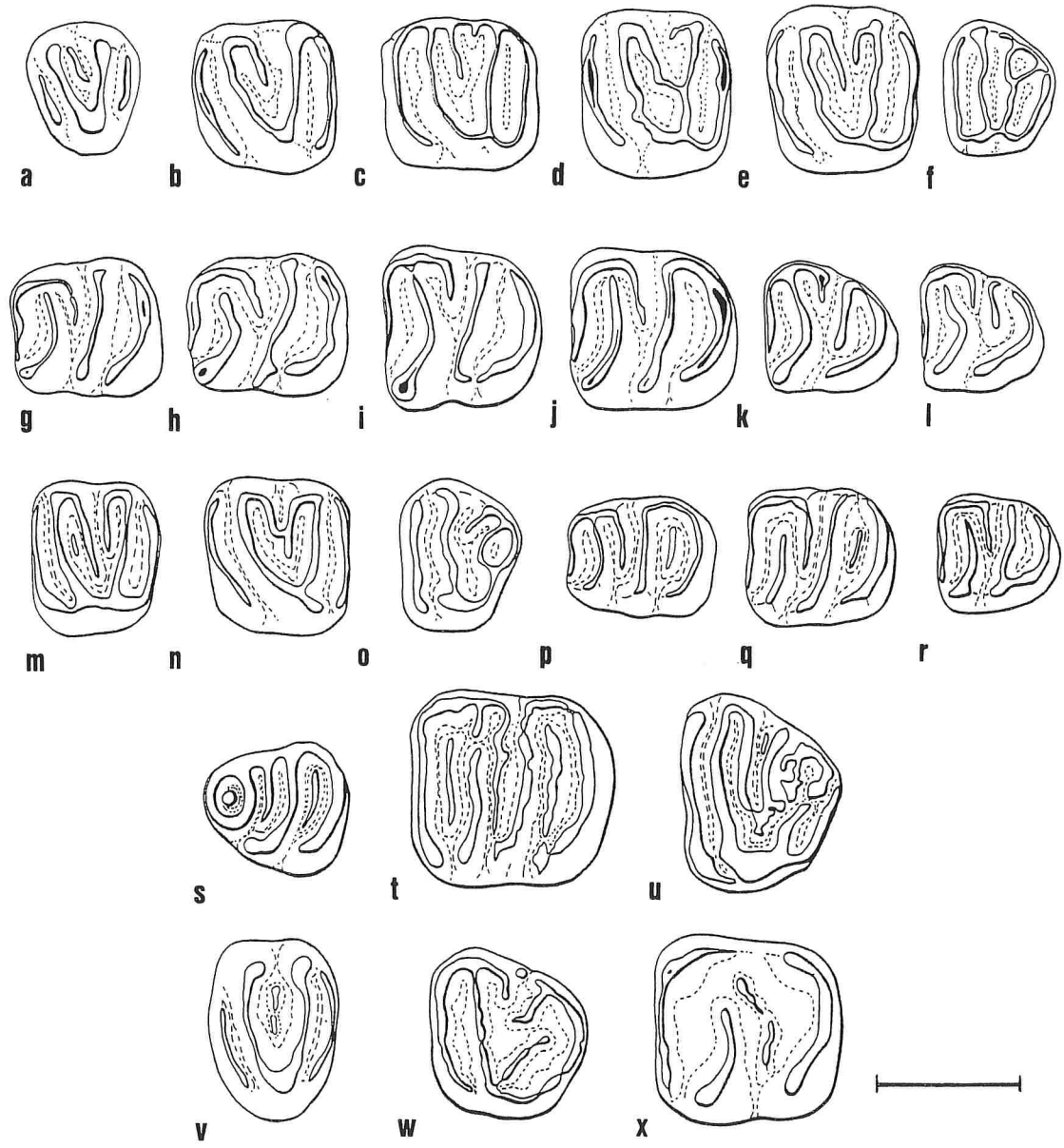


Figure 30.— Gliridae de Thézels (Th) et Venelles (VEL). Dents jugales en vue occlusale.

-*Peridyromys murinus* (POMEL) de Thézels. a: P4 droite inversée, Th. 7960; b: M1 droite inversée, Th. 7920; c: M2 droite inversée, Th. 7927; d: M2 droite inversée, Th. 7930; e: M2 gauche, Th.7915; f: M3droite inversée, Th. 7943; g: M1 gauche Th. 7884; h: M1 gauche, Th. 7886; i: M2 gauche, Th. 7881; j: M2 gauche, Th. 7890; k: M3 gauche, Th. 7911; l: M3 droite inversée, Th. 7914;

-*Peridyromys murinus* (POMEL) de Venelles. m: M2 droite inversée, VEL.369 (Venelles inf.); n: M1 gauche, VEL. 1501; o: M3 droite inversée, VEL. 393 (Venelles inf.); p: M1 gauche, VEL.1456; q: M2 gauche, VEL. 1472 ; r: M3 gauche, VEL.1491;

-*Bransatoglis fugax* (HUGUENEY) de Venelles. s: D4 ou P4 gauche, VEL. 402 (Venelles inf.); t: M2 VEL. 396 (Venelles inf.); u: M3 droite inversée, VEL.400 (Venelles inf.);

-*Gliravus bruijni* HUGUENEY de Venelles. v: P4 droite inversée ?, VEL. 408 (Venelles inf.); w: M3 gauche, VEL 1557; x: M2 droite inversée, VEL 1556. Echelle 1 mm.

Dents inférieures:

P/4: deux spécimens très endommagés ont été observés à Thézels.

M/1-2: le métalophide est fréquemment relié au métaconide à Venelles inférieur (10/15), Venelles supérieur (16/37) et Thézels (16/18). L'antérolophide peut être relié au protoconide: (5/15) à Venelles inférieur (17/37), Venelles supérieur et (2/16) à Thézels. La liaison mésolophide-entoconide est constante à Venelles inférieur (15/15), à peine moins fréquente à Venelles supérieur (35/37) et Thézels (17/18). Plusieurs dents de Venelles inférieur (6/15) et Venelles supérieur (23/27) montrent une crête accessoire dans le postérosinuside, celle-ci est significativement moins fréquente à Thézels (1/18). La liaison postérolophide-entoconide existe sur environ la moitié des dents de Venelles inférieur (8/15), elle n'est pas significativement plus fréquente à Venelles supérieur (23/37) et à Thézels (11/18).

M/3: la crête accessoire dans le postérosinuside est observable à Venelles inférieur (1/2) et manque totalement à Venelles supérieur (3/3) et Thézels (6/6). Dans ce dernier gisement le mésolophide, toujours court, n'atteint pas le bord labial de la dent.

L. de Bonis (1973) a montré que les *Peridyromys* du Stampien et de l'Aquitanien ne formaient pas une unité homogène et que l'espèce *P. murinus* semblait scindée en races géographiques. Les populations décrites dans ce travail, ainsi que celle chronologiquement très proche de Coderet, appartenant à des régions géographiques différentes, leur comparaison nous a semblé susceptible d'apporter des éléments nouveaux à la connaissance de la différenciation géographique de cette espèce. Dans ce but, la morphologie des molaires inférieures et supérieures des populations étudiées ici sera comparée plus loin à celle observée dans d'autres localités de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur.

Bransatoglis fugax (HUGUENEY, 1967)

Holotype: M2/ d. n° 96223, Faculté des Sciences de Lyon.

Localité-type: Coderet.

Diagnose originale: Hugueney, 1967.

Répartition: Oligocène supérieur (MP 29) à Miocène basal (MN 0).

Matériel de Venelles inférieur (Figure 30: s - u).

Description:

M/2: deux dents sont attribuées à des M/2 en raison de leur forme un peu rétrécie à l'arrière. La surface occlusale est concave, le bord interne de la couronne étant fortement relevé, particulièrement au niveau du métaconide. Leurs dimensions (1.41 x 1.34; 1.40 x 1.36) se placent dans la partie supérieure des variations de l'espèce à Coderet. Sur l'un des spécimens le métalophide est interrompu à proximité du

métaconide. Il est coudé vers l'avant mais reste, à son extrémité, indépendant de l'antérolophide. La crête accessoire antérieure est indépendante du métaconide et se termine librement du côté labial. Le centrolophide, relié au métaconide, n'atteint pas le bord externe de la dent. Il montre un petit renflement dirigé vers l'avant au niveau de l'interruption linguale du métaconide. Le postérolophide et le mésolophide, ce dernier étant interrompu du côté interne de la dent, rejoignent l'entoconide. Ils se renflent et s'incurvent vers l'avant du côté labial, comme le métaconide. La crête accessoire postérieure, située entre ces deux crêtes, se termine librement à ses deux extrémités. Un autre spécimen, très usé, présente le même schéma occlusal. Signalons un fragment de M/1-2 sur laquelle le métalophide est séparé du métaconide et est interrompu une deuxième fois à peu de distance de ce tubercule. Ainsi, est isolé un petit bourgeon d'émail qui s'aligne entre un bourgeon antérieur du centrolophe et la crête acessoire antérieure.

M/3: deux spécimens de forme triangulaire montrent une liaison de l'antérolophe et du postérolophe avec le trigone. Le centrolophe antérieur est plus long que le postérieur et le développement des crêtes accessoires est plus complexe que celui de la dent de Coderet figurée par Hugueney (1969, p.126, fig.81). Les dimensions (1.18 x 1.34; 1.10 x 1.39) sont un peu plus fortes que celles de Coderet.

P/4 ou **D/4**: quatre spécimens (1.04 x 0.99; 1.03 x 1.01; 1.03 x 1.01; 0.99 x 0.95) sont attribués à cette espèce. La dent est fortement rétrécie en avant. On retrouve le même plan d'ensemble que celui des molaires. Le trigonide est réduit. Le métalophide, séparé ou non, de l'antérolophide isole un puiselet plus ou moins circulaire dont le centre est matérialisé par la crête accessoire antérieure qui est réduite à un granule d'émail. Le centrolophide relié au métaconide rejoint ou non le bord labial de la dent. Le postérolophide et le mésolophide rejoignent l'entoconide. Ils sont séparés par une crête accessoire postérieure libre à ses deux extrémités. Les crêtes, toutes très obliques vers l'avant, semblent se mouler sur le trigonide presque circulaire. L'entoconide peut être relié lingualement au métaconide, de même l'antérolophide peut se relier à l'extrémité labiale du mésolophide.

Glirudinus glirulus (DEHM, 1935)

Holotype: une première molaire inférieure isolée, décrite par R. Dehm sous le nom de "*Myoxus*" *glirulus*, constitue l'holotype de l'espèce.

Localité-type: Gunzenheim (Allemagne)

Diagnose originale: Dehm, 1935.

Diagnose émendée: Hugueney, 1968.

Répartition: Oligocène supérieur-Miocène inférieur. Pech du Fraysse (Quercy), Cournon-les-Souméroux (Puy-de-Dôme), La Milloque Dieupentale, Paulhiac (Aquitaine), Vivel-del-Rio (Espagne), Saint-Victor-La-Coste (Gard), Küttigen (Suisse),

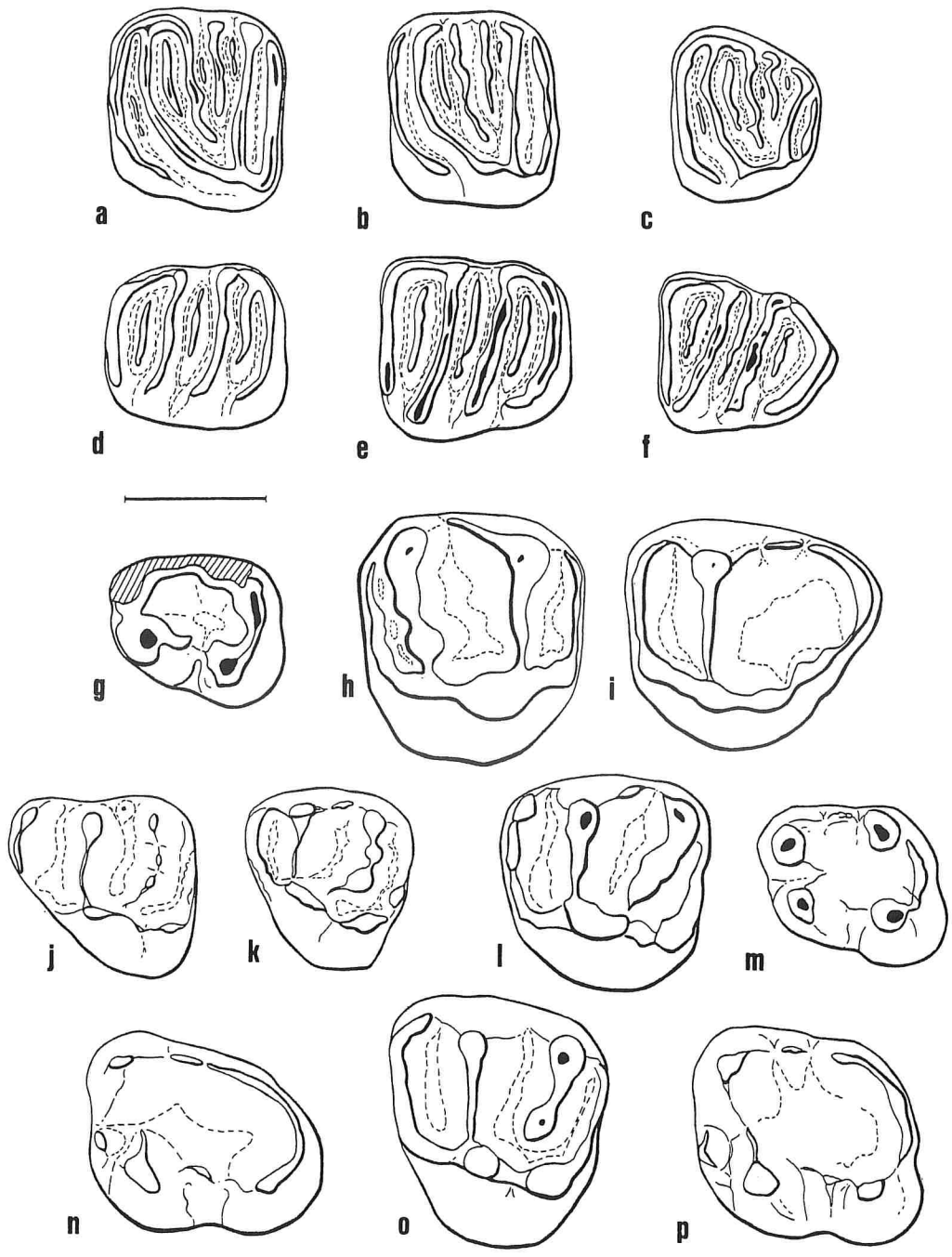


Figure 31.— *Glirudinus glirulus* (DEHM, 1935) de Venelles supérieur. a: M1/ droite inversée, VEL 1269; b: M2/ droite inversée, VEL 1270; c: M3/ droite inversée, VEL 1272; d: M/1 gauche, VEL 1261; e: M/2 gauche, VEL 1263; f: M/3 gauche, VEL 1264.

Sciuridae de Thézels. g: *Heteroxerus paulhiacensis* BLACK 1965, P/4 gauche, Th 7970; h-i: *Heteroxerus lavocati* HUGUENEY. h: M1-2/ droite inversée, Th 7971; i: M3/ gauche, Th 7972.

Sciuridae de Venelles. j-n: *Heteroxerus paulhiacensis* BLACK. j: D4/ gauche, VEL 1548; k: D4/ gauche, VEL 1549; l: M1-2/ droite inversée, VEL 1553; m: P/4 gauche, VEL 1535; n: M/3 droite inversée, VEL 1544.

o-p: ? *Heteroxerus lavocati* HUGUENEY 1969. o: M1-2/ gauche, VEL 349; p: M/2 gauche, VEL 1243. Echelle 1 mm.

Coderet (Allier), Plaissan, Nouvelle Faculté de Médecine (Languedoc), Fornant 11 (Suisse), La Chaux 7 (Suisse).

Matériel de Venelles supérieur (Figure 31: a - f).

Dimensions:

M^1:	M^2:	M^3:
1.10 x 1.30 1.02 x 1.32 1.18 x 1.41	1.12 x 1.40 1.15 x ---	1.04 x 1.24
M_1:	M_2:	M_3:
1.16 x 1.11 1.24 x 1.20 1.21 x 1.11	1.29 x 1.29	1.25 x 1.15 1.22 x 1.13 1.08 x 1.02

Matériel de Venelles inférieur.

Dimensions:

1 M1/: 1.24 x 1.28.

2 M2/: 1.15 x 1.32; --- x 1.28.

Les moyennes des M1-2/ (1.14 x 1.33 pour n = 7) et des M/1-2 (1.23 x 1.18 pour n = 4) sont tout à fait comparables à celles de Coderet. Il ne semble pas y avoir de différence notable de structure entre les molaires de Coderet et Venelles.

Description.

Molaires supérieures (Figure 31: a - c):

Quatre M1/ sont reconnaissables à leur trigone très pointu et dissymétrique. La crête accessoire entre protolophe et centrolophe antérieur montre un développement variable. Deux des spécimens possèdent une crête supplémentaire entre l'antérolophe et le protolophe. Sur l'un d'eux (Figure 31, a), deux autres petites crêtes accessoires sont présentes, l'une entre le métalophe et le centrolophe postérieur, l'autre entre les centrolophes antérieur et postérieur. Ces deux mêmes crêtes accessoires s'observent sur l'une des M2/ (Figure 31, b). Elles se retrouvent sur l'unique M3/ (Figure 31, c) qui montre un centrolophe postérieur plus court que l'antérieur, une crête accessoire entre le centrolophe antérieur et le protolophe et une crête supplémentaire en avant de ce dernier.

Molaires inférieures (Figure 31: d - f):

Les trois M/1 sont reconnaissables au rétrécissement de leur partie mésiale. Le centrolophide est libre. L'antérolophide est relié au protoconide sur l'une des dents. Deux crêtes accessoires sont présentes, l'une dans l'antérosynclinide, l'autre dans le postérosynclinide, cette dernière étant reliée à l'entoconide. Les M/2 et M/3 sont très comparables à celles de Saint-Victor-La-Coste figurées par Hugueney (1968). Sur trois de ces quatre échantillons, le centrolophide est relié au métaconide.

Famille ***SCIURIDAE*** GRAY, 1821

Genre ***HETEROXERUS*** STEHLIN & SCHAUB, 1951

Dans les niveaux de l'Oligocène terminal deux espèces d'*Heteroxerus* cohabitent le plus souvent dans les gisements. Elles se distinguent par leurs dimensions et leurs proportions dentaires, *H. lavocati* HUGUENEY, 1969 étant une forme de plus grande taille que *H. paulhiacensis* BLACK, 1965. Dans la localité de Coderet, gisement type de *H. lavocati*, où les deux espèces sont bien représentées, les diagrammes de répartition des dimensions des M1-2/ et M/1-2 se recouvrent en partie tandis que ceux des autres dents, en particulier P/4, M/3 et M3/, sont bien séparés (Hugueney, 1969).

Les gisements de Thézels et Venelles étant considérés comme étant contemporains de celui de Coderet on devrait s'attendre à trouver, pour les deux espèces, des dimensions et proportions dentaires comparables dans les trois localités. Sur le plan morphologique la séparation des deux taxons repose essentiellement sur des différences d'ordre statistique de la fréquence des caractères. Le critère des dimensions dentaires est donc prépondérant pour séparer ces deux taxons lorsqu'on ne dispose que d'un matériel limité comme c'est le cas à Venelles et plus encore à Thézels. L'attribution de certains spécimens à l'une ou l'autre des deux espèces est donc faite sous réserve.

Heteroxerus paulhiacensis BLACK, 1965

Holotype: M/1-2 gauche, Pau 621, Musée de Bâle.

Localité-type et âge: Paulhiac (Lot-et-Garonne), Aquitanien.

Diagnose originale: Black, 1965 p. 188.

Répartition: ? La Milloque (MP 29), Dieupentale (Intervalle MP 29 - MN 0), Thézels (Lot), Coderet couche 3, Gannat-sommet (Allier), Venelles (Bouches-du-Rhône) (MN 0), Paulhiac (Lot-et-Garonne), La Paillade, Nouvelle Faculté de médecine (Languedoc) (MN 1), Caunelles (Languedoc), La Chaux 7 (Suisse) (MN 2a).

Matériel de Venelles (Figures 31 et 32):

Dimensions et description:

Dents supérieures:

D4/: (1.25 x 1.23; 1.19 x 1.30; 1.32 x 1.28; --- x 1.19). Leurs dimensions (Figure 32) sont voisines de celles des D4/ de *H. paulhiacensis* de Coderet et sont comparables à celles de la D4/ de la population-type de Paulhiac décrite par Black, 1965. Le développement du parastyle est très variable, allant d'un faible soulèvement du cingulum antérieur à la formation d'un tubercule presqu'aussi volumineux que le paracône. De même l'hypocône peut être à peine distinct ou aussi volumineux que le métaconule. Le métalophide est relié (4/5) ou non au protocône. Le métaconule peut être séparé du métacône par un deuxième métaconule plus petit (2/5). Un petit protoconule peut être observé (2/5). Le cingulum postérieur, bas, descend de l'hypocône

(4/5) ou en est séparé par une profonde incisure; il remonte dans tous les cas au flanc flanc postéro-interne du métacône.

M1-2/: (1.38 x 1.48; 1.40 x 1.54). Ces dents sont attribuées à cette espèce en raison de leurs faibles dimensions, qui se placent dans la partie inférieure du domaine de variation des M1-2/ de *Heteroxerus paulhiacensis* de Coderet (Figure 32). Sur l'une d'entre elles le parastyle est nettement individualisé. Sur les deux spécimens le métaconule est indistinct et la liaison métalophe-protocône est à peine plus faible que celle réalisée par le protolophe. Un faible mésostyle accolé à l'arrière du paracône est présent sur l'une des deux dents.

M3/: (1.58 x 1.59) Une dent de Venelles inférieur montre un lobe postérieur légèrement endommagé, étiré vers l'arrière ce qui évoque la morphologie des M3/ de *H. lavocati* (Hugueney, 1969, p. 154, fig. 95). Cependant ses dimensions, plus faibles que celles des M3/ (n=26) de *H. lavocati* de Coderet, sont assez proches des moyennes (1,50 x 1,50) fournies par Black (1965) pour deux spécimens de la population type de *H. paulhiacensis*. Pour cette raison elle est attribuée, mais avec doute, à cette espèce.

Dents inférieures:

M/1-2: (1.47 x 1.34; 1.50 x 1.45; 1.50 x 1.42; 1.46 x 1.30; 1.49 x 1.46). Deux d'entre elles se placent nettement à la partie inférieure du domaine des variations dimensionnelles des M/1-2 de *H. paulhiacensis* de Paulhiac. Pour trois autres, dont les dimensions se placent à proximité de la zone de chevauchement des dimensions des deux espèces, l'attribution est incertaine.

M/3: deux spécimens de Venelles supérieur (1.60 x 1.44; 1.58 x 1.42) se situent dans la domaine de variation de cette espèce à Coderet. Deux autres dents légèrement plus grandes (1.73 x 1.58; 1.74 x 1.51) sortent de ce domaine sans montrer de différence notable de structure.

Matériel de Thézels (Figures 31 et 32)

Une dent usée est identifiée comme P/4 en raison de ses tubercules, bien individualisés, non fondus dans les crêtes. Ses dimensions (1.18 x 1.05) entrent dans le domaine des variations dimensionnelles des P/4 de *H. paulhiacensis* de Coderet et sont plus faibles que celles des D/4 de *H. lavocati* du même gisement.

Heteroxerus lavocati HUGUENEY, 1969

Holotype: max. d. + P4/-M3/ n° 96470, Faculté des Sciences de Lyon.

Localité-type: Coderet.

Diagnose originale: Hugueney, 1969

Répartition: Oligocène supérieur (MP 28) à Miocène inférieur (MN 2b). Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal (Quercy) (MP 28), La Milloque (Lot-et Garonne), Verneuil (Allier), Brochene Fluh 19/20 (Suisse) (MP 29), Mine-des-Rois (Allier) (MP 29-30 ?),

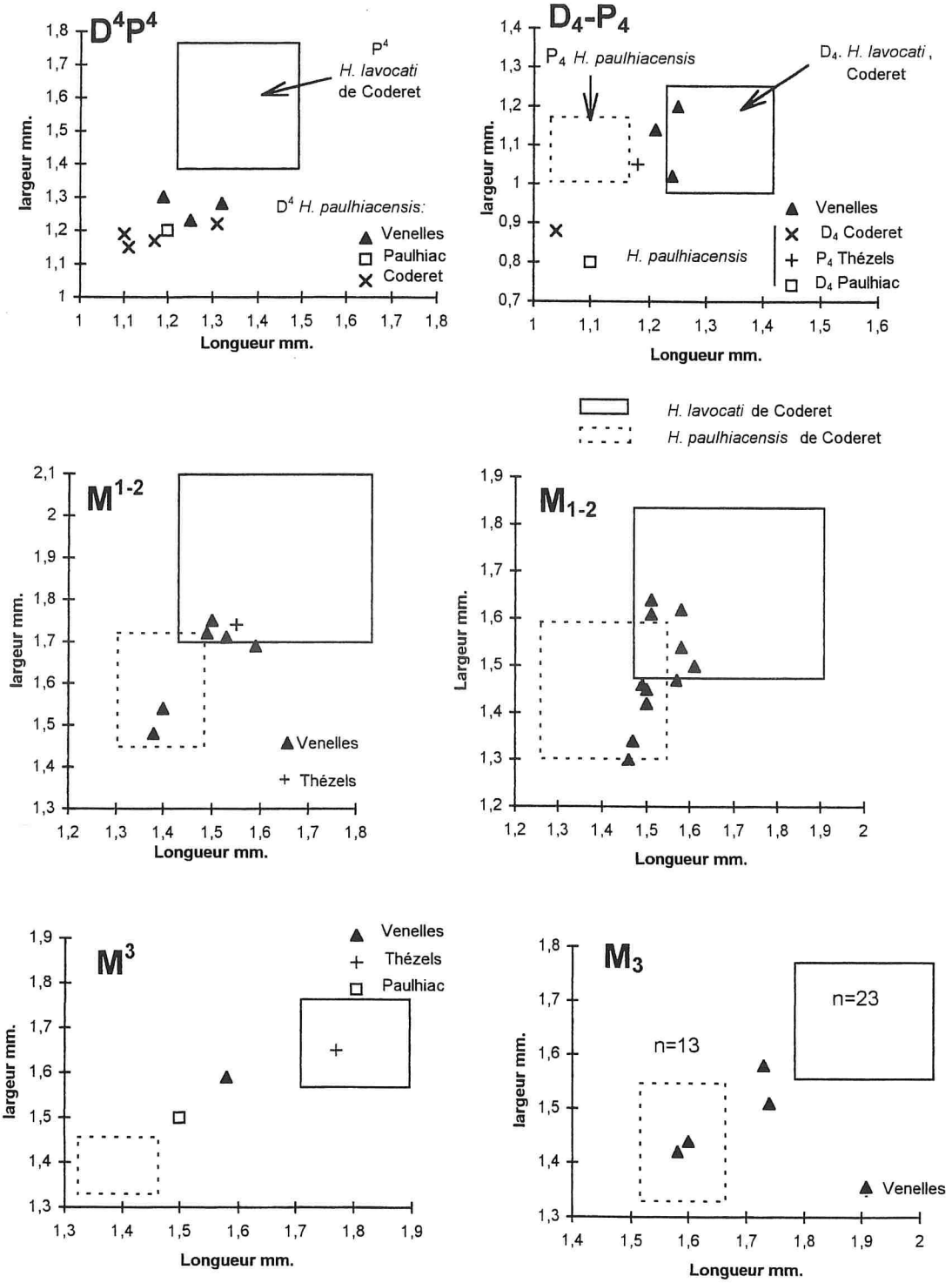


Figure 32.— Diagramme de répartition des dimensions (L x l) des dents d'*Heteroxerus* de Venelles et Thézels. Comparaison avec les domaines de variations des dimensions de *Heteroxerus paulhiacensis* BLACK (pointillés) et de *Heteroxerus lavocati* HUGUENEY de Coderet (trait plein).

Dieupentale (MP 29 - MN 0), Thézels (Lot), Coderet C3 (Allier), Venelles (Bouches-du-Rhône) (MN 0), Paulhiac (Aquitaine), Plaissan, Nouvelle Faculté de Médecine (Languedoc), Fornant 11 (Haute-Savoie) (MN 1), Saulcet (Allier) (MN 1/2a), Caunelles, (Languedoc), ?Poncenat, Chavroches (Allier), La Chaux 7 (Suisse) (MN 2a), Bouzigues (Languedoc) (MN 2b).

Matériel de Thézels (Figure 31 et 32).

Une M3/ gauche de grandes dimensions (1.77 x 1.65) signale la présence de cette espèce à Thézels. Elle présente un lobe postérieur très étiré vers l'arrière, comparable à celui que l'on observe sur l'holotype (Hugueney, 1969, p IV, fig 1). Le protolophe est transverse, il n'y a pas trace du métalophe.

Une M1-2/ droite (1.55 x 1.74) est également attribuée à cette espèce. Elle montre un petit hypocône, le métalophe se renfle fortement en un gros métaconule. Le paracône, étiré vers l'avant, se prolonge postérieurement par une crête mésostylaire.

Les dimensions de ces deux dents entrent dans les domaines de variations de la population-type de Coderet (Figure 32).

? *Heteroxerus lavocati* HUGUENEY, 1969

Matériel de Venelles (Figure 31: o - p et figure 32)

Synonymie: pro parte *Heteroxerus paulhiacensis* BLACK, 1965 *in* Aguilar *et al.* 1978.

M1-2/: Quatre spécimens (1.53 x 1.71; 1.59 x 1.69; 1.50 x 1.75; 1.49 x 1.72) se situent dans la partie inférieure du domaine de variation des dents de Coderet. Deux d'entre elles correspondent assez bien à la description de M. Hugueney (1969, p. 161).

M/1-2: six dents (1.57 x 1.47; 1.58 x 1.54; 1.61 x 1.50; 1.51 x 1.61; 1.51 x 1.64; 1.58 x 1.62) sont attribuées à cette espèce en raison de leurs dimensions qui se placent dans le domaine des variations de la forme de Coderet mais toutefois dans sa partie inférieure.

Finalement il faut reconnaître que la distinction de ces deux espèces à Venelles et Thézels ne repose que sur la comparaison des dimensions de quelques spécimens avec celles des populations plus abondantes de Coderet. L'existence à Venelles de dents de dimensions intermédiaires entre les domaines de variations des deux espèces de Coderet, suggère que pourraient exister, entre les populations correspondantes, qui sont chronologiquement voisines, des différences d'ordre géographique. Si c'était le cas, compte tenu des variations morphologiques voisines dans les deux taxons et l'absence de dents de grandes dimensions se situant dans la partie supérieure des domaines de variation de Coderet, *Heteroxerus paulhiacensis* pourrait être seul présent à Venelles mais avec des dimensions plus fortes qu'à Coderet. Seul un matériel beaucoup plus abondant permettra de réduire le degré d'incertitude lié à ces attributions.

Famille **RHIZOSPALACIDAE** THALER, 1966

Rhizospalax poirrieri MILLER & GIDLEY, 1919

Cette espèce qui montre des caractères d'adaptation à une vie apparemment fouisseuse a été abondamment décrite à Coderet (Hugueney 1969, pp. 174-182). Elle est représentée à Venelles supérieur par trois spécimens dont une prémolaire inférieure (3,18 x 2,70).

Famille **THERIDOMYIDAE** ALSTON, 1876
Sous-famille **ISSIODOROMYINAE** LAVOCAT, 1951

Issiodoromys bransatensis SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987

Holotype: série P4/-M3/ gauche, n° 6291 (Coll. Dépt. Géol., Univ. Lyon), Pl. IV, fig. 12, *in* Hugueney (1969)

Localité-type: Coderet-Bransat (Allier, France)

Répartition et âge: Oligocène terminal-Miocène basal. Ehreinstein 4 (Allemagne du Sud), Coderet (Allier), Venelles (Bouches-du-Rhône), Thézels (Lot), Plaissan (Languedoc).

Matériel de Thézels.

Synonymie: *Issiodoromys pseudanaema* GERVAIS, 1848 *in* de Bonis et Guinot, 1987.

Dimensions:

dent	n	L.min.	L.max.	L.moy ± Sm	σ	V	l.min	l.max	L.moy ± Sm	σ	V
D^4	6	2.41	2.57	2.47			1.21	1.48	1.32		
D_4	4	2.55	2.78	2.70			1.21	1.26	1.24		
P_4	60	1.39	2.11	1.81 ± 0.03	0.1982	11	1.06	1.82	1.40 ± 0.02	0.1749	12.5
M_{1-2}	53	1.19	2.42	1.96 ± 0.03	0.1872	9.6					

Degré d'hypsodontie des M1-2:

H/L	n	min.	max.	moy ± Sm	σ	V
M_{1-2}	53	1.49	4.57	2.47 ± 0.06	0.4721	19.2

tous stades d'usure confondus.

L'espèce est représentée à Thézels par plus de neuf cents dents dont une bonne partie plus ou moins endommagées. Le taux d'hypsodontie étant plus facilement déterminable sur les molaires inférieures, ces dents seules ont fait l'objet des mesures correspondantes. Les dimensions des P/4 et de quelques dents de lait en bon état de conservation ont été relevées.

Parmi les dents observées et particulièrement les P/4, aucune n'a montré la trace

de racines. La longueur moyenne des M/1-2 est très proche de celle de l'espèce de la localité-type de Coderet. (N. Schmidt-Kittler, M.Vianey-Liaud, C. Mödden, B. Comte, 1997; page 380, figure 5). L'espèce de Thézels est donc représentatrice du stade ultime de cette lignée. Une diminution de taille est observée dans cette lignée à l'Oligocène terminal (Vianey-Liaud, 1976, Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1987). La longueur moyenne des M/1-2 de Thézels, tous stades d'usure confondus, est légèrement plus forte que celle de leurs homologues de Coderet. Compte tenu de la forte variabilité des dimensions dentaires en relation avec le degré d'usure, on ne peut en tirer argument pour affirmer que la localité de Thézels est plus ancienne que celle de Coderet. Les dents de lait moins soumises à de fortes variations sont trop peu nombreuses pour apporter une réponse à cette question. On peut seulement conclure que les deux niveaux sont chronologiquement voisins.

Matériel de Venelles.

Synonymie: *Issiodoromys pseudanaema* GERVAIS, 1848 *in* Aguilar *et al.* 1978.

Une vingtaine de spécimens d'*Issiodoromys* de ce gisement sont rapportés à la même espèce, en raison de leur petite taille et de l'absence générale de racines.

Sous-famille **THERIDOMYINAE** ALSTON, 1876

Tribu **ARCHAEOMYINI** SCHLOSSER, 1884

Archaeomys laurillardi GERVAIS, 1848

Holotype: Br Cuv L1, crâne avec les deux rangées dentaires, fig. 15, Gervais 1848. Coll. Bravard, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Localité-type: Cournon ou Pérignat (Auvergne).

Répartition: Oligocène supérieur (MP 29) à Miocène basal (MN 0).

Diagnose: Gervais 1848, Lavocat 1951, Mödden, 1993.

Quelques dents représentent cette espèce à Venelles (Aguilar *et al.*, 1978).

CHAPITRE II. MODALITES EVOLUTIVES ET PHYLOGENIES

Dans les localités proches de la limite Oligocène-Miocène et même si à Thézels le genre *Issiodoromys* est abondant, peu d'éléments nouveaux sont obtenus concernant les Theridomyidae. C'est en effet la fin de leur histoire. Très diversifiés et évoluant

rapidement de l'Eocène supérieur au début de l'Oligocène supérieur, ils sont des éléments clés pour l'étude des modalités évolutives et les applications biochronologiques pendant cette période. Ce sont ensuite les Cricetidae, les Eomyidae et dans une moindre mesure les Gliridae qui joueront leur rôle pendant le Miocène. La période étudiée ici est une période de transition où coexistent encore les dernières lignées de Theridomyidae avec d'autres familles de rongeurs. Dans plusieurs des localités dont la faune de rongeurs vient de faire l'objet d'une étude systématique, les Cricetidae, Eomyidae, Dipodidae et, parmi les Gliridae le genre *Peridyromys*, ont fourni des populations abondantes. Leur comparaison avec celles décrites dans d'autres gisements de la transition Oligocène-Miocène permet d'apporter des éléments nouveaux à la connaissance des modalités évolutives et de la phylogénie de ces rongeurs au cours de cette période. Des hypothèses concernant l'origine de différentes lignées miocènes peuvent être argumentées. Les polarités biométriques et morphologiques des différentes lignées ayant été définies, il est possible, par la confrontation des résultats, de tester la signification biochronologique et paléoécologique des populations étudiées.

A - Cricétidés

1) Genre *Eucricetodon*

Tant sur le plan morphologique que biométrique la quasi totalité du matériel de Thézels rapporté au genre *Eucricetodon* semble constituer un ensemble homogène. En effet, le coefficient de variation calculé pour les dimensions (L x l) des dents jugales, compris entre 4,12 et 5,90 est normal au sens de Simpson et il n'a pas été possible de séparer les dents de dimensions les plus faibles sur la base de caractères morphologiques. Ce matériel est décrit sous le nom de *Eucricetodon thezelensis* nov. sp.

Deux M1/ ont pu être distinguées cependant de leur homologues de *E. thezelensis* nov. sp. par leurs dimensions plus faibles et des caractères morphologiques particuliers. L'une d'entre elles semble devoir être rapportée au genre *Pseudocricetodon,* l'autre au genre *Eucricetodon* sans qu'aucune attribution spécifique ne puisse être précisée.

De Bonis et Guinot (Symposium de Mayence, 1978) attribuaient antérieurement l'abondant matériel de Thézels à *Eucricetodon* sp. précisant que, ce Cricétidé "se rattache semble t-il à la lignée de *E. dubius* (Schaub) et en première analyse pourrait être rapproché de *E. hochheimensis* (Schaub)". Bien auparavant, Schaub (1925) avait signalé avec doute *E. praecursor* à Thézels pour une M/1 "aussi longue que celle de *E. collatum* mais distinctement plus étroite".

Afin de préciser les affinités de cette espèce il fallait établir une comparaison précise avec les formes qui lui étaient contemporaines. A la suite de Brunet *et al.* (1981) différents auteurs (Comte 1985, Dienemann 1987) admettent l'idée que *E. dubius* pourrait être l'ancêtre de *E. haslachensis*.

E. thezelensis nov. sp. doit-il être rattaché à cette lignée et dans ce cas correspond-il au grade *Eucricetodon hochheimensis?* Cette espèce décrite d'après une M/2 de Hochheim-Flörsheim, extrêmement mal connue et définie, représenterait cette lignée au cours de la transition Oligocène-Miocène. Par ses dimensions, relativement importantes, l'espèce communément représentée à Thézels, *E. thezelensis* nov. sp.,

pourrait s'intégrer à cette lignée et donc être rapprochée de *E. hochheimensis*.

La comparaison morphologique (Tableau 7) exclut sans aucun doute toute parenté: on n'observe en effet jamais à Thézels la structure si particulière de la M1/ (double mésolophe) de *E. dubius* et *E. haslachensis*. De même n'apparaîssent jamais un deuxième mésolophe à M2/ et un deuxième mésolophide à M/1 comme chez *E. haslachensis* de Weissenburg 6 (MN 1) (Dienemann, 1987). En outre on constate que, si quelques caractères évoquent la lignée *E. dubius* - *E. haslachensis*, d'autres (fond grisé) s'opposent à ce rapprochement.

caractères / espèces	M_1 n	liaison antéroconide - protoconide	présence du métalophide	bras post. du protoconide lié au métaconide	présence du mésolophide	présence de l'ecto-mésolophide	présence du bras post. de l'hypoconide
E. haslachensis	*29*	0,00 **3** 0,18	0,18 **34** 0,54	0,82 **97** 1,00	0,82 **97** 1,00	0,68 **86** 0,96	0,68 **86** 0,96
E. thezelensis n.s.	*95-108*	0,42 **52** 0,62	0,06 **11** 0,20	0,77 **87** 0,95	0,44 **57** 0,69	0,14 **25** 0,36	0,75 **84** 0,93
E. dubius	*61*	0,09 **18** 0,30	0,00 **2** 0,09	0,86 **95** 0,99	0,70 **82** 0,91	0,06 **13** 0,24	0,94 **100** 1,00

caractères / espèces	M_2 n	présence du mésolophide	présence de l'ecto-mésolophide	présence du bras post. de l'hypoconide	M_3 n	présence du mésolophide	présence du bras post. de l'hypoconide
E. haslachensis	*18*	0,82 **100** 1,00	0,53 **78** 0,94	0,47 **72** 0,98	*15*	0,79 **100** 1,00	0,00 **7** 0,31
E. thezelensis n.s.	*151-159*	0,49 **59** 0,69	0,03 **9** 0,15	0,31 **41** 0,51	*121*	0,11 **21** 0,30	0,06 **14** 0,22
E. dubius	*57-60*	0,62 **76** 0,86	0,13 **23** 0,36	0,84 **93** 0,98	*55*	0,10 **18** 0,33	0,03 **9** 0,20

Tableau 7.— Comparaison de divers caractères de trois populations du genre *Eucricetodon*: *E. dubius* de Pech du Fraysse, *E. haslachensis* de Weissenburg 6 et *E. thezelensis* nov. sp. de Thézels.

Rappelons que, pourvu de caractères particuliers à son origine, *E. dubius* a été considéré (Comte, 1985) comme un immigrant possible dans le niveau de Mas de Pauffié (MP 26). L'évolution vers *E. haslachensis* se ferait avec un accroissement de taille, conservation de caractères considérés comme primitifs (forte fréquence du bras postérieur de l'hypoconide aux molaires inférieures) et complication de la structure (développement d'un deuxième mésolophe-ide, fréquence importante de l'ectomésolophide). Cette structure si particulière pourrait faire douter de l'appartenance de *E. haslachensis* au genre *Eucricetodon* (Engesser, 1985), elle pourrait peut être aussi représenter la réponse propre de cette lignée allochtone à l'évolution de son environnement.

Dans le niveau de Coderet (MN 0) deux autres espèces d'*Eucricetodon* sont documentées. Il s'agit de *E. collatus* dont la localité-type est Küttigen et *E. longidens* décrit à Coderet. Nous disposons aussi de données relatives à *E. praecursor* de La Milloque (MP 29) et à *E. hesperius* (Paulhiac) du Miocène inférieur (MN 1). *E. longidens* a été également décrit à Boudry 2 dans la Molasse Suisse (Mojon *et al.*, 1985; Engesser, 1985). Nous avons pu observer, à l'exception de *E. collatus* de Küttigen, des échantillons plus ou moins abondants de ces différentes populations. Des tableaux comparatifs d'un certain nombre de caractères ont été ainsi dressés pour huit

populations échelonnées depuis le niveau repère MP 28 de l'Oligocène supérieur (Pech du Fraysse) jusqu'aux niveaux de Paulhiac et Boudry 2 (Miocène inférieur, biozone MN 1). Certaines données, fournies par la littérature, basées sur des échantillons plus abondants que ceux ayant pu être observés, ont été prises en compte.

Quelles informations la comparaison des fréquences des caractères (Tableaux 38 et 39 en annexe, tableau 8, figures 34 et 36) apporte t-elle sur les tendances évolutives du genre au cours de la période étudiée?

L'un des caractères les plus fréquemment cités est la disparition du bras postérieur de l'hypoconide. Il est présent sur toutes les M/1 de *E. dubius* de Pech du Fraysse (MP 28), et sur 83% des M/1 de *E. praecursor* de La Milloque (MP 29), fréquence significativement (χ^2=11.06) plus importante que celle (50%) observée sur les M/1 de *E. hesperius* de Paulhiac. A la M/2, le bras postérieur de l'hypoconide est significativement plus fréquent à Pech du Fraysse (93%) qu'à Paulhiac (24%) mais la différence entre La Milloque (40%) et Paulhiac (24%) n'est pas significative le χ^2 restant en dessous du seuil correspondant au coefficient de sécurité de 95%. A la M/3 il n'existe aucune différence significative entre les populations étudiées pour la fréquence de ce caractère.

Les fréquences de la liaison antéroconide-protoconide à la M/1 (Tableau 8) sont significativement différentes entre Pech du Fraysse et Paulhiac (χ^2 = 8.91), elles ne le sont plus entre La Milloque et Paulhiac (χ^2 = 3.39).

La fréquence du métalophide à la M/1 augmente significativement entre les niveaux MP 28, MP 29 et Paulhiac. A la M/2, l'insertion plus antérieure de cette crête sur l'antéroconide est fortement significative (χ^2=31.3) si l'on compare *E. dubius* et *E. hesperius*, elle ne l'est plus si l'on compare *E. praecursor* et *E. hesperius*. De même à la M/3 le métalophide s'insère significativement plus en avant sur le cingulum antérieur chez les populations les plus récentes.

La fréquence de la présence du mésolophide semble être un caractère variable: significativement moins fréquent sur les M/1 de Paulhiac par rapport à Pech du Fraysse, mais de fréquence comparable aux M/2; la fréquence plus faible pour ce caractère (38%) sur les M/1 de La Milloque n'est pas significative par rapport à celle mesurée à Paulhiac (56%), de même que ne l'est pas la fréquence plus importante (80%) observée sur les M/2 de Küttigen. L'observation permet de constater également le raccourcissement des mésolophides chez *E. hesperius* de Paulhiac.

Comparativement à *E. hesperius*, l'ectomésolophide apparaît significativement plus fréquent sur les M/1 et M/2 de *E. collatus* de Küttigen et sur les M/2 de *E. dubius*.

Sur les M1/ et M2/ le mésolophe est significativement plus court chez *E. hesperius* de Paulhiac que chez *E. praecursor* de La Milloque, mais comparable à celui de *E. dubius* de Pech du Fraysse.

Les fréquences des autres caractères apparaissent plus ou moins variables d'une population à l'autre sans que soit décelable une quelconque tendance. Finalement, des écarts significatifs sont mesurables entre les niveaux les plus anciens (Pech du Fraysse et La Milloque) et les niveaux du Miocène inférieur (Paulhiac, Boudry 2) (Figure 36).

Ces différences révèlent sans doute pour certaines d'entre elles (disparition du

bras postérieur de l'hypoconide, déplacement vers l'avant de l'insertion du métalophide, raccourcissement des mésolophes-ides), des tendances évolutives du genre puisqu'elles se poursuivent et s'amplifient dans les espèces miocènes plus récentes. On constate (Tableaux 38 et 39 en annexe, tableau 8) que des espèces contemporaines ou quasi-contemporaines (*E. longidens*, *E. thezelensis* nov. sp., *E. collatus*) présentent, pour certains caractères le même grade évolutif et, pour d'autres, un degré d'évolution différent. Les disparités observées dans la fréquence de la plupart des caractères résultent sans doute de leur évolution indépendante et de l'existence de lignées évoluant parallèlement de façon hétérochrone. D'après Engesser (1985) tout ce passe en effet comme si, à côté de *E. hochheimensis*, existaient à la limite Oligo-Miocène deux autres lignées: celle de *E. longidens* et celle conduisant à *E. hesperius,* peut être à partir de *E. collatus*.

Alors si *E. thezelensis* nov. sp. ne doit pas être rapproché de *E. hochheimensis,* où se place t-il dans ce shéma évolutif ?

Eucriceton thezelensis nov. sp. diffère de *E. collatus* de Küttigen (données de Hugueney, 1969, p. 46) par ses dimensions moyennes plus importantes et semble-t-il un allongement relatif des M/2 et M/3 (Figure 33).

Sur le plan morphologique, en utilisant les données de Engesser (1985, figures 9 à 19) et comparant les fréquences de différents caractères des deux populations (Tableau 8) à l'aide du test du chi carré, l'espèce de Thézels se distingue significativement par:

- à la M1/, le métalophe plus souvent inséré en avant de l'hypocône,

- à la M2/, l'insertion plus souvent antérieure du protolophe et mésolophe moins souvent long,

- à M/1 et M/2 , le mésolophide et l'ectomésolophide moins fréquents,

- à la M/3, le métalophide plus souvent inséré sur l'antéroconide, le mésolophide et l'ectomésolophide moins souvent présents.

E. thezelensis nov. sp. montre des dimensions moyennes significativement plus faibles (Tableau 9) et des proportions dentaires différentes (Figure 33) de celles de *E. longidens* de Coderet.

Sur le plan morphologique (Tableaux 38 et 39 en annexe) l'espèce de Thézels se distingue significativement (Tableau 8) de *E. longidens* par:

- à la M1/: l'insertion plus antérieure du protolophe,

- à la M/1: le métalophide bien moins fréquent, le bras postérieur de l'hypoconide plus fréquent,

- à la M/2: l'insertion plus antérieure du métalophide, le mésolophide moins fréquent, le bras postérieur de l'hypoconide bien plus fréquent,

- à la M/3: l'insertion plus souvent postérieure du métalophide.

Ainsi dans deux niveaux stratigraphiquement proches, Thézels et Coderet couche 3, on observe deux espèces d'*Eucricetodon* très différentes qui représentent sans doute deux lignées indépendantes.

Dans le gisement à peu près contemporain de Venelles existe une autre forme qui

avait été attribuée (Aguilar *et al.*, 1978) à l'espèce *E. collatus*. Le quasi synchronisme des deux gisements de Venelles inférieur et supérieur autorise le regroupement des mesures, ce qui affine les moyennes, mais ne modifie en rien les proportions dentaires.

L'espèce de Venelles diffère de *E. collatus* de Küttigen (données de Hugueney, 1969) par ses dimensions plus fortes et des proportions dentaires différentes, les M/2, M/3 et M3/ étant relativement plus allongées.

Sur le plan morphologique, le faible nombre de dents dans les deux gisements oblige à ne considérer les différences qu'avec la plus grande prudence:

- à la M1/, l'insertion du métalophe se produit dans 17% des cas en arrière de l'hypocône, caractère jamais observé chez *E. collatus*.

- à la M2/, l'insertion du protolophe serait plus antérieure, celle du métalophe plus postérieure,

- à la M/1, la liaison antéroconide-protoconide serait moins fréquente, le métalophide plus fréquent, le bras postérieur du protoconide moins souvent lié au métaconide, le mésolophide plus fréquent, le bras postérieur de l'hypoconide peut-être un peu plus souvent présent, l'ectomésolophide plus rare,

- à la M/2, mésolophide et bras postérieur de l'hypoconide seraient plus fréquents que chez *E. collatus*, l'ectomésolophide moins fréquent,

- à la M/3, le mésolophide et le bras postérieur de l'hypoconide seraient moins fréquents.

Finalemement la différence morphologique la plus nette entre les deux espèces paraît être, en l'état actuel de la documentation, la forte présence de l'ectomésolophide aux M/1 et M/2 chez *E. collatus*, caractère qui distingue également ce dernier des autres *Eucricetodon* de la période étudiée. Peut-être faut-il voir dans cette particularité l'indice d'un certain degré d'endémisme de l'espèce suisse.

Les liens semblent beaucoup plus étroits entre la forme de Venelles et *E. longidens* de Coderet. Les proportions dentaires de l'espèce provençale, bien que celle-ci soit (Figure 33 et tableau 9) un peu plus petite (seules les molaires supérieures étant significativement plus courtes), montrent en effet un parallélisme remarquable avec celles de l'espèce de Coderet.

Sur le plan morphologique nous nous trouvons dans la même situation d'incertitude, quant-à la signification des fréquences des caractères, avec semble-t-il, quelques indices qui permettent de considérer que ces deux populations pourraient être apparentées:

- à la M1/, le niveau d'insertion du protolophe est comparable dans les deux gisements, le mésolophe y atteint le bord labial dans des proportions voisines et l'on observe l'insertion du métalophe en arrière de l'hypocône, caractère non observé chez *E. collatus* de Küttigen.

- à la M/1, les fréquences de la liaison antéroconide-protoconide, de la présence du métalophide, de la liaison bras postérieur du protoconide-métaconide, de la présence de l'ectomésolophide sont simultanément plus proches à Venelles et Coderet.

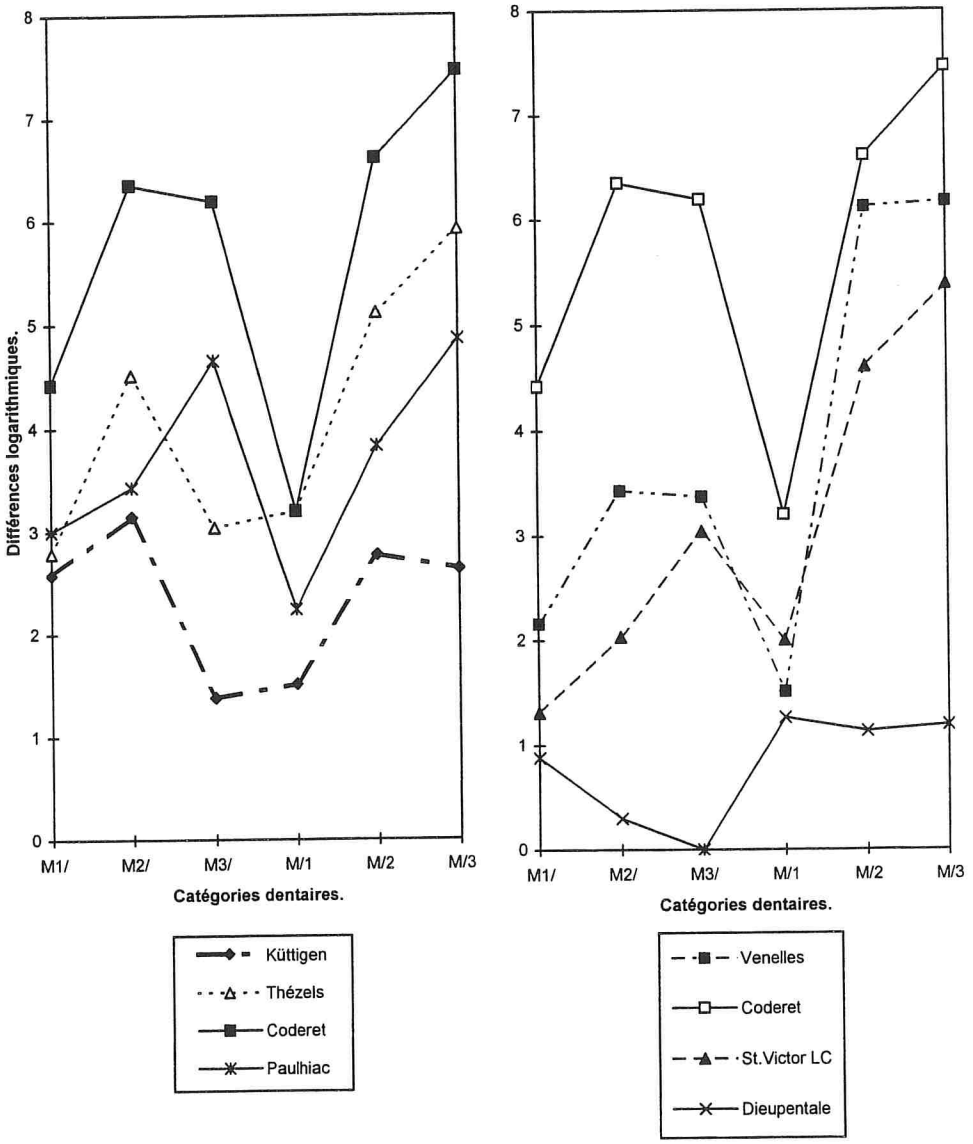


Figure 33.— Comparaison des moyennes des longueurs des dents de divers *Eucricetodon* par le moyen des différences logarithmiques des dimensions (l.n. dimension moyenne/moyenne de référence x 100) par rapport à une population prise comme référence (ici *E. praecursor* de La Milloque). Le facteur multiplicateur permet de mieux séparer graphiquement les points obtenus pour les différentes populations.

Le diagramme de gauche compare avec celles de *E. praecursor* les moyennes de *E. hesperius* de Paulhiac (données de de Bonis, 1973), celles de *E. collatus* de Küttigen (données de Hugueney, 1969) et montre les proportions dentaires différentes de *E. thezelensis* nov. sp. vis à vis de celles de *E. longidens* de Coderet (données de M. Hugueney, 1969). Le diagramme de droite met en évidence la similitude des proportions dentaires des formes de St Victor-La-Coste (données de Vianey-Liaud, 1972), Thézels et Coderet (données de Hugueney, 1969) et montre la proximité des populations de *E. praecursor* de La Milloque (Brunet, 1979) et de Dieupentale (Baudelot et Olivier, 1978).

- à la M/2, l'insertion du métalophide et la liaison du bras postérieur du protoconide avec le métaconide montrent des fréquences comparables dans les deux

localités.

- à la M/3, la fréquence du mésolophide et l'absence du bras postérieur de l'hypoconide rapprocheraient également ces deux populations.

Pour les raisons précédentes la forme de Venelles est rapprochée de *E. longidens* sous le nom de *E.* aff. *longidens* (Figure 34). Par la fréquence plus importante du bras postérieur de l'hypoconide aux M/2 et M/3, l'espèce de Venelles apparaît moins progressive que *E. longidens* de Coderet ce qui s'accorde avec des dimensions moins importantes et impliquerait, à moins que cette différence n'entre dans le cadre d'une variation géographique, l'antériorité de ce gisement par rapport à celui de Coderet.

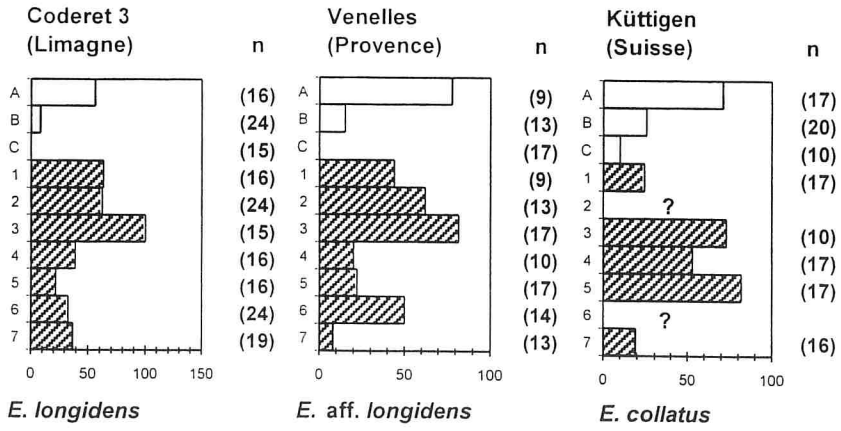


Figure 34.— Comparaison de la fréquence de divers caractères informatifs de tendances évolutives entre les populations d'*Eucricetodon* de Küttigen, Coderet et Venelles. (A, B, C: présence du bras postérieur de l'hypoconide à M/1, M/2, M/3; 1: présence du métalophide à M/1; 2 et 3: insertion antérieure du métalophide à M/2 et M/3; 4: liaison protoconide-antéroconide à M/1; 5: présence de l'ectomésolophide à M/1; 6: mésolophe de M1/ atteignant le bord labial; 7: absence du cingulum antéro-lingual à M2/.

D'après B. Engesser 1985, p. 682: "De toutes les formes de la limite Oligo-Miocène c'est *E. longidens* de la " couche 3 " de Coderet qui montre la plus forte ressemblance avec la forme de Boudry 2. Cette dernière correspond bien également avec la diagnose de l'espèce de Coderet (M. Hugueney, 1969). L'allongement relatif des M2/2 et M3/3 indiqué par M. Hugueney dans sa diagnose se manifeste également pour la forme de Boudry. Les dimensions de la population du Jura Suisse sont également proches de celles de Coderet... "

Toutefois, d'après Engesser (1985): "La comparaison des caractères primitifs (bras postérieur de l'hypoconide présent à M/1 et M/2, long mésolophe à M1/ et M2/) et progressifs (insertion du métalophide de M/3 sur le cingulum antérieur, absence du mésolophide à M/2 et M/3) des deux formes montre que la forme de Boudry est distinctement plus moderne".

Mais (Engesser, 1985, p. 672) il est dit: "toutes les données contenues dans ce travail sur *E. longidens* de Coderet sont fondées sur du matériel entreposé au SNM de Bâle. D'après les informations du Dr. Joh. Hürzeler, qui récolta une partie de ce matériel, celui ci a pour origine un niveau un peu plus profond que la " couche 3" dont

provient le matériel décrit dans la thèse de M. Hugueney".

Gisements comparés Espèces comparées		LA MILLOQUE - THEZELS *praecursor - thezelensis n.s.*	THEZELS - CODERET C3 *thezelensis n.s. - longidens*	CODERET C3 - BOUDRY 2 *longidens - longidens*	THEZELS - KUTTIGEN *thezelensis - collatus*
dents	caractères				
M/1	Liaison protoconide-antérolophide présente.	+ 95%	-	-	-
	Métalophide. présent.	-	+ 99%	-	-
	Bras post. du protoconide relié au métaconide.	-	-	-	-
	Mésolophide présent.	-	-	-	+ 99%
	Ectomésolophide présent.	-	-	-	+ 99%
	Bras post. de l'hypoconide présent.	-	+ 95%	-	-
M/2	Métalophide inséré sur l'antéroconide.	-	-	-	-
	Métalophide inséré sur le bras ant. du protoconide.	-	+ 95%	-	-
	Bras post. du protoconide relié au métaconide.	-	-	-	-
	Mésolophide présent.	-	+ 95%	+ 99%	+ 95%
	Ectomésolophide présent.	-	-	-	+ 99%
	Bras post. de l'hypoconide présent.	-	+ 99%	-	-
M/3	Métalophide inséré sur le cingulum antérieur.	-	99%	-	+ 99%
	Métalophide inséré sur l'antéroconide.	+ 95%	+ 95%	-	+ 99%
	Métalophide inséré sur le bras ant. du protoconide.	-	-	-	+ 99%
	Mésolophide présent.	-	-	-	+ 95%
	Ectomésolophide présent.	-	99%	-	+ 99%
	Bras post. de l'hypoconide présent.	-	-	-	-
M1/	Protolophe inséré sur l'arrière du protocône.	-	-	-	-
	Protolophe inséré sur le bras post. du protocône.	+ 95%	+ 95%	-	-
	Mésolophe long. (atteint le bord labial)	-	-	-	-
	Métalophe inséré sur le bras ant. de l'hypocône.	-	-	+ 95%	-
	Métalophe inséré sur l'hypocône.	-	-	-	+ 95%
	Métalophe inséré en arrière de l'hypocône.	-	+	+ 99%	-
M2/	Absence de cingulum antéro-lingual.	-	-	-	-
	Protolophe inséré sur le bras ant. du protocône.	+ 95%	-	-	+ 95%
	Protolophe inséré sur le protocône lui-même.	+ 99%	-	-	+ 99%
	Mésolophe 3/4 long à long	+ 99%	-	-	+ 99%
	Métalophe inséré sur ou en arrière de l'hypocône.	-	-	-	-

Tableau 8.— Comparaison, à l'aide du test du χ^2, de la fréquence de plusieurs caractères morphologiques dentaires chez diverses populations d'*Eucricetodon*. Les signes + indiquent les différences significatives, le pourcentage associé est le coefficient de sécurité.

Le matériel de Boudry 2, s'il est plus récent que le matériel entreposé à Bâle, est-il pour autant plus récent que celui de Coderet couche 3 ?

Le matériel de Coderet que nous avons observé provient de Coderet couche 3. De même nous avons pu étudier le matériel de Boudry 2. La comparaison (Tableaux 38 et 39 en annexe) laisse penser que morphologiquement des divergences existent entre les formes de Boudry et Coderet couche 3.

Cependant, l'utilisation du test du chi carré montre qu'en fait, peu de différences entre ces deux populations sont statistiquement significatives (Tableau 8).

L'une d'elles est la présence moins fréquente du mésolophide à la M/2 (47% à Boudry 2 contre 21% à Coderet); pour ce caractère la population de Boudry serait distinctement progressive. Egalement significative est l'insertion plus antérieure du métalophe des M1/ chez *E. longidens* de Boudry qui, pour ce caractère, est moins progressif que la population de Coderet.

Nous avons également testé les différences entre les fréquences de quelques caractères (présence du bras postérieur de l'hypoconide et du mésolophide sur les M/1 et M/2 , longueur du mésolophe et insertion du métalophe sur le bras antérieur de l'hypocône à M1/, insertion du protolophe sur le bras antérieur du protocône et de métalophe sur l'hypocône à M2/) mesurés par Engesser (1985) pour Boudry 2 et celles de Werner 1994 pour Coderet couche 3.

Exceptée l'insertion significativement plus antérieure (χ^2=8.2) du métalophe des M1/ à Boudry 2, toutes les autres différences donnent un χ^2 inférieur au seuil de 3,84 pour un coefficient de sécurité de 95%.

E. thezelensis nov. sp., contemporain de *E.* aff. *longidens* de Venelles a été écarté de l'ascendance de *E. longidens* et appartient donc à un lignée différente dont on peut identifier l'origine probable. Il est en effet remarquable de constater (Tableaux 38, 39 en annexe) que, les populations comparées étant suffisamment importantes et les fréquences des caractères sans doute significatives, il existe une bonne coincidence de la morphologie des molaires inférieures de *E. thezelensis* nov. sp. avec celles de *E. praecursor* de La Milloque. Une ressemblance s'observe également au niveau des molaires supérieures avec toutefois des différences plus marquées montrant notamment une réduction de la longueur des mésolophes chez *E. thezelensis* nov. sp.

L'utilisation du test du χ^2 (Tableau 8) montre que deux différences seulement sont significatives avec un coefficient de sécurité de 99%.

Ainsi dans le Bassin d'Aquitaine l'espèce *E. praecursor* semble évoluer sur place vers une espèce à la morphologie conservatrice des molaires inférieures et montrant une réduction sensible de la longueur des mésolophes aux deux premières molaires supérieures (significative seulement à la M2/) tandis que celle-ci reste comparable, dans les deux gisements, à la M3/ (28% de mésolophes atteignant le bord labial). Cette évolution se fait avec une augmentation significative des dimensions dentaires (Tableau 9) et un allongement relatif (Figure 33) plus marqué des M2/ et des trois molaires inférieures, plus particulièrement les M/2 et M/3.

A la base du miocène *E. hesperius* est connu dans le gisement de Paulhiac. Cette forme avait été utilisée par Schaub pour fonder, également à partir du matériel de

Küttigen, le taxon *E. collatus*. Ce dernier pris comme espèce de référence semble être devenu au cours du temps une espèce fourre-tout entraînant une conception probablement simpliste du groupe à la fin de l'Oligocène.

Populations comparées	Catégories dentaires	M^1	M^2	M^3	M_1	M_2	M_3
PAULHIAC - CODERET C3	L.moyennes	2,10-2,17	1,58-1,69	1,38-1,43	1,79-1,83	1,66-1,77	1,61-1,71
E. hesperius - E. longidens	d.d.l	175	109	58	149	85	76
	t	3,31	14,05	1,77	1,66	7,59	3,66
	signification	+	+	-	-	+	+
	sécurité	99%	99%			99%	99%
PAULHIAC - THEZELS	L.moyennes	2,10-2,09	1,58-1,62	1,38-1,33	1,79-1,83	1,66-1,71	1,61-1,65
E. hesperius - E. thezelensis	d.d.l	163	148	106	161	220	130
	t	0,68	2,53	2,58	2,63	3,53	2,14
	signification	-	+	+	+	+	+
	sécurité		95%	99%	99%	99%	95%
CODERET C3 - THEZELS	L.moyennes	2,17-2,09	1,69-1,62	1,43-1,33	1,83-1,83	1,77-1,71	1,71-1,65
E. longidens - E. thezelensis	d.d.l	210	191	128	208	271	153
	t	4,62	6,59	5,76	0	6,45	3,50
	signification	+	+	+	-	+	+
	sécurité	99%	99%	99%		99%	99%
CODERET C3 - VENELLES	L.moyennes	2,17-2,06	1,69-1,58	1,43-1,34	1,83-1,76	1,77-1,75	1,71-1,66
E. longidens - E. aff. *longidens*	d.d.l	12,	89	53	108	94	67
	t	2,51	3,57	2,78	1,40	1,10	1,56
	signification	+	+	+	-	-	-
	sécurité	95%	99%	99%			
THEZELS - VENELLES	L.moyennes	2,09-2,06	1,62-1,58	1,33-1,34	1,83-1,76	1,71-1,75	1,65-1,66
E. thezelensis - E. aff. *longidens*	d.d.l	111	128	101	120	199	120
	t	1,13	1,60	0,50	2,36	1,77	0,45
	signification	-	-	-	+	-	-
	sécurité				95%		
LA MILLOQUE - THEZELS	L.moyennes	1,96-2,09	1,46-1,62	1,24-1,33	1,70-1,83	1,52-1,71	1,44-1,65
E. praecursor - E. thezelensis	d.d.l	128	156	118	144	237	150
	t	6,67	10,67	5,54	6,57	15,57	14,2
	signification	+	+	+	+	+	+
	sécurité	99%	99%	99%	99%	99%	99%

Tableau 9.— Comparaison, à l'aide du test de Student, des longueurs moyennes des dents jugales de diverses populations d'*Eucricetodon*. Les mesures de Coderet et Küttigen sont tirées de Hugueney (1969), celles de La Milloque de Brunet (1979). Le matériel de Paulhiac provient des collections de l'Université de Montpellier II.

Depuis quelques années, plusieurs populations attribuées antérieurement à *E. collatus* ont été élevées au rang de nouveaux taxons: il en fut ainsi de *E. longidens* et *E. hesperius*. Il semble que subsiste encore le référentiel *collatus* en tant qu'espèce ancestrale potentielle. Ainsi Engesser (1985) constate que *E. hesperius* n'est connu actuellement que du Bassin d'Aquitaine au début du miocène (MN 1) mais ne voit aucun obstacle pour placer *E. collatus* dans son ascendance. On peut constater

(Tableaux 38, 39 en annexe; figure 33) que *E. praecursor* et *E. thezelensis* nov. sp. peuvent pourtant, dans la même région géographique que *E. hesperius*, représenter tant sur le plan des dimensions (même si quelques catégories dentaires de Thézels sont un peu plus longues qu'à Paulhiac) (Tableau. 9), que sur celui de la morphologie un ancêtre possible tout à fait recevable.

Dans la localité de Dieupentale existe une forme qui avait également reçu le nom de *E. collatus* (Baudelot et Olivier, 1978). Ces auteurs l'éloignèrent de *E. praecursor* en raison de la longueur du mésolophe de M1/: "celui-ci montre en effet un allongement variable (50% des M1/ possèdent un mésolophe complet)" et un peu plus loin "Ce caractère l'éloigne de *E. praecursor* qui montre un mésolophe atteignant de façon quasi constante le bord labial de la dent". Cette façon de voir, totalement erronée, a été discutée par Brunet (1979) qui considère à juste titre que la forme de Dieupentale s'apparente, autant sur le plan morphologique qu'en raison de ses dimensions et proportions dentaires, à l'espèce de La Milloque; elle pourrait "au plus, indiquer un degré évolutif un peu plus avancé". Ceci, en accord avec la position stratigraphique de ce gisement au sein des molasses de l'Agenais.

De même Brunet (1979) remarque que c'est en raison de la présence quasi constante d'un mésolophe long aux molaires supérieures (5 M1/ et 7 M2/) que l'*Eucricetodon* de Saint- Victor-la-Coste (Gard) a été attribué à l'espèce *E. praecursor* (Vianey-Liaud, 1972), bien que la faiblesse de l'échantillonnage ne permette pas de connaître la variabilité de cette population. Il note de plus que le diagramme des proportions dentaires éloigne cette forme de *E. praecursor* de La Milloque et présente une plus grande similitude avec *E. collatus* (binôme pris dans son acception ancienne, incluant les populations de Küttigen, Coderet, Paulhiac).

Si nous replaçons aujourdhui ce même diagramme en regard des données relatives à *E.* aff. *longidens* de Venelles (Figure 33) nous constatons une coincidence d'allure (qui existe également avec le diagramme de *E. longidens* de Coderet) qui, même si l'échantillonnage est contestable, n'est peut-être pas tout à fait fortuite. Je propose donc, même si l'argumentation est ténue, que la forme de Saint Victor-la-Coste soit renommée *E.* aff. *longidens*.

En conclusion, trois taxons décrits dans des niveaux chronologiquement voisins de l'Oligocène terminal et du Miocène basal ne sont distinguables, morphologiquement, que sur la base de différences d'ordre statistique de la fréquence de leurs caractères.

Le fort degré de similitude morphologique entre *E. collatus, E. longidens, E. thezelensis* nov. sp. et *E. hesperius* suggère une souche commune. Elle pourrait être représentée par *E. praecursor* dont Schaub (1925) faisait déjà l'ancêtre probable de *E. collatus*.

A côté de cet ensemble évolue un autre groupe, qui constitue la probable lignée *E. dubius - E. hochheimensis - E. haslachensis.*

Une analyse factorielle des correspondances (Figure 35), portant sur 30 caractères des dents jugales, illustre cette séparation. Elle traduit de plus la proximité entre *E. thezelensis* nov. sp. et *E. praecursor* d'une part, entre les formes de Coderet et Boudry, Coderet et Venelles d'autre part. *E. collatus* de Küttigen apparaît isolé.

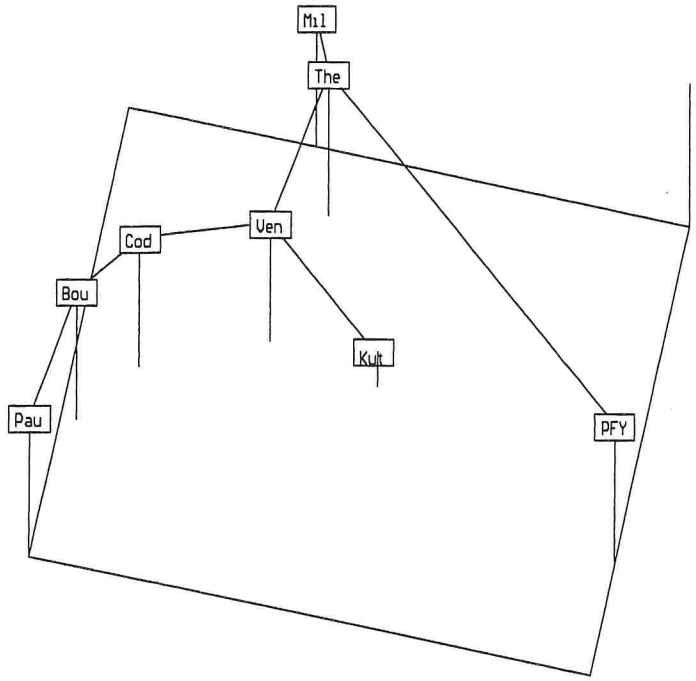


Figure 35.— Analyse factorielle des correspondances portant sur trente caractères des dents jugales de diverses populations d'*Eucricetodon*. PFY: Pech du Fraysse; Kut: Küttigen; Mil: La Milloque; The: Thézels; Ven: Venelles; Cod: Coderet couche 3; Bou: Boudry 2; Pau: Paulhiac. La représentation graphique illustre la proximité des populations de La Milloque et Thézels ainsi que les relations existant entre les populations de Coderet et Venelles d'une part, Coderet et Boudry 2 d'autre part. La position de *E. hesperius* de Paulhiac traduirait un grade évolutif plus progressif. *E. collatus* de Küttigen apparaît isolé. *E. dubius* de Pech du Fraysse est, quant-à lui, très différent des *Eucricetodon* précédents.

La comparaison des fréquences des caractères au cours du temps nous livre les tendances évolutives au sein de ces deux groupes d'*Eucricetodon* (Figure 36). Ainsi, on peut considérer comme caractères primitifs un certain nombre de caractères fréquents chez les formes anciennes et qui deviennent plus rares ou sont absents chez les formes récentes:

* Le bras postérieur de l'hypoconide qui existe sur toutes les M/1 chez *E. dubius* est encore présent sur 86% des dents de *E. haslachensis*. Il ne se manifeste que sur 83% des M/1 de *E. praecursor* qui dans un niveau bien plus ancien est donc nettement plus évolué pour ce caractère.

Chez *E. thezelensis* nov. sp. (84%) et *E. collatus* de Küttigen (71%) la fréquence de ce caractère n'est pas significativement différente de celle de La Milloque. *E. longidens* (56 % à Coderet et 48% à Boudry 2) et *E. hesperius* (50%) sont nettement plus progressifs.

A la M/2 le bras postérieur de l'hypoconide est encore présent sur 93% des dents chez *E. dubius*. Cette crête est présente sur 72% des M/2 de *E. haslachensis*.

E. praecursor et *E. thezelensis* nov. sp. avec une fréquence d'environ 40% dans

des niveaux plus anciens sont plus évolués. Les fréquences un peu plus faibles mesurées chez *E. longidens* et *E. hesperius* ne sont pas statistiquement différentes. Il en est de même pour les différences entre les faibles fréquences de ce caractère à la M/3.

* La présence du mésolophide aux M/1-2 est significativement plus fréquente chez *E. dubius* (82% à M/1 et 76% à M/2) de Pech du Fraysse que chez *E. praecursor* de La Milloque Ce caractère est présent sur 97% des dents de *E. haslachensis* à la M/1 et 100% des M/2 alors que seulement 56% des M/1 et 53% des M/2 montrent ce caractère chez *E. hesperius*. De plus chez ce dernier le mésolophide devient plus court que chez les espèces plus anciennes.

Les variations observées chez *E. collatus* de Küttigen et *E. longidens* ne peuvent être considérées comme significatives compte tenu du faible nombre d'observations pour le premier et des écarts entre les comptages réalisés par les différents auteurs. Nous nous abstiendrons d'y rechercher des tendances évolutives.

Le mésolophide est toujours nettement moins fréquent à la M/3 qui apparaît ainsi comme la dent la plus évoluée. Cette crête devient rare sur les M/3 de *E. hesperius*. Elle serait significativement plus fréquente chez *E. collatus*.

* La liaison du bras postérieur du protoconide avec le métaconide est absente à la M/2 chez *E. haslachensis*, tandis qu'elle s'observe dans 21% des cas chez *E. dubius*. Cette différence n'est pas significative (χ^2=3.08). De même les différences observées pour ce caractère ne sont pas significatives au sein du groupe *E. praecursor-E. hesperius*.

D'autres caractères, qui deviennent plus fréquents chez les formes les plus récentes, peuvent être considérés comme évolués (Figure 36):

* Aux molaires inférieures, la fréquence du métalophide à la M/1 augmente au cours du temps. Ce caractère est très peu fréquent chez *E. dubius* (2%) mais existe sur 34% des M/1 de *E. haslachensis* de Weissenburg 6 (MN 1).

Il est rare également (7%) chez *E. praecursor* de La Milloque et n'augmente pas significativement chez *E. collatus* et *E. thezelensis* nov. sp. Par contre, dans le même niveau, *E. longidens* avec une fréquence voisine de 60% pour ce caractère progressif apparaît plus évolué que *E. thezelensis* nov. sp.

Avec une fréquence de 46% *E. hesperius* n'est pas significativement différent de *E. longidens*.

* La liaison protoconide - antéroconide est présente sur environ un quart des M/1 de *E. praecursor*. Elle est significativement plus fréquente (46% à Paulhiac) chez les formes récentes qui en dériveraient. Cette liaison est rare chez *E. dubius* (18%) et *E. haslachensis* (3%) qui, pour ce caractère, constituent un groupe nettement plus primitif.

* Chez *E. dubius* l'insertion du métalophide se fait le plus souvent sur le bras antérieur du protoconide à la M/2 (67%) et à la M/3 (24%). Elle est plus fréquemment antérieure chez *E. praecursor* et se déplace encore vers l'avant chez les formes plus récentes.

* L'ectomésolophide présent sur 13% des M/1 et 23% des M/2 chez *E. dubius* devient plus fréquent chez *E. haslachensis* (86% des M/1, 78% des M/2).

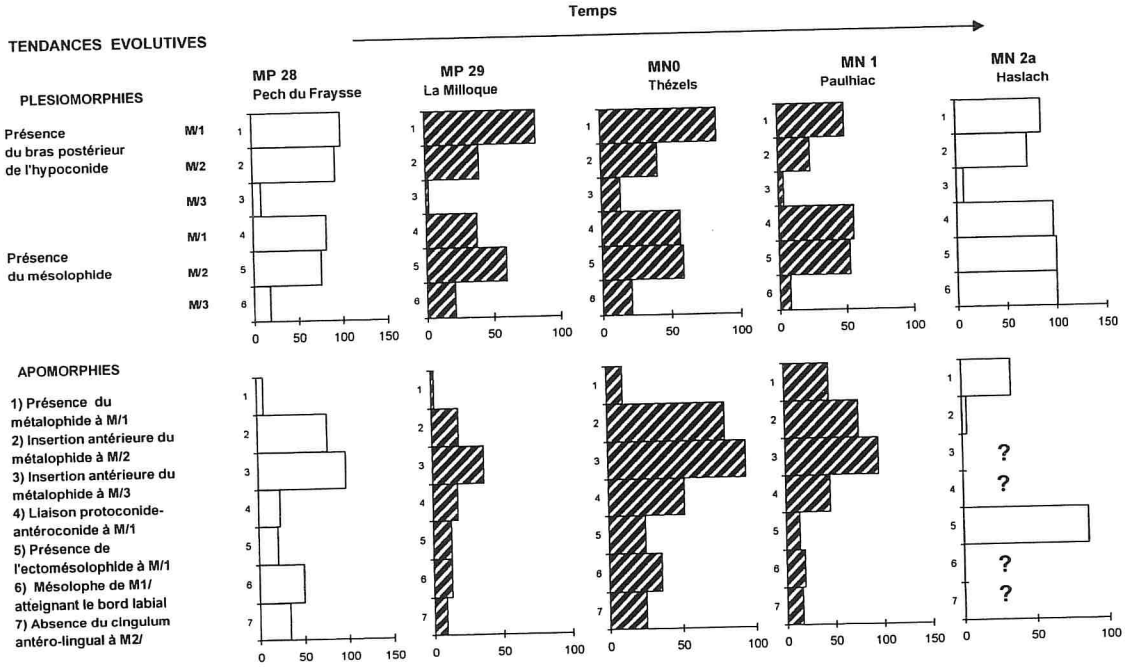


Figure 36.— Comparaison de la fréquence de divers caractères informatifs de tendances évolutives chez cinq populations d'*Eucricetodon* illustrant la partition du genre en deux groupes (lignée présumée *E. dubius* - *E. haslachensis* et groupe *E. praecursor*- *E. thezelensis*- *E. hesperius*) au cours de la période étudiée. L'espèce de Thézels se distingue de la lignée *E. dubius*- *E. haslachensis* et s'apparente à *E. hesperius* de Paulhiac et *E. praecursor* de La Milloque.

Dans la lignée présumée *E. praecuror - E. hesperius* et chez *E. longidens* ce caractère demeure peu fréquent. *E. collatus* de Küttigen se distingue par la fréquence significativement plus importante de cette crête.

* Chez *E. praecursor* 50% des M1/ montrent un mésolophe atteignant le bord labial, ce caractère existe sur 36% des M1/ de Thézels, environ 30% chez *E. longidens* de Coderet et Boudry 2 et 19% chez *E. hesperius* de Paulhiac.

La même tendance au raccourcissement du mésolophe s'observe également sur les M2/ (56% de mésolophes trois-quarts longs à longs chez *E. praecursor* de La Milloque contre 7% chez *E. hesperius* de Paulhiac).

E. dubius avec seulement 13% de mésolophes longs à la M1/ et 4% à la M2/ apparaît pour ce caractère nettement plus évolué que *E. praecursor.*

* Le même phénomène s'observe pour le caractère "absence du cingulum antéro-lingual de M2/" qui, rare chez *E. dubius* (9%) de Pech du Fraysse, est présent sur environ un tiers des dents (34%) chez *E. praecursor* de La Milloque et dont la fréquence n'est plus que de 16% à Paulhiac.

* Les différences observées entre la Milloque et Paulhiac pour l'insertion plus postérieure (sur ou en arrière de l'hypoconide) du métalophe ne sont pas significatives

En résumé *E. dubius* et son présumé descendant *E. haslachensis* se distinguent nettement du groupe relativement homogène qui semble issu de *E. praecursor* (Figures 35 et 36). La morphologie des molaires inférieures de *E. dubius* lui confère un cachet plus primitif que *E. praecursor.* Inversément, par certains caractères de ses molaires supérieures, *E. dubius* apparaît plus moderne. Par ses caractères *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. se distingue clairement de *E. haslachensis* et s'apparente à *E. praecursor* (Figure 35) ainsi qu'à *E. hesperius* (Figures 35 et 36).

On s'aperçoit qu'au sein du groupe *praecursor, thezelensis* nov. sp., *collatus, longidens, hesperius* tous les caractères ne se modifient pas de façon synchrone (Figures 34 et 36). A partir d'un fond de caractères communs, les espèces constituant ce groupe se distinguent par la fréquence particulière de tel ou tel caractère. On peut imaginer qu'à partir d'une mosaïque de caractères évoluant indépendamment, la sélection de l'un ou plusieurs d'entre eux ait pu conduire à la séparation, à partir de *E. praecursor* ou d'une forme affine, de différents rameaux représentés par *E. collatus*, *E. thezelensis* nov. sp. et *E. longidens.*

Au terme de cette discussion il apparaît que l'évolution du genre *Eucricetodon* doit être envisagée, non plus de façon globale, mais dans le cadre d'aires géographiques plus ou moins isolées. Le Bassin Aquitain constituerait l'une d'elle où l'on peut entrevoir, sinon encore suivre, l'évolution de *E. praecursor* de La Milloque vers *E. thezelensis* nov. sp. et peut être *E. hesperius* (Figure 37).

Plus à l'Est c'est une lignée conduisant à *E. longidens* de Coderet qui semble pouvoir être suivie. *E. longidens* est également décrit dans la Molasse Suisse depuis la localité de Le Gérignoz (niveau de Findreuse 8) jusqu'à celle de Boudry 2 (Engesser, 1985) ainsi qu'en Allemagne du Sud (Werner, 1994) depuis Ehrenstein 4 (MN 0) jusqu'à Lautern 2 (MN 1) ce qui indiquerait une large communication de ces régions avec le Sud de la France et la Limagne. Toujours dans la Molasse Suisse *E. praecursor*

est signalé dans plusieurs gisements, dont Rickenbach et Rances (MP 29). Aucune étude détaillée de ces populations ne semble pour le moment avoir été faite, peut être par manque de matériel ! S'agit-il de la même espèce qu'à La Milloque ? Quels sont, dans la même région géographique, ses rapports avec *E. collatus* de Küttigen ?

Du fait de l'évolution hétérochrone des caractères dans les différentes lignées, la comparaison des populations d'*Eucricetodon* devrait reposer sur un matériel suffisamment abondant pour permettre une comparaison valable, testée statistiquement, des caractéristiques de chacune d'elles. L'efficacité de ces comparaisons nécessiterait également que les critères morphologiques soient standardisés et utilisés de la même façon par l'ensemble de la communauté paléontologique. C'est au prix de ces précautions que l'utilisation des *Eucricetodon* à des fins biochronologiques pourrait devenir un outil efficace.

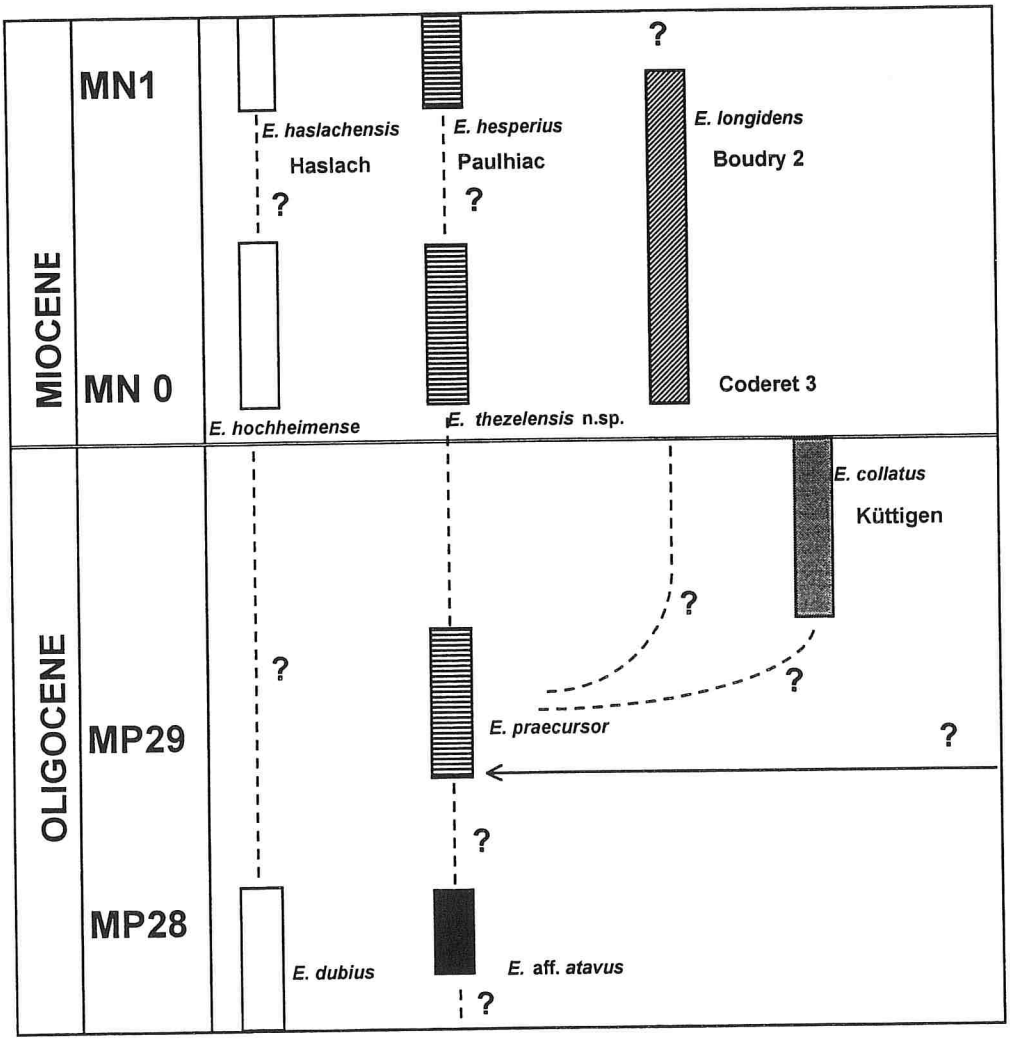


Figure 37.— Essai de représentation des lignées et des possibles relations phylogénétiques entre les différents *Eucricetodon* de l'Oligocène supérieur et de l'Aquitanien inférieur. Les points d'interrogations figurent les hypothèses de travail. Parmi celles-ci l'immigration présumée de *E. praecursor* est indiquée par une flèche horizontale.

2) Genre *Adelomyarion*

Adelomyarion vireti, dont la population-type fut décrite de la localité-type de Coderet (Hugueney, 1969), est présent dans les gisements contemporains de Venelles et Thézels. L'espèce est également présente à La Milloque (Brunet,1979), Dieupentale (Baudelot & Olivier, 1978) et dans la Molasse Suisse (Engesser et Mayo, 1987). Elle est représentée par quelques dents à Hinojosa de Jarque (Espagne) (Cuenca et Canudo, 1994).

Une autre espèce, *Adelomyarion alberti*, est décrite dans la localité de Sayaton 6 (Espagne) par R. Daams, 1989.

Le gisement de Venelles (Bouches-du-Rhône) a livré une population qui en première analyse a été rapportée à *A. vireti*. Nous avons pu comparer ce matériel avec ceux de Coderet couche 3 et La Milloque. Les résultats de la comparaison morphologique de ces formes sont consignés dans des tableaux 40 à 45 en annexe.

Entre les gisements de La Milloque et Coderet des différences de fréquence des caractères dentaires se manifestent, qui peuvent être interprétées comme des tendances évolutives. L'utilisation du test du χ^2 (chi carré) en tenant compte de la correction de Yates pour tester la validité statistique des écarts observés entre les populations révèle qu'en réalité peu des divergences mesurées sont significatives (Tableau 10).

A la M1/ la présence plus fréquente du mésolophe à La Milloque (24%) qu'à Coderet couche 3 (13%) n'est pas significative (χ^2=1.01, valeur nettement inférieure à la valeur limite de 3.84 pour un seuil de sécurité de 95%). Par contre est fortement significative (χ^2= 12.7) la liaison plus fréquente du bras postérieur du protocône avec le mésocône (92% à Coderet contre 61% à La Milloque).

A la M2/ seule est statistiquement significative la plus fréquente liaison de l'endolophe au niveau de la jonction protocône-protolophe.

La divergence la plus importante enregistrée au niveau des M3/, c'est à dire la fusion plus fréquente des protocône et hypocône (constante à Coderet contre seulement 60% des spécimens à La Milloque), donne un χ^2 de 2.47 encore nettement inférieur à la valeur limite de 3.84.

A la M/1 le mésolophide est présent avec une fréquence comparable à La Milloque (19%) et Coderet (20%) par contre, comme le notait Brunet (1979), cette crête est présente sur les M/2 de La Milloque (11%) alors qu'elle manque à Coderet. Cependant cette absence n'est pas statistiquement significative (χ^2=1.10).

La disparition du mésoconide à M/1 (individualisé dans 33% des cas à Coderet contre 71 % à La Milloque) et à M/2 (absent à Coderet contre 30% à La Milloque) est par contre significative (χ^2=7,21 pour M/1, valeur supérieure à la limite de 6.64 pour une sécurité de 99% et χ^2=5,56 pour M/2).

L'ectolophide rejoint toujours l'hypoconide sur les M/1 de La Milloque tandis qu'il est interrompu dans 10% des cas à Coderet. Cette différence n'est toutefois pas significative (χ^2=1.68). A la M/2 l'incision de cette crête en avant de l'hypoconide est significativement (χ^2=8.31) plus fréquente à Coderet. De même on observe à Coderet un développement significatif (χ^2=9.96) de l'hypoconulide de M/2.

Catégorie dentaire.	Caractère comparé	Populations comparées					
		LA MILLOQUE - CODERET C3			VENELLES - CODERET C3		
		La Milloque	Coderet	signif.		Coderet	signif.
M^1	Bras postérieur du protocône relié au mésocône.	**61**	**92**	+ 99%	**85**	**92**	-
	Crête entre antérocône et paralophe ou paracône.	**23**	**19**	-	***6***	***19***	
M^2	Endolophe relié à la jonction protocône-protolophe.	**3**	**24**	+ 99%	***2***	***24***	+ 99%
	Endolophe non relié aux tubercules antérieurs.	**30**	**14**	-	***4***	***14***	+ 95%
	Branche interne de l'endolophe libre (pseudomésolophe)	**22**	**28**	-	***39***	***28***	95%
	Présence du mésostyle	**44**	**43**	-	***16***	***43***	95%
M_1	Mésoconide nettement individualisé.	**71**	**33**	+ 99%	**21**	**33**	-
	Mésolophide présent.	**19**	**20**	-	***5***	***20***	+ 95%
	Bras antérieur du protoconide relié à l'antéroconide.	**96**	**80**	-	***54***	***80***	+ 95%
	Ectolophide interrompu	**0**	**10**	-	**0**	**10**	-
M_2	Ectolophide incisé (mais non interrompu).	**6**	**29**	+ 99%	***5***	***29***	+ 95%
	Ectolophide interrompu.	**9**	**10**	-	**0**	**10**	-
	Mésoconide individualisé	**30**	**0**	+ 95%	**6**	**0**	-
	Hypoconulide nettement individualisé.	**30**	**63**	+ 99%	**72**	**63**	-
M_3	Métalophide relié au cingulum antérieur.	**24**	**40**	-	***14***	***40***	+ 95%
	Ectolophide interrompu.	**5**	**0**	-	**24**	**0**	-
	Ectolophide incisé ou aminci.	**23**	**25**	-	**24**	**25**	-

Tableau 10.— Caractères morphologiques, de fréquences significativement différentes, entre les populations d'*Adelomyarion vireti* HUGUENEY, 1969 de La Milloque et Venelles (supérieur et inférieur) comparées avec la population-type de Coderet couche 3. Les chiffres en caractères gras sont les pourcentages d'observations des caractères. Le nombre d'observations est toujours voisin ou supérieur à trente (tableaux en annexe). Les pourcentages en caractères blancs sur fond noir correspondent aux tendances évolutives de l'espèce entre les localités de La Milloque et Coderet 3. D'autres caractères (cases encadrées, chiffres italiques) séparent les populations, chronologiquement voisines, de venelles et Coderet.

Aucune des divergences que nous avons pu observer (Tableau 45 en annexe) au niveau des M/3 ne sont significatives; en particulier nous n'avons pas constaté de différence significative quant-à l'interruption, ou seulement l'incision, de l'ectolophide ce qui ne contredit pas pour autant le fait que cette crête soit probablement en voie de disparition aux molaires inférieures, les résultats obtenus suggérant de plus que le phénomène se propagerait d'arrière en avant de la rangée dentaire.

Finalement la disparition du mésoconide aux M/1 et M/2, l'incision ou l'interruption de l'ectolophide des molaires inférieures semblent bien indiquer la tendance à la disparition de cette crête, qui apparaît comme la principale évolution morphologique significative de cette lignée pour la période étudiée.

Dimension dentaire.	Populations comparées							
	LA MILLOQUE - CODERET C3				VENELLES - CODERET C3			
Longueurs	d.d.l	t	signification	sécurité	d.d.l	t	signification	sécurité
$L.M^1$	76	1,72	-		78	0,47	-	
$L.M^2$	65	5,10	+	99%	65	3,56	+	99%
$L.M^3$	18	1,73	-		32	1,83	-	
$L.M_1$	67	1,81	-		59	0,47	-	
$L.M_2$	61	2,03	+	95%	53	1,11	-	
$L.M_3$	33	0,61	-		26	0,62	-	
largeurs	d.d.l	t	signification	sécurité	d.d.l	t	signification	sécurité
$l.M^1$	76	5,94	+	99%	78	3,93	+	99%
$l.M^2$	65	4,17	+	99%	64	3,41	+	99%
$l.M^3$	18	2,14	+	95%	30	1,70	-	
$l.M_1$	67	2,45	+	95%	62	0,56	-	
$l.M_2$	61	0,25	-		48	0,49	-	
$l.M_3$	33	0,34	-		26	1,46	-	

Tableau 11.— Comparaison, à l'aide du test de Student, des longueurs et largeurs moyennes des molaires des populations d' *Adelomyarion vireti* HUGUENEY, 1969 de La Milloque et Venelles supérieur avec celles de la population-type de Coderet couche 3.

La comparaison des proportions dentaires, par le moyen des différences logarithmiques (Figures 38 et 39), révèle des écarts qui suggèrent un allongement et un élargissement des molaires supérieures entre La Milloque et Coderet.

Les dimensions moyennes des molaires (Tableaux 46 et 47 en annexe) ont été comparées à l'aide du test de Student. On constate que sur le plan biométrique des différences significatives existent effectivement entre ces dimensions dentaires (Tableau 11). Les M2/ de Coderet sont significativement plus longues avec un coefficient de sécurité de 99% ainsi que les M/2, mais avec un coefficient de sécurité de 95% seulement. De même, les largeurs des M1/ et M2/ de Coderet sont significativement plus larges ainsi que, à un moindre degré, les M3/ et M/1.

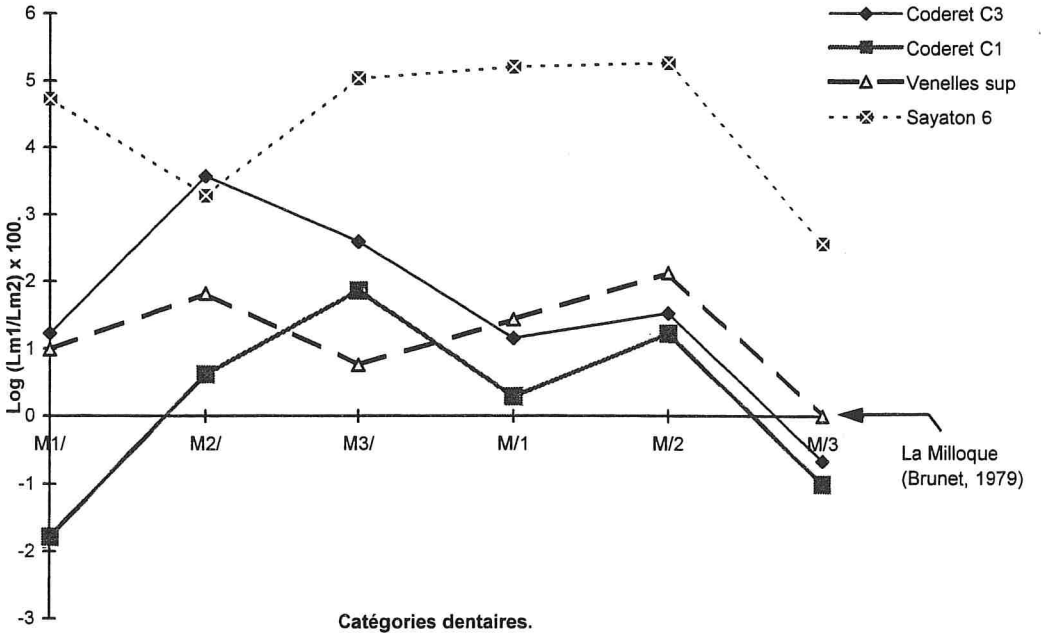


Figure 38.— Comparaison de la longueur des molaires chez diverses populations d'*Adelomyarion vireti* HUGUENEY, 1969 et chez *Adelomyarion alberti* DAAMS, 1989. Echelle des ordonnées: différences logarithmiques x 100; moyennes de référence: La Milloque (Brunet, 1979). Les moyennes de *A. vireti* de Coderet sont tirées de Hugueney (1969), celles de *A. alberti* sont issues de Daams (1989).

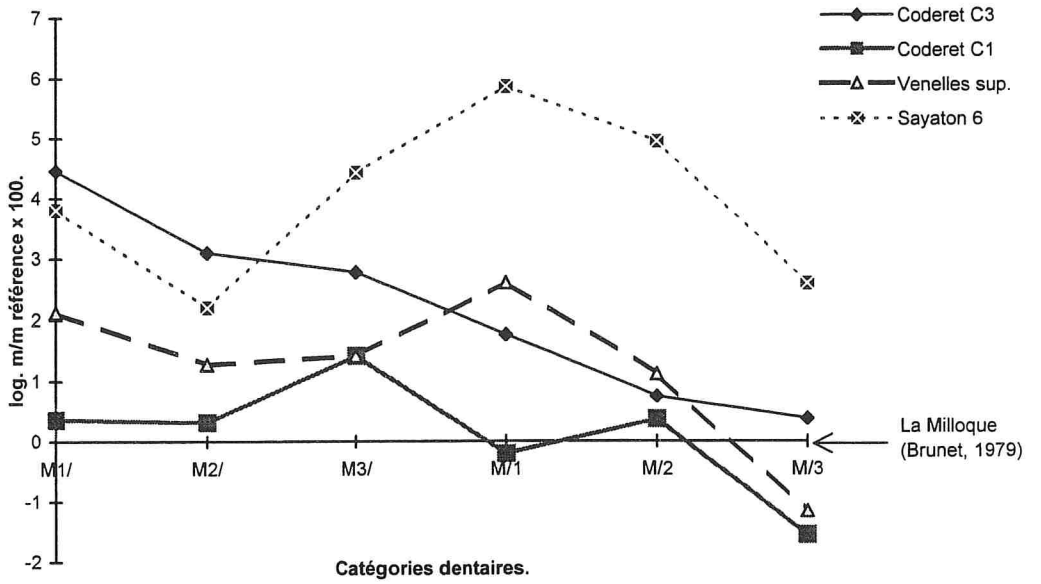


Figure 39.— Comparaison de la largueur des molaires chez diverses populations d'*Adelomyarion vireti* HUGUENEY, 1969 et chez *Adelomyarion alberti* DAAMS, 1989. Echelle des ordonnées: différences logarithmiques x 100; moyennes de référence: La Milloque (Brunet, 1979). Les moyennes de *A. vireti* de Coderet sont tirées de Hugueney (1969), celles de *A. alberti* sont issues de Daams (1989).

Plusieurs dimensions dentaires augmentent donc significativement entre les niveaux de La Milloque et Coderet. Il en résulte une augmentation de la surface occlusale, notamment des molaires antérieures, qui serait ainsi une autre tendance évolutive de cette lignée.

Sur le plan biométrique la population de Venelles montre quelques différences avec celle de Coderet 3. La longueur et la largeur de ses M2/ et la longueur de ses M1/ y sont significativement plus faibles (Tableau 11). En celà la forme de Venelles serait un peu moins progressive que celle de Coderet.

Pour un certain nombre de caractères morphologiques les fréquences divergent également mais, la plupart du temps, de manière faiblement significative (Tableau 10) entre les deux gisements.

La comparaison des fréquences significativement différentes entre les trois populations de La Milloque, Venelles et Coderet (Tableau 10) révèle que pour certains caractères (bras postérieur du protocône de M1/ relié au mésocône, mésoconide nettement individualisé à la M/1 et à la M/2, hypoconide individualisé à la M/2) la population de Venelles est proche de celle de Coderet et montre donc un grade évolutif comparable à celui de la population type. Toutefois, on constate que pour d'autres caractères (endolophe relié à la jonction protocône-protolophe à la M2/, ectolophide incisé à la M/2, métalophide relié au cingulum antérieur à la M/3), la forme de Venelles est restée proche de la population de La Milloque et a donc conservé un cachet primitif. Pour d'autres caractères enfin (Tableau 10), elle s'individualise, en regard des fréquences voisines observées à Coderet et La Milloque.

Nous avons donc à Venelles persistance de caractères ancestraux à côté de caractères progressifs, tandis que d'autres caractères semblent se comporter indépendamment des autres. Nous retrouvons donc ici un phénomène d'évolution en mosaïque comparable à celui observé chez les *Eucricetodon*.

Compte tenu du grade évolutif atteint à Venelles par d'autres lignées de rongeurs (*Issiodoromys*, *Rhodanomys*), cette localité serait contemporaine de Coderet 3. Si l'on peut arriver, par l'analyse statistique, à distinguer les deux populations d'*Adelomyarion vireti* de ces deux localités, les différences ne semblent pas revêtir une importance telle que soit établie une coupure taxinomique. Toutefois des différences existent. Il semble, pour le moment, impossible de leur trouver une signification, mais elles révèlent probablement un certain degré de différenciation géographique, qui pourrait être en relation avec des environnements particuliers.

3) Genre *Melissiodon*

Dans les différents gisements ou le genre *Melissiodon* a été rapporté à l'espèce *quercyi* le matériel montre des dimensions comparables dont la répartition donne une idée de la variabilité dimensionnelle de cette espèce qui est de taille plus faible que *M. chatticus*, plus particulièrement en ce qui concerne les M1/1. Cependant, le faible nombre de spécimens ne livre aucune information sur une éventuelle évolution de la taille de cette espèce durant l'intervalle de temps compris entre les niveaux MP 28 à MN 0.

L'étude morphologique, qui autorise également un regroupement de ces populations dans le même taxon, conduit à identifier quelques tendances évolutives qui devrait permettre une utilisation biochronologique si le genre *Melissiodon* n'était pas le plus souvent très mal représenté ou rare dans les gisements.

En décrivant une mandibule (PFR 4800 Coll.USTL) en provenance de Pech du Fraysse et en la comparant avec l'holotype de *Melissiodon quercyi* (Schaub, 1925; n° QT 989, pl.IV, fig.11) provenant des anciennes collection du Quercy, donc de provenance indéfinie, M. Vianey-Liaud (1972, p. 33) attribuait le matériel de Pech du Fraysse à cette espèce et ce faisant lui donnait un âge.

Les fouilles modernes dans le Quercy ont fourni un matériel, toujours peu abondant, mais qui permet d'avoir une meilleure idée de la variabilité morphologique de cette espèce.

Sur la M/1 de la mandibule n° 4800 de Pech du Fraysse les tubercules antérieurs sont déjà nettement individualisés mais encore beaucoup moins séparés que chez *M. dominans* ou même *M.* aff. *quercyi* de Coderet (M. Vianey-Liaud, 1972, p. 35). Toutefois ce caractère apparaît variable puisqu'une M/1 du nouveau matériel de Pech du Fraysse est de forme assez rectangulaire, le bord antérieur étant rectiligne et le trigonide à peine retréci. Les tubercules antérieurs sont déjà bien séparés et le tubercule labial du prélobe, relié au tubercule cingulaire, envoie une petite crête en direction du métaconide.

Par contre le développement plus faible du bras postérieur de l'entoconide (caractère qui s'observe sur toutes les M/1 de Pech du Fraysse) traduirait par rapport au matériel de Coderet ou même de La Milloque un grade évolutif plus primitif (M. Brunet, 1979, p. 699).

Le faible développement des tubercules du prélobe et du tubercule cingulaire ainsi que l'absence de crête postéro-interne de l'entoconide à la M/1 de Pech Desse, niveau un peu inférieur à celui de Pech du Fraysse, corroborerait ces tendances évolutives.

Une autre tendance serait le déplacement de l'insertion du mésolophide vers l'avant du mésoconide. Plusieurs dents de Pech du Fraysse montrent une insertion sur le mésoconide, elle est antérieure sur les autres, comme d'ailleurs sur la dent de Pech Desse. L'insertion antérieure est ensuite observée seule, dans tous les gisements postérieurs de La Milloque, Venelles et Coderet.

Par contre, dans la région du mésoconide, la réduction de la cellule formée entre les crêtes médiane antérieure et postérieure par leur jonction avant le bord interne de la dent est un caractère déjà observable chez la plupart des M/1 de Pech du Fraysse. Ce caractère apparaît donc avant le niveau de Coderet contrairement à l'opinion de M. Hugueney (1969, p. 71). A Pech Desse la jonction se fait au bord interne de la M/1 comme chez l'espèce plus ancienne *M. schaubi*.

Pour les M/2 et M/3, les principales différences relevées par M. Vianey-Liaud (1972, p. 35) entre la pièce USTL 4800 et l'holotype sont l'absence de mésolophide (présent sur l'holotype) à la M/3 et la figure très particulière, en forme de huit, de la région du mésolophide sur la M/2 de Pech du Fraysse (1972, p. 34, fig.11).

L'observation du nouveau matériel de Pech du Fraysse (Figure 12) montre que ce

dernier caractère n'est pas constant dans la population et appartient donc au domaine de la variabilité de cette espèce. L'insertion du mésolophide sur le mésoconide réalisée sur la M/2 de l'holotype s'observe sur deux autres dents de Pech du Fraysse. Sur celles-ci le mésolophide rejoint la crête médiane antérieure bien avant sa jonction avec le bras antérieur de l'entoconide. La même construction se retrouve à La Milloque (Brunet, 1979, fig. 4 b) et à Coderet (Hugueney, 1969, p. 69, fig. 46) cependant, dans ces deux derniers gisements une insertion plus antérieure du mésolophide se manifeste.

Ce déplacement de l'insertion du mésolophide pourrait représenter une tendance évolutive homologue de celle observée sur la M/1.

Le développement des crêtes du métaconide est variable; la M/2 de Pech Desse montre un métaconide nettement quadricosté, structure non réalisée sur la dent de Coderet.

Aucune des sept M/3 de Pech du Fraysse, ni celle de Pech Desse, ne montrent de mésolophide. Il en est de même à La Milloque et à Coderet. La présence de cette crête sur l'holotype a été considérée comme un caractère aberrant, sans signification évolutive, par Hrubesch (1957, p. 61).

La liaison de la crête médiane postérieure avec le bras antérieur de l'entoconide, présente sur la M/3 de Pech Desse est un caractère primitif. Présent chez *M. schaubi*, *M. schalki* et *M. chatticus,* ce caractère ne s'observe plus chez *M. quercyi* de Pech du Fraysse et des gisements postérieurs. Le bras antérieur de l'entoconide absent ou très court chez *M. schaubi* rejoint toujours la crête médiane postérieure chez *M. quercyi.*

Quelques molaires supérieures, longtemps méconnues dans les Phosphorites du Quercy, n'ont jamais fait l'objet d'une description.

Etaient décrites quelques dents isolées (1 M1/ et 1 M2/, Musée de Bâle) en provenance de Rickenbach (Schaub, 1925, 1933), 3 M3/ de Verneuil (Allier) et un fragment de maxillaire portant M1-3/ (UM 6814, Musée de Bâle) de Wolfwyl-Kennisbännli (Suisse) in Stehlin et Schaub (1951, fig. 270) attribué avec doute à cette espèce par Hrubesch (1957, p. 17, fig. 111) en raison de l'impossibilité de comparer cette pièce avec les dents supérieures du Quercy.

Les M1/ de Pech du Fraysse (Figure 12) ont une morphologie comparable à la pièce de Wolfwyl-Kennisbännli, la M1/ de ce dernier gisement apparaissant toutefois un peu plus primitive en raison de la moindre réduction du bras antérieur de la crête mésostylaire.

A Pech Desse les deux M1/ paraissent très proches du gisement plus récent de Pech du Fraysse, la présence d'ébauches de crêtes issues du bras antérieur du protocône en direction du paracône et du tubercule antéro-labial du prélobe leur confère même un cachet plus évolué.

Les M1/ de La Milloque apparaissent plus progressives, en effet, le tubercule vestibulaire fait fortement saillie sur le bord labial, la crête issue du bras antérieur du protocône (seulement ébauchée à Pech Desse) atteint le paracône et la division de la racine linguale, encore en cours dans les deux gisements quercynois, est achevée à La Milloque. Ce caractère étant également réalisé à Venelles et à Coderet.

La M1/ de ce dernier gisement, figurée par M. Hugueney (19869, p. 69, fig.42)

montre un caractère plus évolué par la présence de plus nombreuses crêtes dans le prélobe.

La M2/ de Rickenbach montre un paracône tricosté. Il s'agit d'un caractère primitif qui s'observe également à Pech du Fraysse où une dent montre cependant l'ébauche d'une quatrième crête. A Venelles, La Milloque et Coderet les M2/ observées montrent un paracône quadricosté. La jonction de la quatrième crête du paracône avec le bras antérieur de la crête mésostylaire qui s'observe sur l'une des deux M2/ de La Milloque (Brunet, 1979) n'est pas réalisée sur l'unique spécimen de Venelles. Par contre ce dernier montre l'ébauche de la formation d'une petite cellule en arrière du mésocône qui paraît se généraliser à Coderet (Hugueney, 1969, p. 69).

A la M3/ le paracône, tricosté sur l'unique spécimen de La Milloque, est quadricosté à Coderet mais également sur les échantillons de Pech Desse avec un développement variable de la crête postéro-interne de ce tubercule.

Avant de faire un bilan des tendances de l'évolution morphologique qui semblent se manifester chez cette espèce au cours de la période MP 28 - MN 0, on doit souligner l'indigence du matériel sur lequel reposent les comparaisons. De ce fait la variabilité des populations étudiées nous est pratiquement inconnue. Toutefois il semble qu'un certain nombre de modifications se produisent qui paraissent pouvoir être prises en compte:

M1/:

- dédoublement progressif de la racine linguale,
- développement des tubercules du prélobe,
- formation de crêtes accessoires au niveau du bras antérieur du protocône,
- disparition du bras antérieur du mésolophe.

M2/:

- le paracône tricosté devient quadricosté,
- division de la cellule centrale en arrière du mésocône.

M/1:

- séparation des tubercules du prélobe,
- insertion du mésolophide devenant plus antérieure,

M/2:

- insertion de plus en plus antérieure du mésolophide.

M/3:

- régression de la crête médiane postérieure.

On peut alors tenter de situer chronologiquement les dents de Venelles par rapport à La Milloque et Coderet. La M/1 montre des tubercules antérieurs peu séparés et une insertion antérieure du mésolophide. L'information est ambigüe: la même dent présente un caractère évolué et un caractère primitif. La M1/ présente une racine linguale dédoublée ce qui la place au moins au niveau de La Milloque. La M2/ montre une

ébauche de division de la cellule centrale absente à La Milloque mais réalisée sur les trois dents de Coderet. Par ce caractère Venelles serait proche de Coderet.

B) - Eomyidae

1 - Hypsodontie

Parmi les Eomyidae de l'Oligocène, certains sont définis par leur brachyodontie (*Pseudotheridomys*, plusieurs espèces d'*Eomys*), ou une certaine hypsodontie (*Eomys huerzeleri* ENGESSER, 1982, *Rhodanomys*, par exemple *Rhodanomys transiens* HUGUENEY, 1969).

La nécessité d'une véritable quantification de l'hypsodontie a conduit à aborder ce problème chez les *Eomyidae* de l'Oligocène (Comte et Vianey-Liaud, 1989) pour la période comprise entre les niveaux repères MP 23 et MP 28. Les données obtenues sont reprises dans ce travail et complétées par celles résultant de l'étude des formes, généralement réputées plus hypsodontes, de la période MP 29 - MN 1.

Comme cela avait été fait pour les populations de la période MP 23 - MP 28, nous avons mesuré les couronnes des M1-2/ des espèces étudiées, parce que ce sont généralement les dents les plus hautes. La hauteur totale de la couronne a été mesurée (Figure 40) au niveau du sinus; on a également pris la hauteur du sinus seul (Hs) et la hauteur au dessous du sinus (Hi).

Nous avons constaté que chez *Rhodanomys transiens* comme chez les *Eomys* (Comte et Vianey-Liaud, 1989) le schéma occlusal montre une faible variation avec le degré d'usure, mesuré par la hauteur du sinus (Figure 40, b-g), et donc également renoncé à utiliser les paramètres morphologiques d'analyse de surface de Schmidt-Kittler (1984-1985).

La variation des paramètres mesurés (Tableaux 56 et 57 en annexe) a été estimée par le coefficient de variation $V = 100\sigma / x$ pour les différentes populations étudiées: Hi est dans tous les cas assez peu variable en regard de la forte variation de Hs.

La comparaison des moyennes des Hi des différentes populations étudiées par le test de Student (Tableau 58 en annexe) montre que *Eomys antiquus* et *Eomys zitteli* se distinguent par leur Hi un peu plus faible, les autres espèces telles *Eomys major* ou *Eomys quercyi* ayant, dans la plupart des cas, des Hi comparables à celles des *Rhodanomys* ultérieurs.

Nous montrons qu'il n'existe, comme chez les *Eomys* (Comte & Vianey-Liaud, 1989), aucune corrélation entre Hi et Hs (Figures 41 et 42) chez différentes populations de *Rhodanomys* et chez *Ritteneria molinae* de Caunelles. Ce résultat indique que l'usure n'est pas compensée par une croissance de la couronne au dessous du sinus après l'éruption dentaire.

Le taux d'hypsodontie est généralement défini par le rapport Hauteur / Longueur. La longueur étant utilisée comme diviseur pour minimiser le facteur augmentation de taille lorsqu'on compare des populations de niveaux chronologiques différents.

Une autre quantification de l'hypsodontie, applicable aux rongeurs moyennement hypsodontes (Vianey-Liaud, 1985), est fournie par le coefficient d'hypsodontie CHY

donné par la relation: CHY = H + largeur / 0,5 Longueur. La variation de ce coefficient dans chacune des populations prises en compte (Tableaux 56 et 57 en annexe), est "normale" au sens de Simpson c'est à dire que le coefficient de variation est compris entre 4 et 10, et donc du même ordre que la variation observée pour la longueur ou la largeur des dents.

La comparaison des CHY moyens à l'aide du test de Student (Tableaux 60 et 61 en annexe) permet de répartir les Eomyidés étudiés en trois groupes:

- celui d'*Eomys antiquus* dont l'hypsodontie, mesurée par CHY, est faible,

- les formes appartenant à la lignée de *Rhodanomys transiens* d'hypsodontie comparable à celle d'*E. antiquus* (l'espèce de Thézels étant toutefois significativement plus hypsodonte),

- un ensemble de formes plus hypsodontes regroupant les *Eomys* de la période voisine du niveau MP 28 de l'Oligocène supérieur (*E. zitteli, E. major, E. quercyi*) ainsi que *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque.

Au sein de la population de Venelles la séparation des M1/ des M2/ permet de montrer que, comme chez *Eomys major* de Pech Desse (Comte et Vianey-Liaud, 1989), la M2/ (sur la base de H/L et CHY) serait plus hypsodonte que la M1/ (Tableau 57 en annexe). L'analyse de la hauteur brute de la couronne, sans introduction du coefficient compensateur de taille donne, comme à Pech Desse, des résultats un peu différents. Il s'agit ici de Hi (hauteur sous le sinus), afin de ne pas tenir compte de l'usure. Dans ce cas, c'est la M1/ qui montre une couronne un peu plus haute sous le sinus (Hi.M1/ > Hi.M2/). A Thézels seul le coefficient CHY est supérieur aux M2/.

Finalement il faut souligner que l'hypsodontie (sans poursuite de la croissance de la couronne après l'éruption dentaire) dont il est question ici est finalement toute relative (Figure 43) avec un CHY moyen qui varie entre 3.53 (Montalban, niveau MP 23, Stampien) et 3.91 (Nouvelle Faculté de Médecine, Aquitanien) et un H/L moyen, qui varie seulement entre 0.66 et 0.79 . En effet, pendant la même période, le rapport H/L des *Issiodoromyinae* varie (Vianey-Liaud 1976) de façon beaucoup plus importante: entre 0.92 et 2.00 (selon les stades d'usure) pour *Elfomys medius* de Montalban et entre 1.06 et 2.23 chez *Issiodoromys bransatensis* de Coderet.

On constate toutefois une hypsodontie un peu plus forte des Eomyidae des gisements de Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal (MP 28). Elle pourrait être mise en relation avec l'aridité suppposée de la région du Quercy au cours de cette période (Legendre, 1987; p. 305).

Rhodanomys aff. *hugueneyae* de La Milloque n'est pas, quant-à lui, significativement plus hypsodonte que *Eomys antiquus* de Montalban (Tableau 60 en annexe).

La constatation du fait que Hi est relativement peu variable et que Hi moyen est la plupart du temps comparable entre les différentes populations (Tableau 58 en annexe) et que d'autre part Hs et Hs moyen sont beaucoup plus variables nous a conduit a essayer de caractériser les populations étudiées par le rapport Hs/Hi.

Ce rapport qui mesure la hauteur moyenne du sinus par rapport à la hauteur

moyenne de la partie inférieure de la couronne a été appelé taux d'abrasion.

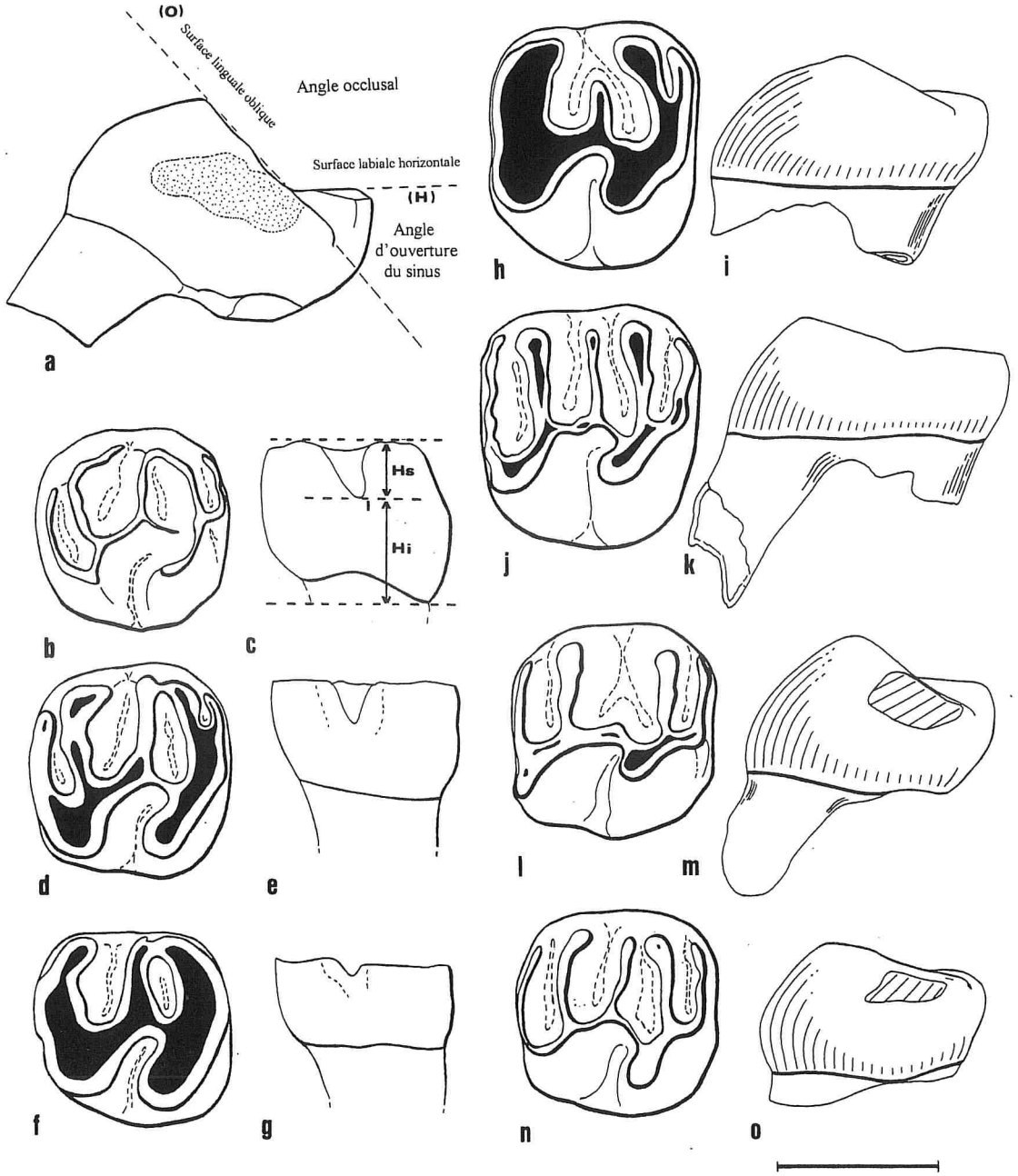


Figure 40.— a: vue latérale, en vue antérieure d'une M1/ (*Eomys gigas*, Pech du Fraysse, PFY 1416) montrant l'angle occlusal entre le plan oblique lingual (O) et le plan horizontal labial (H) de la surface de la dent et l'angle d'ouverture du sinus antérieur. a-g: M1-2/ de *Rhodanomys transiens* de Paulhiac en vue occlusale et vue interne montrant l'effet de l'usure sur la surface occlusale. b-c: M1-2/ gauche inversée, PHM 3570, coll.UM2; d-e: M1-2/ droite, PHM 3563, coll UM2, f-g: M1-2/ droite, PHM 3568, coll UM2; h-o: vue occlusale et latérale montrant la relative indépendance de l'ouverture de l'angle occlusal par rapport au degré d'usure chez des M1-2/ de *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque (h-i: LM 763, j-k: LM 762) et *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de la même localité (l-m: LM 865; n-o: LM 860). Echelle 1 mm.

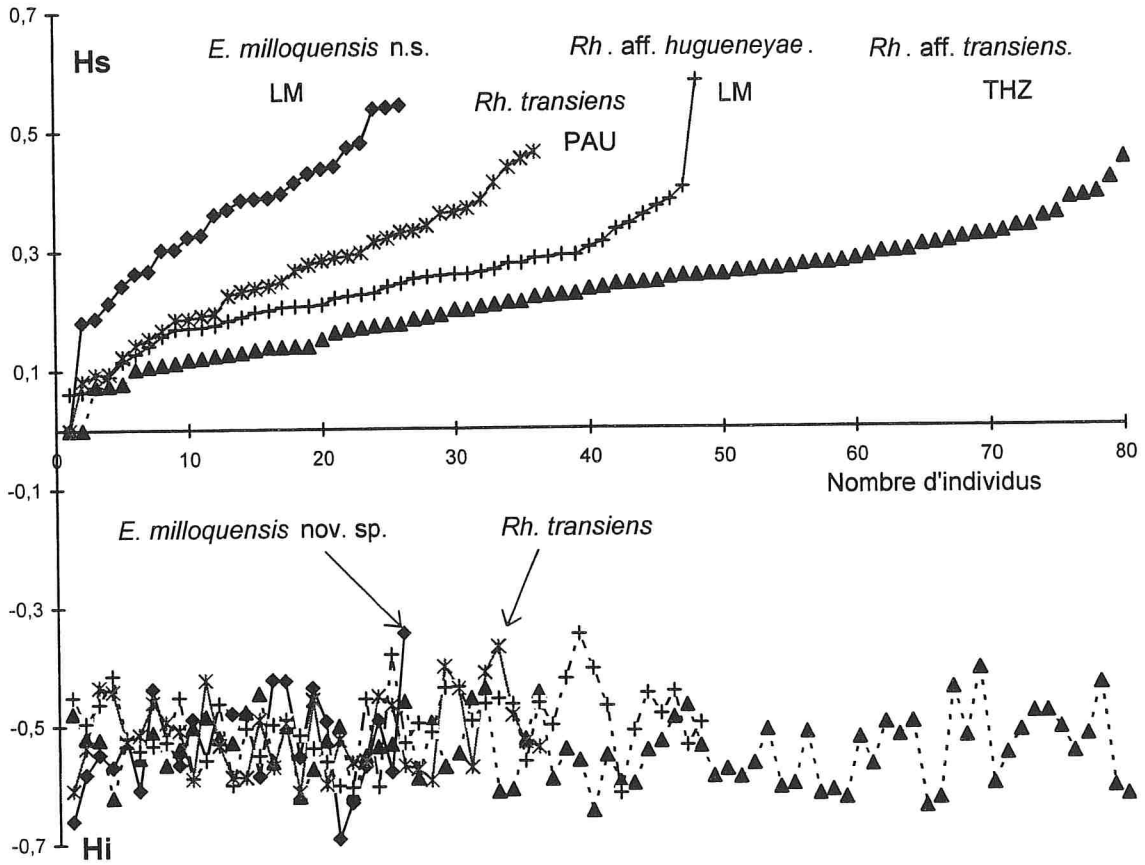


Figure 41.— Représentation des effets de la croissance et de l'usure sur la hauteur de la couronne au dessus (Hs) et au dessous (Hi) du sinus pour les M1-2/ de quatre populations d'Eomyidae (LM = La Milloque, THZ = Thézels, PAU = Paulhiac). Les individus étant rangés par usure décroissante (Hs croissant) on ne constate aucune variation corrélative de Hi : la croissance ne se poursuit pas vers la base de la couronne.

Le coefficient de corrélation de Hs/Hi avec L et l (Longueur et largeur dentaires) est très faible: Hs/Hi, qui mesure le degré d'usure, est donc un paramètre indépendant des dimensions dentaires de la population considérée.

La comparaison des rapports Hs/Hi moyens (Tableau 59 en annexe) montre que ce paramètre permet des regroupements de formes qui s'accordent avec ceux fournis par les autres caractères dentaires:

- pour *Eomys zitteli* de Pech Desse et Pech du Fraysse le rapport Hs/Hi est comparable et se distingue nettement de celui *d'Eomys major* ainsi que de celui des formes de la lignée de *Rhodanomys hugueneyae-Rhodanomys transiens*,

- *Eomys antiquus* possède un rapport Hs/Hi significativement différent de celui des autres *Eomys* mais comparable à ceux de la lignée *Rhodanomys hugueneyae - transiens* (excepté *Rhodanomys aff. transiens* de Thézels qui se distingue par un Hs/Hi un peu plus faible que celui de ses congénères),

- le groupe *Eomys zitteli, Eomys major-Eomys quercyi* se sépare nettement des

Rhodanomys de la lignée *transiens*,

- *Eomys quercyi* et *Eomys milloquensis* montrent un Hs/Hi comparable et s'isolent des autres formes, excepté de *Eomys zitteli* de Pech Desse (qui possède dans un niveau plus ancien un Hs et un Hi comparables) ce que l'on peut considérer comme un événement aléatoire.

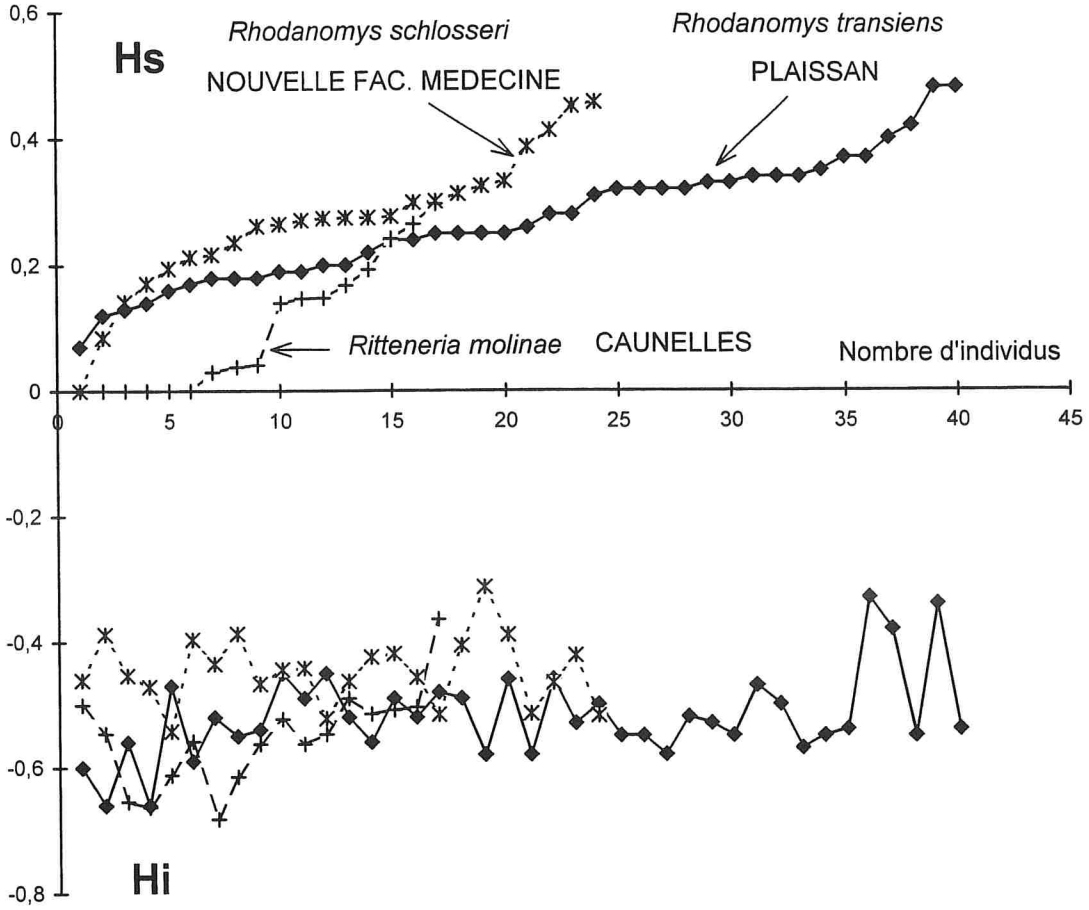


Figure 42.— Représentation des effets de la croissance et de l'usure sur la hauteur de la couronne au dessus (Hs) et au dessous (Hi) du sinus pour les M1-2/ de trois populations d'Eomyidae miocènes. Les individus étant rangés par usure décroissante (Hs croissant) on ne constate aucune variation corrélative de Hi : la croissance ne se poursuit pas vers la base de la couronne.

En portant dans un graphique (Figure 44) les différents rapports Hs/Hi en fonction de la taille des espèces exprimée par la longueur des dents L, nous constatons qu'en accord avec les hypothèses phylogéniques établies par ailleurs, *Eomys major* et *Eomys gigas* sont regroupés, de même que les formes de la lignée *Rhodanomys hugueneyae - transiens* et se séparent d'*Eomys zitteli* de Pech Desse et Pech du Fraysse ainsi que d'*Eomys antiquus*.

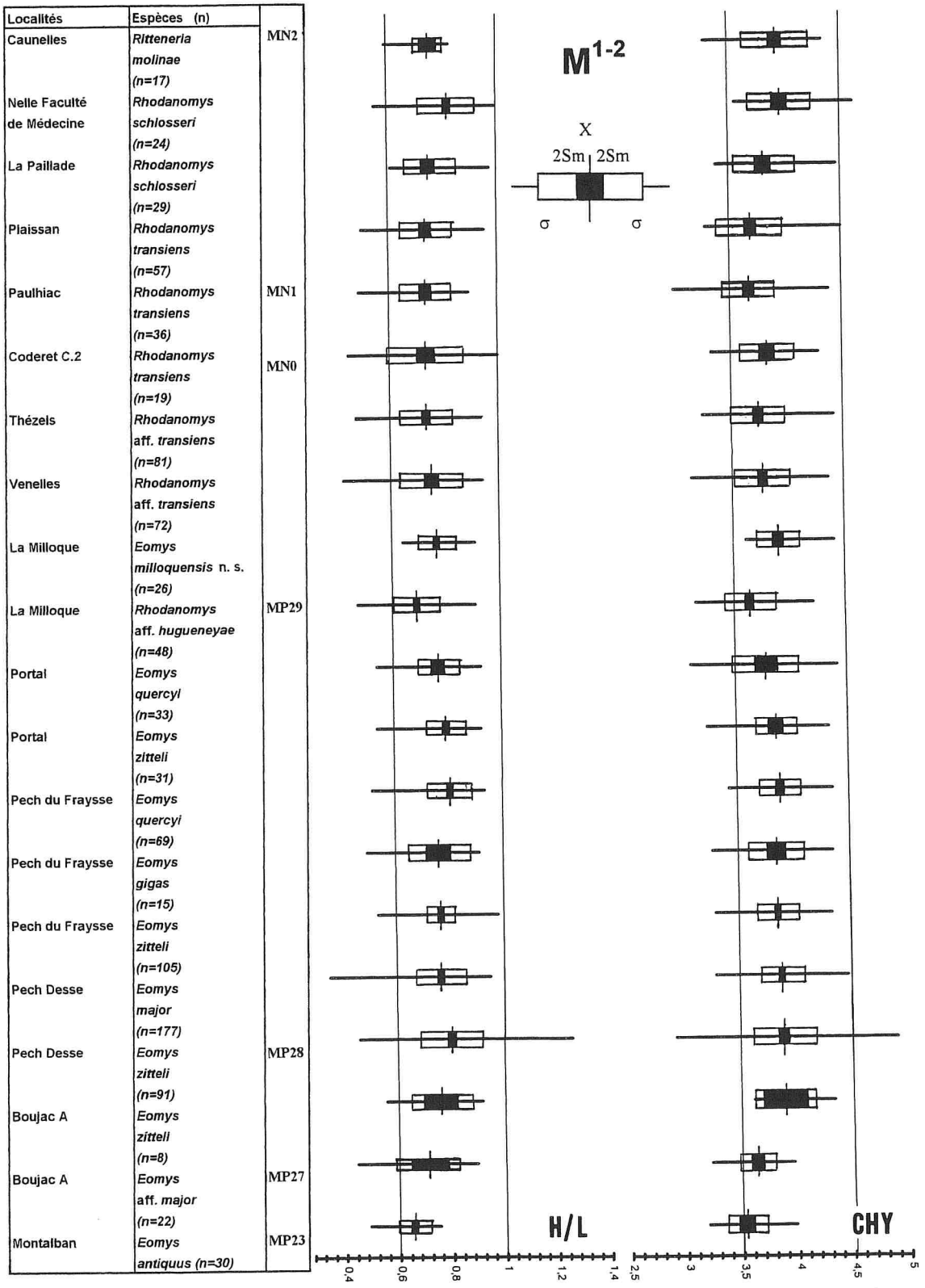


Figure 43.— Variation du degré d'hypsodontie, estimé par H/L et CHY, de diverses populations d'Eomyidae au cours de la période comprise entre les niveaux MP23 (Montalban) et MN2a (Caunelles). Les valeurs correspondantes de L/H et CHY sont fournies par les tableaux en annexe.

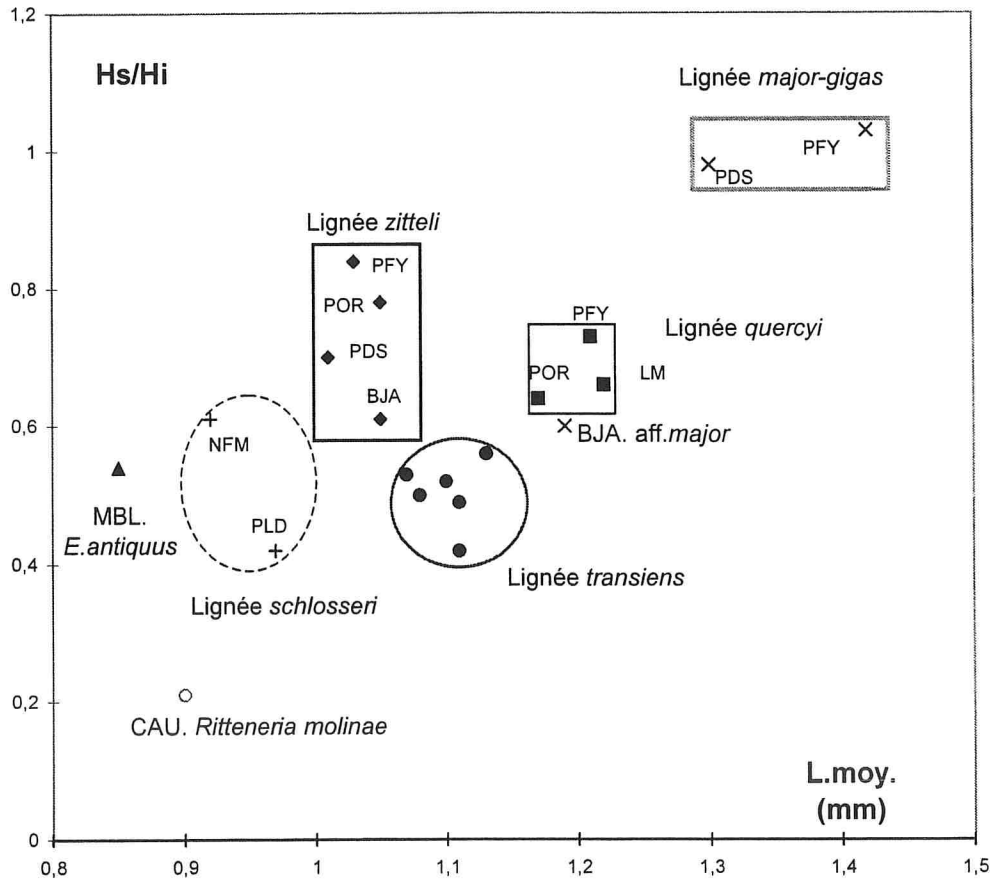


Figure 44.— Diagramme de répartition des valeurs moyennes du rapport Hs/Hi des M1-2/ de diverses populations d'Eomyidae en fonction de la longueur moyenne de ces dents. Il montre un regroupement des populations référées par ailleurs à différentes lignées évolutives par leurs caractères morphométriques. *E.* aff. *major* de Boujac A (BJA), ancêtre supposé de la lignée *E. major - E. gigas*, apparaît encore très proche de la lignée de *E. zitteli* (Comte & Vianey-Liaud, 1989). La position des points relatifs à *Rhodanomys schlosseri* peut s'expliquer par une simple diminution de taille par rapport à la lignée de *Rhodanomys transiens*. Le point correspondant à *Ritteneria molinae* de Caunelles (CAU) apparaît isolé.

MBL: Montalban; PDS: Pech Desse; PFY: Pech du Fraysse; POR: Portal; LM: La Milloque, PLD: La Paillade; NFM: Nouvelle Faculté de Médecine.

Le regroupement de *Eomys milloquensis* nov. sp. et *Eomys quercyi,* séparés du groupe *Eomys zitteli,* constitue un argument pour étayer une filiation entre *Eomys quercyi* du Quercy et *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque.

Nous avons voulu tester la validité de cette méthode en calculant les rapports Hs/Hi d'autres populations:

-*Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles (MN 0),

-*Eomys quercyi* et *Eomys zitteli* de Portal (MP 28),

-*Eomys* aff. *zitteli* et *Eomys* aff. *major* de Boujac (MP 27).

Les regroupements attendus sont observés (Figure 44) excepté pour *Eomys* aff.

major de Boujac (MP 27) qui se positionne a proximité de *Eomys zitelli* et non avec le groupe *Eomys major-gigas*. Ce résultat est en accord avec la position de cette population à la base de la lignée de *E. major* supposée issue de *E. zitteli* (Comte et Vianey-Liaud 1989).

L'application de cette méthode à deux populations aquitaniennes attribuées à *Rhodanomys schlosseri* (La Paillade; Aguilar, 1974 et Nouvelle Faculté de Médecine; Aguilar, 1977) les sépare de la lignée *transiens* du fait de dimensions dentaires brutalement plus faibles. De même avec un Hs moyen très faible, *Ritteneria molinae* du gisement un peu plus récent de Caunelles, apparaît isolé.

En raison de la filiation supposée *Rhodanomys transiens - schlosseri - Ritteneria* on pouvait s'attendre à un net regroupement de ces espèces, compte tenu de celui, très marqué, observé pour les populations attribuées à *Rhodanomys transiens*.

Tel n'est pas le cas, ce qui pourrait constituer un argument pour reconsidérer l'origine des lignées d'*Eomyidae* (*Rhodanomys schlosseri, Ritteneria*) du Miocène inférieur.

De même, la nette séparation des *Eomys* et du groupe *Rhodanomys hugueneyae-transiens,* repose le problème de l'origine des *Rhodanomys*. L'étude de la table d'usure abordée ci-après nous apporte quelques éléments de réponse.

2 - Table d'usure

Le problème de l'origine du genre *Rhodanomys* a été plusieurs fois évoqué (M. Hugueney 1969, B. Engesser 1987, Comte et Vianey-Liaud 1987-1989). A la suite de Hugueney (1969, p. 76) on oppose le genre *Rhodanomys*, lophodonte à table d'usure plane, au genre *Eomys,* bunodonte, dont les tubercules internes dominent nettement les externes même après usure.

De plus l'hypsodontie aurait été responsable de la disparition rapide, par usure, des structures dentaires aux molaires inférieures (Hugueney, 1669 p. 81) et supérieures (p. 83) chez *Rhodanomys* tandis que *Eomys* (considéré comme non hypsodonte) conserve cinq anticlinaux.

Les caractères de la morphologie dentaire restant malgré tout assez proches entre les deux genres, une filiation entre le genre le plus ancien (*Eomys*) et le plus récent (*Rhodanomys*) est considérée comme très vraisemblable par de nombreux auteurs

La bonne représentation des Eomyidae dans la période comprise entre MP 28 et MN 1 au cours de laquelle apparaît le genre *Rhodanomys,* nous a semblée propice à tenter de mettre en évidence une évolution de la table d'usure et des anticlinaux bordiers de la couronne.

Nous nous sommes limités à l'étude des M1 et M2 supérieures. L'angle fait entre les deux plans d'usure occlusaux (interne oblique et externe horizontal), ou angle occlusal, a été mesuré la dent étant observée par la face antérieure (Figure 40 a). Au cours de la même observation a été mesuré l'angle d'ouverture du synclinal antérieur par rapport au plan occlusal externe. L'observation des dents par la face postérieure a fourni l'angle d'ouverture du synclinal IV.

La mesure de l'angle occlusal (Tableau 13) révèle d'abord que la table d'usure des *Rhodanomys* étudiés (lignée *transiens*) est très rarement véritablement plane (6% des dents à Paulhiac) (Tableau 12).

Gisement / espèce	Synclinal I non visible en vue antérieure	Synclinal IV non visible en vue postérieure: absent ou usé	Synclinal IV non visible en vue postérieure: fermé	Table d'usure plane (Angle occlusal = 180°)	Plan occlusal interne dominant. (Angle occlusal inférieur ou égal à 160°)	Plan occlusal interne peu ou à peine dominant. (Angle occlusal supérieur à 160°)
PECH DESSE	0 -**0**- 4	0 -**0**- 4	0 -**0**- 4	0 -**0**- 4	83-**91**-96	4 -**9**-17
Eomys major	0/82	0/82	0/82	0/82	75/82	7/82
PECH DU FRAYSSE	0 -**0**- 9	0 -**3**-13	0 -**0**- 9	0 -**0**- 9	76-**90**-97	3 -**10**-24
Eomys zitteli	0/40	1/40	0/40	0/40	36/40	4/40
PECH DU FRAYSSE	0 -**0**-28	0 -**0**-28	0 -**0**-28	0 -**0**-28	72-**100**-100	0 -**0**-28
Eomys gigas	0/11	0/11	0/11	0/11	11/11	0/11
PECH DU FRAYSSE	0 -**0**- 6	1 -**5**-14	0 -**0**- 6	0 -**0**- 6	65-**78**-87	13-**22**-35
Eomys quercyi	0/58	3/58	0/58	0/58	45/58	13/58
PORTAL	0 -**0**-12	0 -**3**-17	0 -**0**-12	0 -**0**-12	73-**90**-98	2 -**10**-27
Eomys zitteli	0/30	1/30	0/30	0/30	27/30	3/30
PORTAL	0 -**0**- 9	0 -**3**-14	0 -**0**-14	0 -**0**-14	78-**92**-98	2 -**8**-22
Eomys quercyi.	0/37	1/37	0/37	0/37	34/37	3/37
LA MILLOQUE	1 -**10**-30	1 -**10**-32	0 -**0**-17	0 -**0**-16	22-**43**-66	34-**57**-78
***E. milloquensis* n.s.**	2/21	2/20	0/20	0/21	9/21	12/21
LA MILLOQUE	9 -**19**-33	8 -**17**-31	2 -**9**-20	0 -**0**- 8	5 -**13**-23	77-**87**-95
Rh.* aff. *hugueneyae	9/47	8/47	4/47	0/47	6/47	41/47
VENELLES	13-**22**-35	2 -**7**-17	33-**47**-60	0 -**2**- 9	0 -**2**- 9	91-**97**-100
***Rh.* aff. *transiens*.**	13/58	4/58	27/58	1/58	1/58	56/58
THEZELS	21-**33**-46	12-**21**-34	16-**26**-39	0 -**0**- 6	2 -**7**-16	84-**93**-98
***Rh.* aff. *transiens*.**	20/61	13/61	16/61	0/61	4/61	57/61
CODERET C2	49-**73**-91	13-**32**-56	25-**47**-70	0 -**0**-18	0 -**5**-26	74-**95**-100
Rh. transiens	14/19	6/19	9/19	0/19	1/19	18/19
PAULHIAC	26-**42**-59	33-**50**-67	6 -**17**-33	1 -**6**-19	1 -**6**-19	74-**89**-97
Rh. transiens.	15/36	18/36	6/36	2/36	2/36	32/36

Tableau 12.— Mesure de la variation de quelques caractères de la surface de la couronne des M1-2/ chez divers Eomyidae au cours de la période allant du niveau MP 28 de l'Oligocène à la zone MN 1 du Miocène inférieur. La fréquence des observations est fournie en petits caractères en bas et à gauche de chaque case. Le chiffre en caractères gras est le pourcentage correspondant encadré par les limites de son intervalle de confiance.

D'autre part les formes référées à *Rhodanomys transiens* des niveaux MN 0 à MN 1 (Tableaux 12 et 13) montrent toutes un angle occlusal très proche de 169° ± 2° et, excepté une dent de Paulhiac, cet angle est toujours supérieur à 160°.

Ces caractères définissent pour nous le type *Rhodanomys* à tubercules peu ou à peine dominants.

Les deux espèces d'*Eomys* de Portal (MP 28) *Eomys zitteli* et *Eomys quercyi*, bien distinguées par leurs M1-2/ (Comte et Vianey-Liaud, 1989), montrent des angles occlusaux non significativement différents (Tableau 14), nettement plus faibles, voisins de 150° (Tableau 13).

Des deux formes présentes dans le gisement de La Milloque (MP 29), l'une avec un angle occlusal moyen de 166° et seulement 5 spécimens ayant un angle inférieur à 160° est bien référable au genre *Rhodanomys* mais en représente, pour ce caractère (Tableaux 12, 13 et 14), une espèce significativement plus primitive que *Rhodanomys transiens*: il s'agit de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae.*

L'autre forme de La Milloque, *Eomys milloquensis* nov. sp. qui, par ses dimensions et divers caractères morphologiques, semble être une forme issue d'*Eomys quercyi,* possède un angle occlusal de 162° intermédiaire entre le type *Rhodanomys* et

le type *Eomys*.

Espèce	n	Angle occlusal				Angle d'ouverture du sinus I			
		min.	moy.	max.	Ecart- type	min.	moy.	max.	Ecart-type
PECH DESSE *Eomys major*	82	134	**150,6**	175	7,8337	11	**26,4**	50	7,4916
PECH DU FRAYSSE *Eomys zitteli*	40	140	**152,6**	167	6,4257	9	**24,9**	39	7,5921
PECH DU FRAYSSE *Eomys gigas*	11	134	**148,5**	160	6,9199	27	**34,7**	46	5,2759
PECH DU FRAYSSE *Eomys quercyi*	58	130	**154,6**	175	8,7949	6	**26,3**	47	8,4666
PORTAL *Eomys zitteli*	30	131	**150,7**	170	8,7076	8	**27,4**	40	7,8469
PORTAL *Eomys quercyi*	37	137	**152,1**	168	6,7301	6	**24,8**	50	9,4578
LA MILLOQUE *E. milloquensis* nov.sp.	21	136	**161,8**	174	9,7474	0	**21,1**	81	16,9056
LA MILLOQUE *Rh.* aff. *hugueneyae*	47	145	**166,1**	175	5,9070	0	**12**	35	9,9502
VENELLES SUP. *Rh.* aff. *transiens*	58	160	**171,4**	180	4,5555	0	**13,7**	51	11,3657
THEZELS *Rh.* aff. *transiens*	61	159	**169,5**	178	4,6399	0	**9,84**	35	9,3584
CODERET C2. *Rh. transiens*	19	160	**167,3**	175	4,363	0	**5,26**	32	10,1039
PAULHIAC *Rh. transiens*	36	150	**170,7**	180	5,7233	0	**9,43**	33	10,3241

Tableau 13.— Variation des mesures de l'angle occlusal et du degré d'ouverture du sinus I de la couronne des M1-2/ chez diverses populations d'Eomyidae (genres *Eomys* et *Rhodanomys* = *Rh.*) au cours de la période MP 28 - MN 1. Les mesures sont fournies en degrés d'arc.

Population 1	ddl	Population 2	valeur de t	signification	seuil de sécurité
PORTAL. *E. zitteli*	65	PORTAL. *E. quercyi*	0,72	négative	
LM. *E. milloquensis* n.s.	56	PORTAL. *E.quercyi*	4,33	**positive**	99%
PORTAL. *E. aff. quercyi*	82	LM. *Rh. aff. hugueneyae*	9,98	**positive**	99%
LM. *E. milloquensis* n.s.	66	LM. *Rh. aff. hugueneyae*	2,18	**positive**	95%
LM.*Rh.* aff. *hugueneyae*	106	THZ. *Rh.* aff. *transiens*	3,25	**positive**	99%
THZ.*Rh.* aff.*transiens*	95	PAU. *Rh. transiens*	1,07	négative	
THZ. *Rh.* aff *transiens*	78	COD.C2. *Rh. transiens*	1,80	négative	
COD.C2.*Rh. transiens*	53	PAU. *Rh. transiens*	2,21	**positive**	95%
THZ. *Rh*. aff. *transiens* **M1/**	59	THZ. *Rh*. aff. *transiens* **M2/**	2,10	**positive**	95%
VEN. *Rh*. aff. *transiens* **M1/**	56	VEN. *Rh*. aff. *transiens* **M2/**	1,79	négative	

Tableau 14.— Comparaison, à l'aide du test de Student, des moyennes des angles occlusaux des diverses populations étudiées. Sont également comparés les angles occlusaux des M1/ et M2/ des populations de Thézels et Venelles. (LM = La Milloque, THZ = Thézels, CO = Coderet, VEN = Venelles, PAU = Paulhiac).

Cet angle est significativement différent de celui de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* du même gisement de la Milloque. De même il diffère significativement de celui de *Eomys quercyi* de Portal (Tableau 14).

Deux populations ont permis de comparer (Tableaux 14 et 15) l'angle occlusal des M1/ et M2/ chez *Rhodanomys* aff. *transiens*: à Thézels la différence mesurée est peu significative (t = 2,1) tandis qu'elle est non significative à Venelles (t = 1,79).

Gisement/		Angle occlusal				Ouverture du sinus I (°)				Ouverture du sinus IV (°)				
Espèce	n	min.	moy.	max.	Ecart-type	min.	moy.	max.	Ecart-type	n	min.	moy.	max.	Ecart-type
VENELLES SUP. **M1/**	31	161	**168,3**	180	4,9474	0	**15,9**	38	8,6168	16	0	**11,9**	19	4,2052
VENELLES SUP **M2/**	30	160	**170,7**	179	3,9407	0	**11,6**	51	13,081	15	0	**10,7**	22	7,3997
THEZELS **M1/**	28	159	**170,3**	178	4,9717	0	**11,52**	25	7,2329	24	0	**16,1**	46	13,2769
THEZELS **M2/**	30	163	**172,4**	178	3,8771	0	**8,1**	35	10,8669	21	0	**10,0**	35	8,9176

Tableau 15.— Mesures de l'angle occlusal et du degré d'ouverture des sinus I et IV chez les M1/ et M2/ des populations de *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles et Thézels.

L'étude du synclinal antérieur aboutit à des résultats du même ordre. Toujours présent chez les *Eomys*, il disparaît progressivement chez les *Rhodanomys* au cours du temps (Tableaux 12 et 13; figure 45). Lorsqu'il est présent, l'angle entre l'ouverture du sinus et la surface occlusale externe (Figure 46) est en moyenne nettement plus faible que chez les *Eomys*. Ici encore *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque occupe une place intermédiaire.

Certaines dents des *Rhodanomys* de la période étudiée présentent la particularité de posséder un sinus IV clos. La fréquence variable de ce caractère semble être en rapport, il en sera question plus loin, avec une différenciation géographique.

Lorsque le postérosinus est ouvert, l'angle qu'il détermine avec la surface occlusale est nettement plus faible chez les *Rhodanomys* que chez les *Eomys* (Tableau 13) et paraît diminuer chez les formes de Coderet et Paulhiac.

Il y a donc, au cours du temps, ouverture progressive de l'angle occlusal et diminution parallèle de l'angle entre la surface occlusale labiale et les synclinaux I et IV (Tableau 16).

Gisement/		Angle occlusal				Ouverture du sinus I (°)				Ouverture du sinus IV (°)				
Espèce	n	min.	moy.	max.	Ecart- type	min.	moy.	max.	Ecart-type	n	min.	moy.	max.	Ecart-type
PORTAL *Eomys zitteli*	30	131	**150,7**	170	8,7076	8	**27,4**	40	7,8469	30	0	**33,3**	53	10,5114
PORTAL *Eomys quercyi*	37	137	**152,1**	168	6,7301	6	**24,8**	50	9,4578	37	0	**23,68**	50	10,4986
LA MILLOQUE *E.milloquensis* nov.sp.	21	136	**161,8**	174	9,7474	0	**21,1**	81	16,9056	21	0	**18,25**	28	8,0615
LA MILLOQUE *Rh*. aff. *hugueneyae*.	47	145	**166,1**	175	5,9070	0	**12**	35	9,9502	41	0	**13,4**	48	10,8741
VENELLES SUP. *Rh*. aff. *transiens*	58	160	**171,4**	180	4,5555	0	**13,7**	51	11,3657	31	0	**11,6**	22	5,6997
THEZELS *Rh*. aff. *transiens*	61	159	**169,5**	178	4,6399	0	**9,84**	35	9,3584	45	0	**13,27**	46	11,8517
CODERET C2. *Rh*. *transiens*	19	160	**167,3**	175	4,363	0	**5,26**	32	10,1039	9	0	**3,4**	11	4,8787
PAULHIAC *Rh. transiens*	36	150	**170,7**	180	5,7233	0	**9,43**	33	10,3241	30	0	**7,2**	35	10,018

Tableau 16.— Variation des mesures de l'angle occlusal et du degré d'ouverture des sinus I et IV de la couronne des M1-2/ supérieures de diverses populations d'Eomyidae (*Eomys*: *E.* et *Rhodanomys*: *Rh.*) au cours de la période MP 28-MN 1. Les mesures sont fournies en degrés d'arc.

Eomys milloquensis nov. sp. de La Milloque occupe au sein de cette gradation une position intermédiaire (Tableaux 12, 13 et 16, tableaux 54 et 55 en annexe, figures 46 et 49) entre les *Eomys* et les *Rhodanomys*, or il cohabite avec un *Rhodanomys* indiscutable: *Rhodanomys* aff. *hugueneyae.*

La lignée *Eomys quercyi* - *Eomys milloquensis* nov. sp. montrerait donc pendant la période MP 28- MP 29 une évolution parallèle à celle qui aurait conduit au genre *Rhodanomys.*

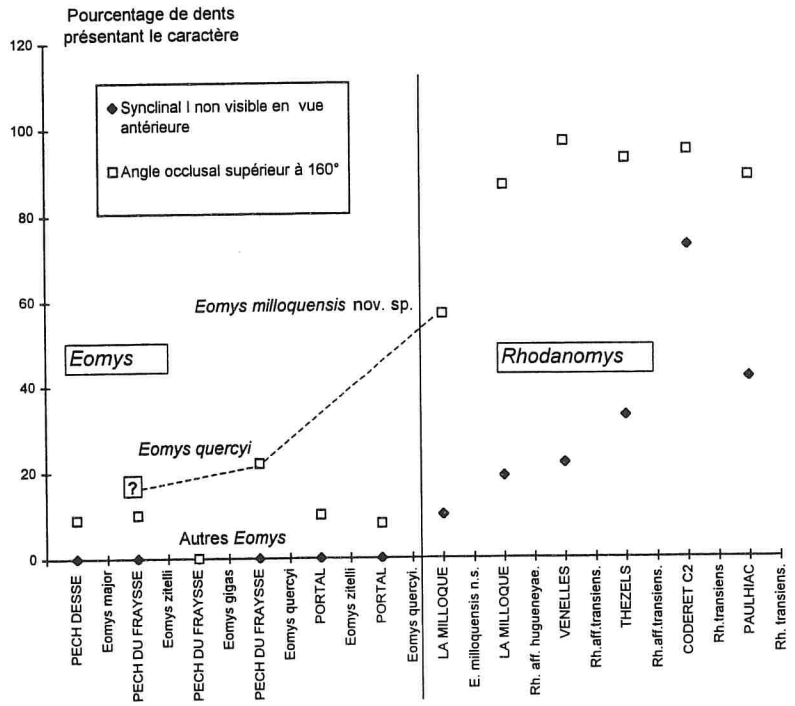


Figure 45.— Représentation graphique de l'évolution de la table d'usure (angle occlusal et ouverture du synclinal I) chez divers Eomyidae au cours de la période MP 28 - MN 1. Les populations prises en compte appartiennent à plusieurs lignées évolutives. L'évolution observable n'est donc pas celle d'une lignée mais traduit les tendances dans les modifications morphologiques qui affectent ces formes au cours de la période étudiée où apparaît (MP 29) le genre *Rhodanomys*. Une évolution convergente vers le « type *Rhodanomys* » semble se produire pour la lignée *Eomys quercyi* - *Eomys milloquensis* nov. sp. Les valeurs en ordonnées sont les pourcentages d'observation des caractères.

Ce fait argumente l'hypothèse d'une filiation entre le genre *Eomys* et le genre *Rhodanomys.* En effet *Eomys quercyi,* compte tenu de ses caractéristiques (simplification morphologique, proportions dentaires), donne l'image d'un ancêtre possible du genre *Rhodanomys* (Comte & Vianey-Liaud, 1989).

Une étude biométrique des mandibules de *Rhodanomys transiens* de Coderet couche 3, portant sur douze spécimens suffisamment complets, a été réalisée. Les mensurations prises sont celles qui avaient été codifiées (Comte & Vianey-Liaud, 1989, p. 69, Texte-figure 29) pour établir la comparaison des mandibules de diverses

populations d'*Eomys*. Les caractères mesurés ont été traités par la méthode de l'analyse factorielle en composantes principales (Figures 47 et 48). Les composantes principales sont sur l'axe 1 (72,6% de l'inertie) et l'axe 2 (12,8% de l'inertie). Les variables V5,V6,V7 (hauteurs de la mandibule en différents points) commandent l'axe 1, la variable V1 (distance du foramen incisif à la pointe de la fosse ptérygoïde) commande l'axe 2. La variable V3, qui prend en compte la taille de la rangée dentaire est également bien représentée sur le cercle de corrélation C1/C3. Elle classe les spécimens sur ce critère de taille selon un axe diagonal aux axes 1 et 3. Ce dernier ne représentant que 10,2% de l'inertie il n'est pas possible de tirer des conclusions significatives de ce classement.

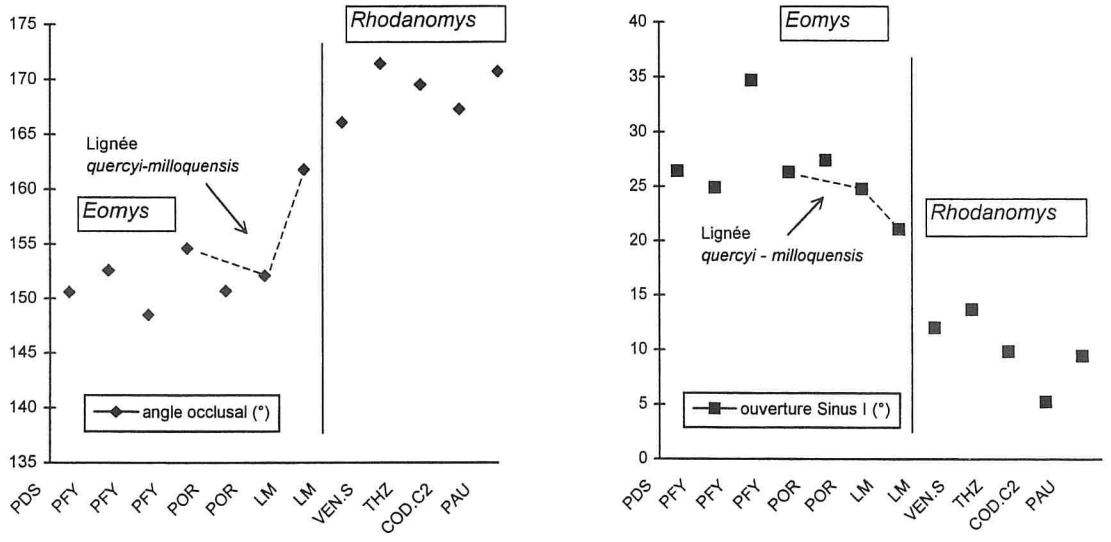


Figure 46.— Variation de l'angle occlusal et du degré d'ouverture du sinus I au cours de la période MP 28-MN 1. La lignée *Eomys quercyi* - *Eomys milloquensis* nov. sp. figurée en pointillée évolue sur place de façon convergente vers le genre *Rhodanomys* et semble faire la transition *Eomys* - *Rhodanomys*. PDS: Pech Desse, PFY: Pech du Fraysse; POR: Portal; LM: La Milloque; VEN: Venelles; THZ: Thézels; COD2: Coderet couche 2; PAU: Paulhiac.

Les résultats obtenus (Figure 48) confirment les conclusions énoncées (Comte & Vianey-Liaud, 1989) à propos de la population de Coderet qui étaient basées sur la simple observation morphologique. Nous montrons ici que *Rhodanomys transiens* possède, en moyenne, une mandibule nettement moins haute que celle de *Eomys quercyi* ce qui, en dépit de la simplification morphologique annoncée chez ce dernier, est un obstacle pour le placer dans l'ascendance de *Rhodanomys*. La stabilité morphologique d'*Eomys zitteli* à l'Oligocène supérieur n'annonce pas quant-à elle le genre *Rhodanomys*.

Alors, s'il est possible qu'une filiation existe entre le genre *Eomys* et le genre *Rhodanomys*, il semble bien également que *Rhodanomys* apparaisse dans le niveau MP 29 pratiquement parfaitement réalisé. A moins qu'il ne soit le fruit d'une évolution cryptique s'étant produite sur le même territoire au sein de populations marginales

passées inapercues, il faut donc admettre la probabilité d'une immigration de ce genre au cours de l'intervalle MP 28 - MP 29.

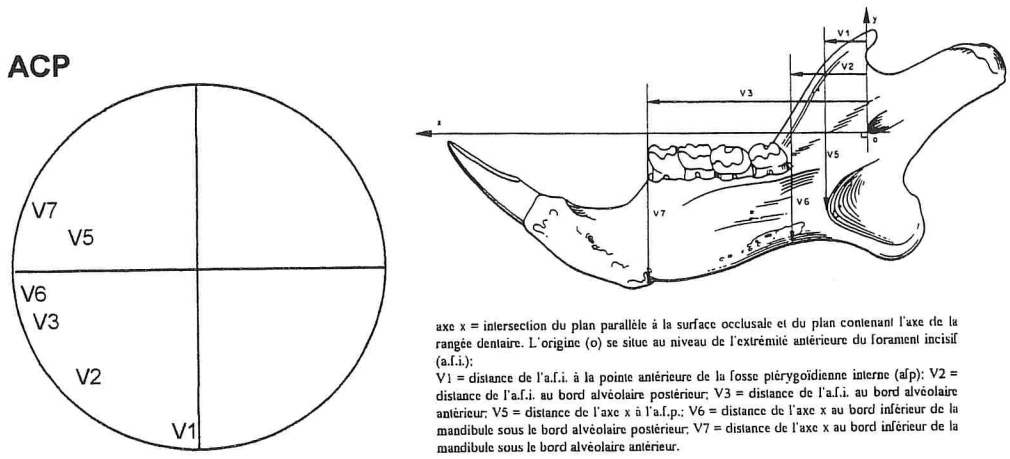


Figure 47.— Analyse en composantes principales: place des variables (dimensions mandibulaires) sur le cercle de corrélation (Axe 1 horizontal, Axe 2 vertical) et indication des mensurations effectuées sur la face interne des mandibules d'*Eomys* et *Rhodanomys*.

Les mesures nous ont montré que l'hypsodontie admise classiquement pour les *Rhodanomys* est en réalité la plupart du temps un peu plus plus faible que chez les *Eomys* de la période MP 28, du moins par rapport aux gisements du Quercy, et que finalement si l'hypsodontie a effectivement augmenté de *E. antiquus* de Montalban (MP 23) à *E. zitteli* de Pech Desse (MP 28), il n'y a pas au delà d'augmentation nette de ce paramètre jusque dans l'Aquitanien (Figure 43).

Par contre, le degré d'abrasion mesurée par Hs et Hs/Hi indique une usure nettement plus forte chez les *Rhodanomys* que chez les *Eomys*, y compris *Eomys milloquensis* de La Milloque, ce qui suggère pour les premiers un régime alimentaire plus abrasif.

Ce régime alimentaire plus abrasif est-il responsable des caractéristiques occlusales des *Rhodanomys* ? Si cette action existe il devrait exister une corrélation entre ces dernières et le degré d'abrasion mesuré par Hs.

Or on constate que le degré de corrélation entre l'angle d'ouverture des synclinaux I et IV et Hs (Tableau 17), variable aussi bien chez les *Eomys* que chez *Rhodanomys*, est compris entre 0,290 et 0,760. De plus il n'est pas plus important chez ces derniers alors que l'abrasion est plus intense. Le degré d'usure des dents ne semble donc pas avoir une action très profonde sur le schéma occlusal (disparition des anticlinaux I et V). De même il n'y a pas de corrélation entre l'angle occlusal et le degré d'abrasion Hs.

Les caractéristiques occlusales des *Rhodanomys* de l'Oligocène terminal et du Miocène basal (Figure 49) ne seraient donc pas la conséquence du régime plus abrasif

de ces rongeurs.

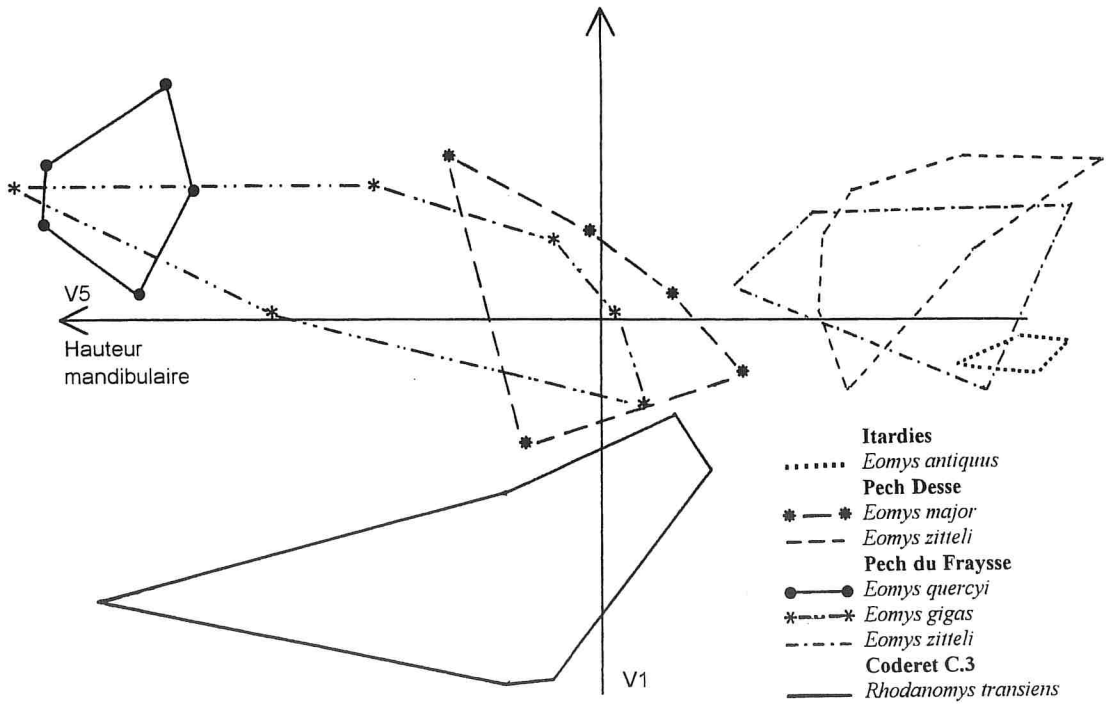


Figure 48.— Analyse en composantes principales de six variables mandibulaires chez six populations d'*Eomys* et chez *Rhodanomys transiens* de Coderet. Les données sont représentées sur le plan 1/2 et apparaissent classées le long de l'axe 1 en fonction de la hauteur mandibulaire.

Gisement/ Espèce	n	Y =Angle occlusal X = Hs	Y = ouverture sinus I (degrés) X = Hs	Y = ouverture sinus IV (degrés) X = Hs	X = sinus I Y = sinus IV	Hs moyen.
PORTAL *Eomys zitteli*	30	-0,6100	0,5856	0,7592	0,6948	0,36
PORTAL *Eomys quercyi*	27	-0,4419	0,4360	0,4261	0,3943	0,33
LA MILLOQUE *E. milloquensis* nov.sp.	21	-0,4876	0,3957	0,3956	0,5824	0,36
LA MILLOQUE Rh. aff. *hugueneyae*	47	-0,4687	0,6549	0,7222	0,7371	0,24
VENELLES SUP. *Rh*. aff. *transiens*	58	-0,0851	0,2914	0,5346	0,2752	0,29
THEZELS *Rh*. aff. *transiens*	61	-0,2687	0,5581	0,3542	0,5091	0,23
CODERET C2. *Rh. transiens*	19	0,0540	0,4016	0,6822	0,5374	0,25
PAULHIAC *Rh. transiens*	36	0,3160	0,4672	0,2902	0,1914	0,26

Tableau 17.— Corrélation entre l'angle occlusal et le degré d'ouverture des synclinaux I et IV avec le niveau d'usure moyen estimé par la hauteur du sinus (Hs) chez diverses populations d'Eomyidae.

De même, la faible variation du taux d'hypsodontie mise en évidence chez les populations d'Eomyidae étudiées ne semble pas en être cause dans les différences de schéma occlusal qui séparent les *Eomys* des *Rhodanomys*.

Ainsi il ne paraît pas possible, au cours de l'Oligocène supérieur, en Europe Occidentale, de relier graduellement le type occusal *Eomys* au type *Rhodanomys*.

Toutefois, l'usure plus importante (diminution significative de Hs et de Hs/Hi moyens) chez les *Rhodanomys*, peut s'interpréter comme la conséquence de l'adaptation à un régime différent, plus abrasif. Celle-ci, qui pourrait être la cause de l'évolution vers le type *Rhodanomys*, se serait produite sur un autre territoire.

Les transformations observables dans la lignée *Eomys quercyi* - *Eomys milloquensis* nov. sp. pourraient constituer à cet égard un bon modèle de ces transformations (Figure 49).

Eomys major étant considéré comme un ancêtre possible de *Eomys quercyi* (Comte & Vianey-Liaud, 1989), le rapport Hs/Hi diminue de manière significative (Tableau 59 en annexe) dans cette lignée, de 0,98 (Pech Desse) à 0,73 (Pech du Fraysse) et 0,78 (Portal) puis jusqu'à 0.66 chez *E. milloquensis* de La Milloque. Dans le même temps, l'angle occlusal augmente (Figure 46).

Parallèlement, sur le plan morphologique, on constate que la simplification du schéma occlusal, amorcée dès le niveau de Pech du Fraysse (Figure 49, tableaux 54 et 55 en annexe) se poursuit et s'amplifie dans les niveaux postérieurs.

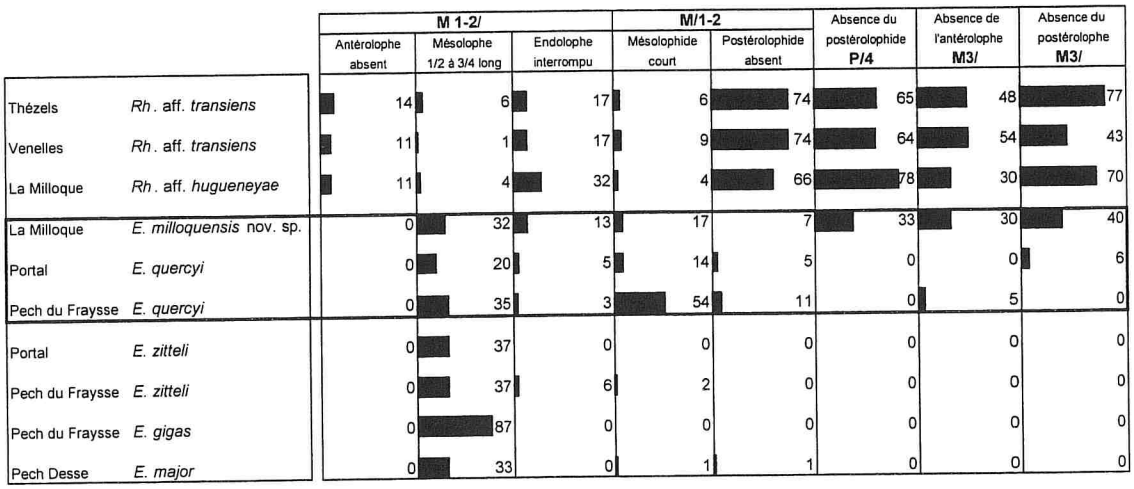


Figure 49.— Comparaison de la fréquence de divers caractères chez différentes populations d'Eomyidae. Le genre *Rhodanomys* se distingue du genre *Eomys*, notamment par la disparition des crêtes antérieures et postérieures des dents jugales. *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque s'apparente distinctement à *Rhodanomys transiens* de la base du Miocène. L'autre Eomyidae de La Milloque, *Eomys milloquensis* nov. sp. semble pouvoir être rapproché (encadré) d'*Eomys quercyi* dont il représenterait la descendance.

Les observations réalisées (disparition retardée du postérolophe de M3/ et du postérolophide de P/4) suggèrent que les différents caractères ne sont pas affectés en même temps au cours de cette évolution.

Tout ceci pourrait indiquer que, pendant l'Oligocène supérieur, sous la poussée de contraintes environnementales certains *Eomys* amorcent une évolution (lignée *E. quercyi* - *E. milloquensis* nov. sp.) ou disparaissent (lignée *zitteli*), mis peut être en concurrence avec de nouveaux arrivants mieux adaptés: les *Rhodanomys*.

3 - Phylogénie

De nombreux travaux récents (Engesser, 1987-1990; Alvarez-Sierra, 1987; Comte et Vianey-Liaud, 1989) ont montré que la rapidité de l'évolution dans les lignées d'*Eomys* et *Rhodanomys* permet d'établir une chronologie des gisements de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'autant mieux que, dans la plupart des localités fossilifères, celles-ci sont bien documentées.

En Espagne quatre gisements très riches (Bergasa, Moncalvillo, Autol 1, Santa Cilia) documentent l'évolution d'une lignée qui conduirait de *Rhodanomys transiens* à *Rhodanomys schlosseri* et *Rhodanomys oscensis* (Alvarez-Sierra, 1987). Pour la même période (MN 0 - MN 1) en Allemagne du Sud, plusieurs gisements ont été étudiés par Werner (1994). Les données fournies par ces travaux concernent la période tout à fait contemporaine ou postérieure au gisement de Coderet-couche 3 étudié par M. Hugueney (1969).

Pour la période immédiatement antérieure, l'étude du matériel des gisements de Küttigen et Brochene-Fluh 53 (Engesser, 1987-1990) a permis de connaître *Rhodanomys hugueneyae*, premier représentant du genre, malheureusement encore trop peu documenté.

D'autres gisements de la transition Oligo-Miocène (Thézels, Venelles) avaient été cités dans la littérature sans qu'une étude détaillée de leur *Eomyidae* ait été réalisée. Enfin, les Eomyidés de La Milloque n'avaient jamais été étudiés. Il existait donc une lacune des connaissances pour cette période particulièrement importante qui voit l'apparition des *Rhodanomys*. Les observations faites ici fournissent quelques informations complémentaires.

On peut donc suivre maintenant cette lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens* depuis le niveau de La Milloque (MP 28) à celui de Paulhiac (MN 1) dans une dizaine de gisements où elle est le plus souvent bien représentée.

Pour tenter de dégager quelques unes des tendances évolutives de cette lignée nous avons comparé les caractéristiques morphologiques et biométriques des différentes populations. Dans les tableaux comparatifs les fréquences sont exprimées en pourcentage (Tableaux 48 à 53 en annexe; tableaux 21 et 22). Celui-ci est accompagné de son intervalle de confiance. La signification des différences entre les fréquences des caractères morphologiques chez différentes populations a été testée à l'aide du test du χ^2.

La population la plus ancienne, celle de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque (MP 29), paraît morphologiquement assez proche de *Rhodanomys hugueneyae* de Küttigen avec peut être des dimensions un peu plus faibles.

Nous avons donc comparé *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque avec *Rhodanomys transiens* de Coderet et de Paulhiac. Pour ce dernier gisement nous avons

étudié le matériel entreposé dans les collections de l'Université de Montpellier II. Cependant, il n'a pas été possible, pour certaines catégories dentaires, d'obtenir des effectifs suffisants. Pour cette raison nous avons utilisé quelques résultats des observations réalisées par Engesser (1987-1990).

Rhodanomys transiens de Paulhiac a été comparé avec *Rhodanomys schlosseri* de Moncalvillo (MN 1) sur la base des données d' Alvarez-Sierra (1987).

Nous n'avons comparé que les fréquences des caractères dont la définition, ne posant pas de problème de délimitation, nous a semblé la moins ambigüe possible (crête absente, présente, interrompue, totalement longue = atteint le bord labial ou lingual en ce qui concerne les mésolophe-ides). Afin de comparer des effectifs plus importants les M1 et les M2 ont été regroupées

On constate, pour certains caractères (Tableaux 18, 19 et 21), une diminution de leur fréquence au cours du temps:

Caractères		La Milloque	Paulhiac		Coderet	Paulhiac		Paulhiac	Moncalvillo	
P^4	Antérolophe absent.	88	92	-	87	92	-	92	92	-
	Mésolophe absent.	6	80*	+	40*	80*	-	80*	100	+
	Synclinal IV absent	0	8	-	5	8	-	8	33	+
	Synclinal IV fermé.	19	75	+	53	75	-			
M^{1-2}	Synclinal I absent.	11	28	-	23	28	-	28	82	+
	Synclinal I long.	34	25	-	33	25	-	25	1	+
	Synclinal IV fermé.	38	74	+	82	74	-			
	Mésolophe long.	93	98	-	100	98	-	98	83	+
	Endolophe interrompu.	32	20	-	14	20	-	20	86	+
M_{1-2}	Synclinide IV absent	66	78*	-	71	78*	-	78*	87	-
	Mésolophide absent	0	12*	+	0	12*	+	12*	70	+

Tableau 18.— Comparaison, à l'aide du test du χ^2 (coefficient de sécurité de 95%), des pourcentages de divers caractères de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque, *Rhodanomys transiens* de Paulhiac et Coderet et *Rhodanomys schlosseri* de Moncalvillo. Les données accompagnées d'un astérisque sont tirées de Engesser (1990). Les pourcentages des populations de *Rhodanomys transiens* de Bergasa et *Rhodanomys schlosseri* de Moncalvillo sont tirés de Alvarez-Sierra (1987).

Entre La Milloque et Paulhiac (Tableau 18), outre la fermeture du synclinal IV dont nous reparlerons, la différence la plus significative est la présence constante du mésolophide sur les M/1-2 de La Milloque tandis que cette crête est absente dans 12% (0.04-0.26) des cas à Paulhiac (n = 20). De même, sont significatives, l'absence plus fréquente du mésolophe des P4/ et de l'antérolophe (synclinal I) des M1-2/.

Si nous considérons l'évolution de la fréquence des caractères entre les populations de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque et *Rhodanomys schlosseri* de Moncalvillo nous constatons que:

- le mésolophe de P4/ devient de plus en plus court et disparaît progressivement; présente sur 94% (0.70-1) des dents à La Milloque (n = 17), cette crête qui ne s'observe que sur 20% (0.04-0.47) des dents à Paulhiac (n = 15), est encore visible sur 15% (0.08-0.24) des P4/ de *Rhodanomys schlosseri* de Fornant 11 (n=87). Cette fréquence n'est

toutefois pas significativement différente ($\chi^2 = 0.78$) de celle observée à Paulhiac.

- le quatrième synclinal externe est présent sur la plupart des P4/ des populations étudiées. Il deviendrait plus souvent absent chez *Rhodanomys schlosseri* que chez *Rhodanomys transiens*. Toutefois compte tenu des faibles effectifs comparés (n=15) ce résultat doit être confirmé.

- l'antérolophe des M1-2/ (1er synclinal externe) est présent sur 89% (0.75-0.97) des dents à La Milloque. Il est significativement moins souvent présent à Paulhiac (0.40-45%-0.49). A Thézels, ce caractère encore présent sur 86% (0.75-0.93) des dents, n'a pas évolué de façon significative par rapport à La Milloque. D'après nos propres observations (tableau 19) il serait plus souvent absent à Paulhiac (0.15-27%-0.46) avec n = 37 qu'à Coderet (0.10-23%-0.42) avec n = 30, et plus souvent absent à Coderet qu'à Thézels (0.07-14%-0.25 pour n = 70). Compte tenu d'un effectif limité pour certaines localités, ces différences entre fréquences de niveaux voisins ne sont pas significatives. La disparition de cette crête se ferait donc de façon progressive.

Caractères		La Milloque	Coderet		Venelles	Coderet		Thézels	Coderet		Thézels	Venelles	
P^4	Antérolophe absent.	88	87	-	55	87	-	50	87	+	50	55	-
	Mésolophe absent.	6	40*	+	16	40*	+	31	40*	-	31	16	-
	Mésolophe long	47	12	-	56	12	+	22	12	-	22	56	+
	Endolophe interrompu	6	4	-	12	4	-	9	4	-	9	12	-
	Synclinal IV absent	0	5	-	4	5	-	0	5	-	0	4	-
	Synclinal IV fermé.	19	53	-	30	53	-	21	53	+	21	30	-
M^{1-2}	Synclinal I absent.	11	30	-	11	23	-	14	23	-	14	11	-
	Synclinal I long.	60	33	-	43	33	-	44	33	-	44	33	-
	Synclinal IV fermé.	38	82	+	63	82	-	35	82	+	35	63	+
	Mésolophe long.	93	100	-	99	100	-	94	100	-	94	99	-
	Endolophe interrompu.	32	14	-	14	14	-	17	14	-	17	17	-
M_{1-2}	Mésolophide absent	0	0	-	1	0	-	0	0	-	0	0	-
	Mésolophide long	6	0	-	6	0	-	8	2*	-	0	0	-
	Synclinide IV absent	66	71*	-	74	71*	-	72	71*	-	93	82	-

Caractères		La Milloque	Bergasa		Venelles	Bergasa		Thézels	Bergasa		Thézels	Venelles	
P_4	Antérolophide absent.	13	32	-	51	32	-	24	32	-	24	51	-
	Postérolophide absent	78	73	-	64	73	-	65	73	-	65	64	-
M^3	Antérolophe présent	70	13	+	46	13	+	52	13	+	52	46	-
	Mésolophe absent	0	18	-	2	18	+	22	18	-	22	2	+

Tableau 19.— Comparaison, à l'aide du test du χ^2 (seuil de sécurité de 95%) des pourcentages de divers caractères chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque et *Rhodanomys transiens* de Bergasa et entre différentes populations contemporaines de *Rhodanomys transiens* (Coderet, Thézels, Venelles, Bergasa). Les données relatives à Bergasa sont tirées de Alvarez-Sierra (1987). Les valeurs accompagnées d'un astérisque proviennent des travaux de Engesser (1990).

En même temps, lorsqu'il est présent, l'antérolophe devient de plus en plus court, cette réduction étant significativement plus fréquente et importante sur les M2/ (Tableau

51 en annexe).

Le passage à *Rhodanomys schlosseri* est marqué par une diminution importante (Tableau 21) et significative de la présence de cette crête a la M1/.

- l'interruption de l'endolophe des M1-2/ ne montre pas d'évolution significative dans la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens*. Par contre l'interruption de cette crête devient très fréquente chez *Rhodanomys schlosseri* (Tableaux 18 et 21).

- le mésolophide des M/1-2 constamment présent jusqu'au niveau de Coderet n'est présent que sur 88% des dents à Paulhiac. La diminution de la fréquence de ce caractère est significative. Cette tendance s'amplifie chez *Rhodanomys schlosseri* (Tableaux 18, 21).

D'autres caractères ne semblent pas subir de modifications significatives (Tableau 18) entre le niveau de La Milloque et l'Aquitanien.

- l'antérolophe des P4/ est aussi souvent absent à La Milloque qu'à Moncalvillo,

- la fréquence de la présence du postérolophide (et du synclinide IV) aux M/1-2 subit des variations qui ne sont pas significatives. Il ne semble pas y avoir de différence pour ce caractère entre Paulhiac et Moncalvillo. De même la différence observée entre *Rhodanomys. transiens* de Paulhiac (29/47 = 0.47-62%-0.78) et *Rhodanomys schlosseri* (195/206 = 97%) de Fornant 11 (données d'Engesser, 1990, p. 59, 61) n'est pas significative (χ^2=3.24).

- la fréquence du postérolophide de P/4 est comparable entre La Milloque (19/71) et Bergasa (4/18).

- l'antérolophide de P/4 serait plus souvent absent chez *Rhodanomys transiens* de Bergasa (17/34) que chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de la Milloque (2/16). La différence entre ces deux échantillons des populations n'est pas significative.

- l'antérolophide des M/3 est présent sur la majorité des dents observées à La Milloque (15/16) Coderet (8/9), comme à Bergasa (76/79).

En résumé, dans la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens*, et pour les catégories dentaires pour lesquelles nous disposons d'informations suffisantes, nous constatons:

- au niveau des P4/, un mésolophe de plus en plus court, en voie de disparition,

- au niveau des M1-2/, l'antérolophe (synclinal I) de plus en plus court, en voie de disparition,

- au niveau des M/1-2, la disparition du mésolophide

D'une façon générale les tendances évolutives qui se manifestent dans la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *R. transiens* vont donc dans le sens d'une simplification du schéma dentaire par la perte progressive de crêtes (Figure 50).

Le tableau 21 réunit l'évolution de la fréquence des caractères qui ont tendance à disparaître au cours du temps. Il suggère que si la simplification du schéma dentaire est progressive, elle semble s'accélerer à partir du niveau de Coderet. Cependant ce

phénomène n'est significatif que pour le seul mésolophide des M/1-2.

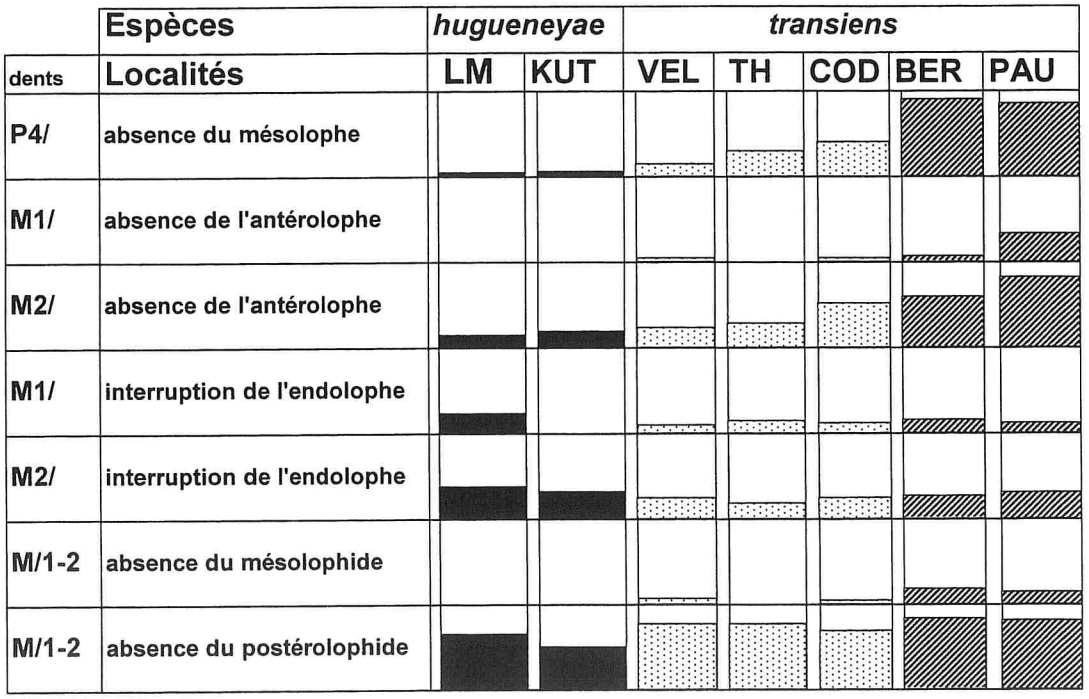


Figure 50.— Evolution de la fréquence de quelques caractères informatifs de tendances évolutives dans la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens*.

Sur le plan biométrique on constate (Figure 51) que les dimensions dentaires restent voisines entre *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque et *Rhodanomys transiens* de Coderet. Ce dernier ne diffère de la forme de La Milloque que par ses P/4 et M/3 significativement plus courtes. (Tableau 20).

Une réduction des longueurs des P4/, M/1-2, M/3 devient sensible au niveau de Paulhiac.

Dans les niveaux immédiatement plus récents *Rhodanomys schlosseri* se signale par une diminution marquée des dimensions et, sur le plan morphologique, par une simplification brutalement accélérée (disparition complète du mésolophe des P4/ pour lesquelles le postérolophe est plus souvent absent, raccourcissement et plus fréquente disparition de l'antérolophe aux M1-2/, interruption plus fréquente de l'endolophe des M1-2/, absence plus fréquente du mésolophide des M/1-2).

Cette coupure avec l'évolution jusque là progressive de la lignée conduisant à *Rhodanomys transiens* s'ajoute à la séparation de ces formes par la comparaison de leurs rapports Hs/Hi respectifs (Figure 44).

Ces faits argumenteraient l'hypothèse d'un genre *Rhodanomys* polyphylétique avec deux lignées immigrantes successives. Cependant, à moins de supposer que la seconde supplante immédiatement la première, les deux lignées n'ont jamais été

identifiées dans le même niveau. La question reste donc entière.

B. Engesser (1987) sur la base de l'analyse quantitative des caractères propose un rangement chronologique de différents gisements échelonnés entre Küttigen et Fornant 11. Il nous a semblé intéressant, tenant compte des tendances évolutives des *Rhodanomys*, de tenter de positionner dans cette échelle (Tableau 21 et 22) les gisements de La Milloque, Venelles et Thézels.

Nous avons vu (Tableau 4) qu'il n'est pas possible de séparer de façon significative la population de La Milloque de celle plus récente de Küttigen.

D'après l'évolution de la fréquence de la plupart des caractères observés, la forme de Coderet apparaît moins progressive que celle de Paulhiac, donc plus ancienne que celle-ci, et serait plus évoluée que celles de Thézels et Venelles et donc plus récente que ces dernières.

Nous avons voulu tester la validité de ces conclusions. Pour ce faire, lorsque cela a été possible, les dimensions des dents des différentes populations ont été comparées à l'aide du test de Student. Les pourcentages de présence ou absence d'un caractère ont été comparés à l'aide du test du χ^2.

La comparaison des dimensions des formes de Venelles inférieur et supérieur avec la répartition des dimensions de *Rhodanomys hugueneyae* de Küttigen (Engesser, 1987. p. 965-966) permet de penser que cette dernière posséderait des dimensions plus fortes pour certaines catégories dentaires (P4/, P/4, M/1, M/2). En cela, elle serait un peu plus primitive que la forme de Venelles, si l'on retenait l'hypothèse d'une diminution régulière de taille de la lignée. Cette argumentation est contestable puisque nous venons de voir qu'entre les niveaux de La Milloque et de Coderet, les dimensions varient peu et n'affectent significativement que les P/4 et les M/3 (Figure 51, tableau 20).

Quelques différences morphologiques existent entre l'espèce de Küttigen et celle de Venelles:

- premier synclinal externe des M1/ plus souvent long à Küttigen (13/15 = 0.60-87%-0.98) contre (44/70 = 0.51-63%-0.74 à Venelles),

- mésolophe de P4/ plus souvent mi-long à Küttigen (6/15 = 0.17-40%-0.66) contre (9/57 = 0.07-16%-0.28) à Venelles),

- endolophe de M1/ plus souvent non interrompu (13/15 = 0.60-87%-0.98) à Küttigen contre (36/71 = 0.39-51%-0.63) à Venelles.

Ces différences, même si elles ne sont pas significatives, s'inscrivent dans les tendances évolutives de la lignée. Elles confèrent à la population de Venelles un cachet plus progressif que celle de Küttigen.

L'étude des populations de *Rhodanomys* aff. *transiens* des deux gisements stratigraphiquement superposés de Venelles inférieur et Venelles supérieur montre (Tableaux 3 et 20) qu'elles sont comparables, mais que dans un laps de temps probablement très court à l'échelle géologique (les deux séries ligniteuses inférieure et supérieure qui contiennent respectivement les deux gisements sont séparées par cinq mètres de marno-calcaire beige à marron clair sans hiatus sédimentaire apparent) il paraît possible de mesurer quelques différences.

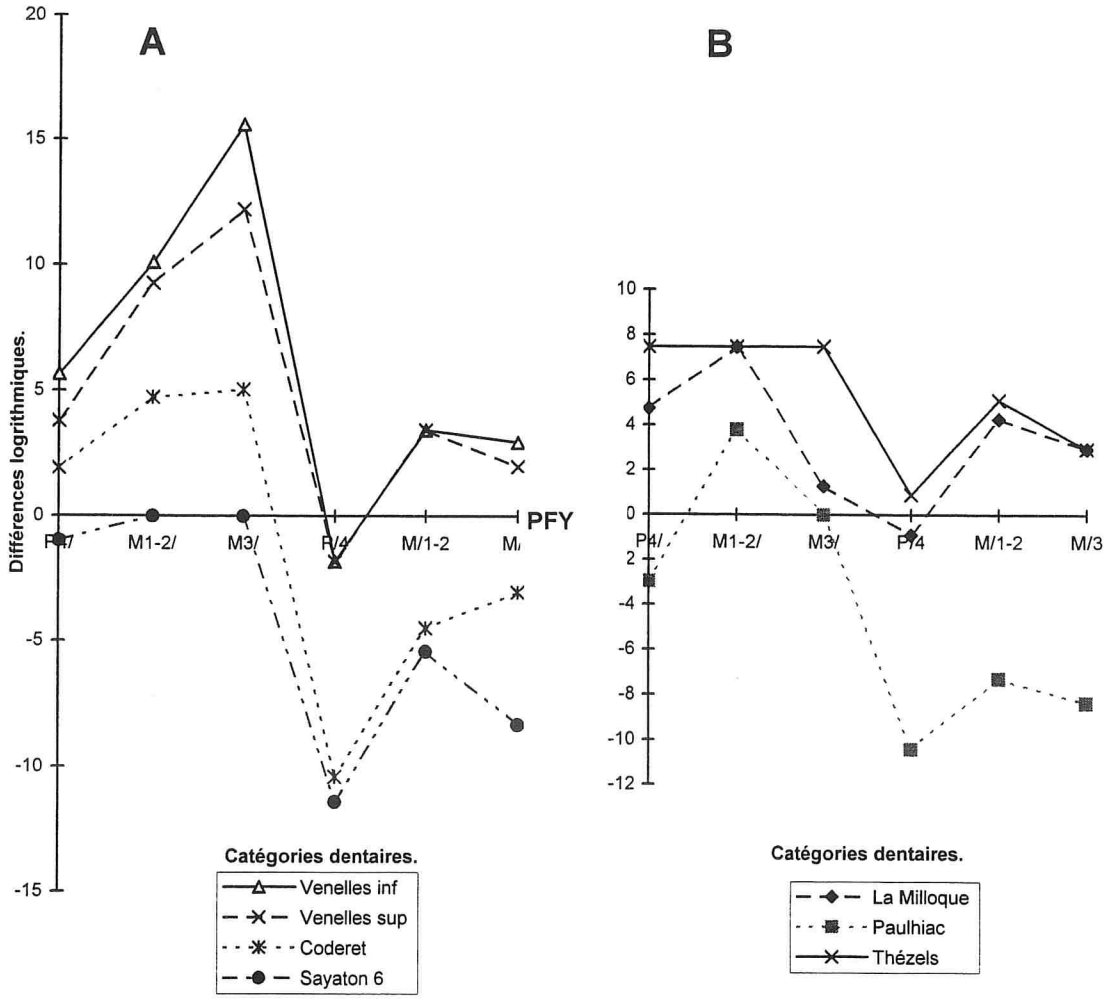


Figure 51.— Comparaison des moyennes (m) des longueurs dentaires de divers *Rhodanomys* par rapport aux moyennes (mR) d'une population choisie comme référence (ici Eomys zitteli de Pech du Fraysse = PFY) par la méthode des différences logarithmiques [log. népérien de m/ mR x 100] (le logarithme est multiplié par 100 pour séparer les courbes). Pour faciliter la lecture, les résultats ont été scindés en deux graphes A et B. Les gisements du Bassin d'Aquitaine ont été regroupés en B. On constate qu'entre La Milloque (*Rh.* aff. *hugueneyae*) et Thézels (*Rh.* aff. *transiens*) les dimensions sont voisines tandis que la population de Paulhiac (*Rh. transiens*) montre des dimensions plus faibles. La comparaison A - B montre que, par ses proportions dentaires, la forme de Venelles se distingue de celle de Thézels. La forme de Coderet paraît plus proche de celle de Venelles que de celle de Thézels. Une diminution de la longueur des P4/ , M/1-2 et M/3 semble se manifester entre le niveau de Coderet et celui de Paulhiac.

Elles sont d'abord biométriques (Tableau 20). Une diminution des dimensions semble affecter surtout les extrémités des rangées dentaires mais seule la réduction des M3/ est significative au seuil de sécurité de 95%. Les fréquences des divers caractères morphologiques dentaires ont été comparées à l'aide du test du χ^2 (Tableau 3). Les différences portent essentiellement sur la M3/ (antérolophe plus souvent absent à Venelles inférieur et plus fréquente interruption de l'endolophe à Venelles supérieur).

Populations comparées.	Catégories dentaires	LONGUEURS						LARGEURS	
		P^4	M^{1-2}	M^3	P_4	M_{1-2}	M_3	M^{1-2}	M_{1-2}
LA MILLOQUE-CODERET C3	Moyennes.	1,08-1,06	1,11-1,07		1,10-0,99	1,19-1,09	1,03-0,97	1,26-1,27	1,13-1,12
Rh. aff. *hugueneyae - Rh. transiens*	d.d.l.	36	65		63	163	49	65	163
	t.	1,05	1,74		8,87	1	3,53	0,58	1,01
	signification.	-	-		+	-	+	-	-
	Sécurité				99%		99%		
LA MILLOQUE - VENELLES INF.	Moyennes.	1,08-1,09	1,11-1,14	0,78-0,90	1,10-1,09	1,19-1,18	1,03-1,03	1,26-1,35	1,13-1,19
Rh. aff. *hugueneyae -Rh.* aff. *transiens.*	d.d.l.	32	114	34	53	126	32	112	123
	t.	0,46	1,84	6,32	0,69	0.90	0.00	6,66	5.00
	signification.	-	-	+	-	-	-	+	+
	Sécurité			99%				99%	99%
LA MILLOQUE - THEZELS	Moyennes.	1,08-1,11	1,11-1,11	0,78-0,83	1,10-1,12	1,19-1,20	1,03-1,03	1,26-1,29	1,13-1,18
Rh. aff. *hugueneyae - Rh.* aff. *transiens.*	d.d.l.	50	136	45	67	128	52	136	128
	t.	1,63	0.00	3,07	1,25	0,83	0.00	2,45	4,76
	signification.	-	-	+	-	-	-	+	+
	Sécurité			99%				95%	99%
VENELLES INF. - VENELLES SUP.	Moyennes.	1,09-1,07	1,14-1,13	0,90-0,87	1,09-1,08	1,18-1,17	1,03-1,02	1,35-1,30	1,19-1,16
Rh. aff. *transiens - Rh.* aff. *transiens*	d.d.l.	63	201	76	87	237	75	199	230
	t.	1,02	0,81	2,19	0,85	1,04	0,46	4,16	3,19
	signification.	-	-	-	-	-	-	+	+
	Sécurité							99%	99%
VENELLES SUP. - THEZELS	Moyennes.	1,07-1,11	1,13-1,11	0,87-0,83	1,08-1,12	1,17-1,20	1,02-1,03	1,30-1,29	1,16-1,18
Rh. aff. *transiens - Rh.* aff. *transiens.*	d.d.l.	80	227	87	103	239	95	223	235
	t.	2.60	1,71	3,46	3,42	2,97	0.60	1.00	2,35
	signification.	+	-	+	+	+	-	-	+
	Sécurité	99%		99%	99%	99%			95%
THEZELS - CODERET C3	Moyennes.	1,11-1,06	1,11-1,07		1,12-0,99	1,20-1,09	1,03-0,97	1,29-1,27	1,18-1,12
Rh. aff. *transiens - Rh. transiens.*	d.d.l.	54	107		84	181	71	107	181
	t.	2,84	1,68		10.83	10,82	3,75	1,08	6,4
	signification.	+	-		+	+	+	-	+
	Sécurité	99%			99%	99%	99%		99%
VENELLES SUP. - CODERET C3.	Moyennes.	1,06-1,07	1,13-1,07		1,08-0,99	1,17-1,09	1,02-0,97	1,30-1,27	1,16-1,12
Rh. aff .*transiens - Rh. transiens.*	d.d.l.	66	156		99	274	92	152	270
	t.	0,55	4,03		9.00	9,64	3,24	1,57	5,42
	signification.	-	+		+	+	+	-	+
	Sécurité		99%		99%	99%	99%		99%

Tableau 20.— Comparaison, à l'aide du test de Student, des mensurations des dents de diverses populations du genre *Rhodanomys*. Les dimensions des dents de Coderet C3 sont celles mesurées par Hugueney (1969). Les signes + indiquent les différences significatives.

Ces différences, compte tenu de la quasi-contemporanéité de ces deux gisements mesurent elles la tendance de l'évolution biologique? C'est peu probable. Le nombre de spécimens étant limité à Venelles inférieur pour certaines catégories dentaires, les écarts observés pourraient résulter de l'échantillonnage. Ces deux populations sont donc extrêmement proches. Elles ont été regroupées sous la dénomination Venelles dans la plupart de nos tableaux (Tableaux 48 à 53 en annexe). C'est cette population unique que nous comparons avec celle des localités de Thézels et Coderet.

Rhodanomys aff. *transiens* de Thézels a des dimensions proches de celui de Venelles (supérieur) mais en diffère significativement par ses P4/ plus longues, ses M3/ plus courtes et ses P/4 et M/1-2 plus longues (Tableau 20; figure 51); les M1-2/ sont en outre significativement plus larges à Venelles supérieur.

Sur le plan morphologique la forme de Thézels diffère de celle de Venelles par:

- le mésolophe moins souvent long (caractère progressif) aux P4/,

- le synclinal IV moins souvent fermé aux M1-2/.

Ce sont, parmi les caractères étudiés, les seules différences significatives (Tableau

19). Par ailleurs on observe:

- le mésolophe plus souvent absent aux M3/ sur lesquelles l'endolophe est plus souvent interrompu et le protocône et l' hypocône moins souvent séparés,

- l'antérolophide plus souvent absent (8/33 = 0.11-24%-0.41 contre 24/47 = 0.37-51%-0.66) aux P/4, chez lesquelles le mésolophide est moins souvent absent (1/35 = 0.00-3%-0.15 contre 8/55 = 0.06-15%-0.27).

	Espèce	*Rhodanomys aff.hugueneyae*	*Rhodanomys hugueneyae*	*Rhodanomys aff. transiens*			*Rhodanomys transiens*				*Rhodanomys schlosseri*	
							Coderet C3.					
dents	gisements / caractères	La Milloque	Küttigen Engesser,1987	Venelles inf.	Venelles sup.	Thézels	*Engesser 1987*	*Comte ce travail*	Bergasa Alvarez Sierra	Paulhiac Engesser,1987	Moncalvillo Alvarez Sierra	Fornant 11 Engesser,1987
P4/	absence du mésolophe	1/17 6 *0,00-0,30*	1/15 7 *0,00-0,21*	1/15 7 *0,00-0,21*	8/42 19 *0,09-0,34*	10/32 31 *0,16-0,50*	22/54 40 *0,28-0,55*	- 	58/56 88 *0,78-0,95*	12/15 80 *0,53-0,96*	15/15 100 *0,76-0,92*	74/87 85 *0,84-0,97*
M1/	absence de l'antérolophe	0/15 0 *0,00-0,21*	0/15 0 *0,00-0,21*	0/26 0 *0,00-0,13*	1/44 2 *0,00-0,08*	0/35 0 *0,00-0,10*	1/24 4 *0,00-0,21*	0/16 0 *0,00-0,18*	4/69 6 *0,04-0,14*	22/61 36 *0,22-0,47*	29/38 76 *0,60-0,89*	85/95 89 *0,82-0,95*
M2/	absence de l'antérolophe	4/30 13 *0,04-0,31*	3/15 20 *0,04-0,47*	6/21 29 *0,11-0,52*	8/40 20 *0,09-0,36*	10/35 29 *0,15-0,46*	46/49 94 *0,83-0,99*	7/14 50 *0,24-0,74*	67/104 64 *0,52-0,76*	39/49 80 *0,66-0,90*	44/51 86 *0,72-0,94*	85/92 92 *0,85-0,97*
M1/	interruption de l'endolophe	4/17 24 *0,07-0,49*	0/15 0 *0,00-0,21*	1/26 4 *0,00-0,20*	6/45 13 *0,05-0,25*	5/35 14 *0,05-0,30*	5/43 12 *0,04-0,25*	1/20 5 *0,00-0,25*	23/142 16 *0,08-0,24*	6/54 11 *0,04-0,21*	42/55 76 *0,63-0,87*	46/73 63 *0,51-0,74*
M2/	interruption de l'endolophe	11/30 37 *0,20-0,56*	5/15 33 *0,12-0,60*	5/22 23 *0,08-0,45*	11/43 26 *0,14-0,41*	7/35 20 *0,09-0,37*	24/51 47 *0,33-0,61*	4/17 24 *0,07-0,49*	35/133 26 *0,16-0,36*	15/52 29 *0,17-0,51*	43/54 80 *0,66-0,87*	61/66 92 *0,83-0,98*
M/1-2	absence du mésolophide	0/52 0 *0,00-0,07*	0/11 0 *0,00-0,28*	0/45 0 *0,00-0,08*	2/117 2 *0,00-0,07*	0/65 0 *0,00-0,05*	2/91 2 *0,00-0,08*	0/39 0 *0,00-0,09*	59/307 19 *0,13-0,25*	5/41 12 *0,04-0,26*	84/120 70 *0,59-0,81*	119/209 57 *0,48-0,66*
M/1-2	absence du postérolophide	30/45 67 *0,51-0,80*	3/6 50 *0,12-0,88*	31/42 74 *0,14-0,42*	80/109 73 *0,63-0,84*	44/61 72 *0,61-0,84*	24/50 48 *0,34-0,63*	27/29 93 *0,82-1,00*	180/224 80 *0,67-0,94*	29/37 78 *0,62-0,90*	78/85 92 *0,84-0,97*	198/206 96 *0,93-1,00*

Tableau 21.— Dynamique, pour quelques uns de caractères concernés, de la simplification du schéma occlusal dans la lignée supposée mener de *Rhodanomys hugueneyae* à *Rhodanomys schlosseri*. Les données relatives à Küttigen, Coderet 3 (en partie), Paulhiac et Fornant 11, sont tirées de Engesser (1987). Les données de Bergasa et Moncalvillo sont celles de Alvarez-Sierra (1987). La fréquence d'observation des caractères est fournie en haut et à droite de chacune des cases. Le pourcentage correspondant est en gros caractères et surmonte les limites de son intervalle de confiance.

Nous avons pu étudier un échantillon de Coderet couche 3 constitué de maxillaires et mandibules, portant des dents malheureusement souvent très usées. Afin de pouvoir compléter les comparaisons nous avons dû utiliser les données disponibles dans la littérature (Hugueney, 1969; Engesser 1987-1990; Werner 1994).

Sur le plan morphologique la population de Thézels diffère de celle de Coderet par (Tableau 19):

- aux P4/: l'antérolophe moins souvent absent qu'à Coderet (cachet primitif) et le synclinal IV moins souvent fermé, alors que pour ces mêmes caractères les fréquences sont statistiquement comparables entre les populations de La Milloque et Coderet.

- aux M1-2/: le synclinal IV moins souvent fermé.

La population de Venelles diffère significativement de celle de Coderet par le mésolophe plus souvent long et moins souvent absent aux P4/ (cachet primitif).

Pour les caractères morphologiques et les effectifs comparés la population de Paulhiac ne montre, statistiquement, que très peu de différences significatives avec *Rhodanomys transiens* de Coderet (Tableau 18).

Pour certaines catégories dentaires (M1/-M2/) de notre échantillon de Coderet couche 3, les comptages ont donné des résultats différents de ceux obtenus par B. Engesser (1990) pour la même localité. Ces écarts semblent devoir être imputés à un effectif trop faible (16 M1/, 14 M2/) pour notre échantillon. Les dents très usées ayant été écartées du comptage, le degré d'usure, susceptible de modifier l'aspect du schéma dentaire (antérolophe notamment), ne semble pas devoir être incriminé.

Il nous a semblé intéressant de regrouper nos données avec celles de B. Engesser (Tableaux 21 et 22).

Les fréquences cumulées obtenues pour quelques caractères ont été comparées à l'aide du test du χ^2 à celles des localités de Venelles et Thézels.

- le premier synclinal externe de M1/ est significativement moins long (χ^2=4.97), au seuil de sécurité de 95%, à Coderet (13/40) qu'à Thézels (26/35).

- le premier synclinal externe des M2/ est significativement plus souvent absent à Coderet (54/103) qu'à Thézels (10/70) ou Venelles (14/131). (les valeurs du χ^2 étant respectivement de 11.8 et 25.0, supérieures au seuil de 6.64 pour un coefficient de sécurité de 99%).

Ce caractère confère un cachet plus progressif à la forme de Coderet.

- l'interruption de l'endolophe sur les M2/ de Coderet (28/68) est statistiquement comparable (χ^2=1.6 et 1.8) à la fréquence de ce caractère observé à Venelles (40/65) ou à Thézels (16/35).

- les fréquences pour lesquelles le mésolophide atteint le bord lingual à la M/1 (3/69 à Coderet, 3/34 à Thézels, 10/79 à Venelles) sont comparables dans les trois localités.

- l'absence de cette crête, très rare à Coderet (2/130), Venelles (2/162), et Thézels (0/65), est statistiquement comparable dans ces trois localités. Elle est significativement plus souvent absente à Paulhiac (5/41).

- il en est de même pour l'absence du postérolophide (synclinide IV) à la M/1 (24/65 à Coderet, 17/31 à Thézels, 38/72 à Venelles) et à la M/2 (42/54 à Coderet, 28/30 à Thézels).

Comme nous l'avions déjà constaté (Tableau 19) les populations de Venelles et Thézels montrent peu de différences avec celles de Coderet. La disparité des différences significatives d'une population à l'autre ne permet aucun classement chronologique de celles-ci, qui apparaissent donc également voisines de la population type.

Pour la plupart des catégories dentaires, les formes de Thézels et Venelles montrent des dimensions significativement plus importantes qu'à Coderet. Toutefois, entre les niveaux de La Milloque et Coderet, la variation de taille dans la lignée paraît de faible importance et limitée à quelques catégories dentaires. On ne peut donc tirer argument des dimensions de leurs *Rhodanomys* respectifs pour conclure à l'antériorité de Venelles et Thézels par rapport à Coderet.

MP/ MN	Mésolophide		M/1 n	M/1 long	M/1 absent	M/2 n	M/2 absent	M/1-2 n	M/1-2 absent
	Fornant 11	*Rhodanomys*	*108*	1 -2- 3	43-52-53	*101*	58 63 68	*209*	54 57 60
	Moncalvillo	*schlosseri*						*120*	66 70 74
MN 1	Paulhiac		*20*	0 0 17	0 5 25	*21*	5 19 42	*41*	4 12 26
	Bergasa	*Rhodanomys*						*307*	17 19 21
MN 0	Coderet C3	*transiens*	*69*	0 4 12	0 0 5	*61*	0 3 11	*130*	1 2 3
	Thézels	*Rhodanomys* aff.	*34*	2 9 24	0 0 10	*32*	0 0 11	*66*	0 0 5
	Venelles	*transiens*	*79*	6 13 22	0 2 9	*83*	0 0 4	*162*	0 2 3
MP29	La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae*	*19*	0 5 26	0 0 19	*27*	0 0 13	*54*	0 0 6

	synclinide IV		M/1 n	M/1 absent	M/2 n	M/2 absent	M/1-2 n	M/1-2 absent
	Fornant 11	*Rhodanomys*	*107*	91 93 95	*99*	95 100 100	*206*	95 96 97
	Moncalvillo	*schlosseri*					*85*	84 92 97
MN 1	Paulhiac		*19*	44 68 87	*18*	66 89 99	*37*	65 78 92
	Bergasa	*Rhodanomys*					*224*	77 80 83
MN 0	Coderet C3	*transiens*	*65*	25 37 50	*54*	64 78 88	*119*	50 55 60
	Thézels	*Rhodanomys* aff.	*31*	50 55 73	*30*	78 93 99	*61*	61 74 84
	Venelles	*transiens*	*72*	40 53 65	*82*	85 93 97	*154*	65 74 83
MP29	La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae*	*16*	11 31 57	*23*	78 96 100	*47*	51 66 79

	P4/: longueur mésolophe		n	long	absent
	Fornant 11	*Rhodanomys*	*87*	0 0 4	76 85 92
	Moncalvillo	*schlosseri*	*15*	0 0 21	60 87 98
MN 1	Paulhiac		*15*	0 0 21	53 80 96
	Bergasa	*Rhodanomys*	*66*	3 7 19	45 57 70
MN 0	Coderet C3	*transiens*	*78*	5 10 19	30 41 53
	Thézels	*Rhodanomys* aff.	*32*	9 22 39	16 31 50
	Venelles	*transiens*	*57*	42 56 69	7 16 28
	Küttigen	*Rh. hugueneyae*	*15*	17 40 66	0 7 31
MP29	La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae*	*17*	24 47 70	0 6 30

	1er. Synclinal externe		M1/ n	M1/ long	M1/ absent	M2/ n	M2/ absent	M1-2/ n	M1-2/ absent
	Fornant 11	*Rhodanomys*	*95*	0 0 4	82 89 95	*91*	85 92 97	*187*	89 91 93
	Moncalvillo	*schlosseri*	*38*		60 76 89	*51*	72 86 94	*89*	72 82 89
MN 1	Paulhiac		*61*	5 11 22	24 36 49	*49*	66 80 99	*110*	51 55 60
	Bergasa	*Rhodanomys*	*69*	(0)	4 6 14	*104*	59 64 69	*173*	37 41 44
MN 0	Coderet C3	*transiens*	*40*	19 33 49	0 3 13	*63*	73 84 92	*103*	47 52 57
	Thézels	*Rhodanomys* aff.	*35*	57 74 88	0 0 10	*35*	15 29 46	*70*	7 14 25
	Venelles	*transiens*	*70*	51 63 74	0 1 8	*61*	13 23 35	*131*	4 19 11
	Küttigen	*Rh. hugueneyae*	*15*	60 87 98	0 0 21	*15*	4 20 47	*30*	2 10 27
MP29	La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae*	*16*	70 94 100	0 0 20	*20*	6 20 44	*38*	3 11 25

	endolophe		M1/ n	M1/ incisé ou interrompu	M2/ n	M2/ incisé ou interrompu
	Fornant 11	*Rhodanomys*	*73*	95 100 100	*66*	95 100 100
	Moncalvillo	*schlosseri*	*55*	75 87 95	*54*	64 78 88
MN 1	Paulhiac		*54*	38 52 66	*52*	59 73 84
	Bergasa	*Rhodanomys*	*142*	32 36 40	*133*	40 44 48
MN 0	Coderet C3	*transiens*	*63*	23 35 48	*68*	68 79 88
	Thézels	*Rhodanomys* aff.	*35*	34 51 68	*35*	29 46 63
	Venelles	*transiens*	*71*	37 49 61	*65*	49 62 73
	Küttigen	*Rh. hugueneyae*	*15*	2 13 40	*15*	35 60 83
MP29	La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae.*	*18*	32 56 78	*20*	56 80 94

Tableau 22.— Evolution de la fréquence de quelques caractères dentaires chez différentes populations de *Rhodanomys*. L'ordre des gisements, basé sur l'évolution des fréquences, ne correspond pas forcément à leur position chronostratigraphique exacte. Les données relatives à Fornant 11, Paulhiac et Küttigen sont tirées de Engesser (1987, 1990), celles de Bergasa et Montcalvillo sont issues de Alvarez-Sierra (1987). Pour Coderet, nos propres observations ont été cumulées avec celles de B. Engesser (1987, 1990). Les gros chiffres correspondent aux pourcentages d'observation des caractères; ils sont encadrés par les limites de leur intervalle de confiance (petits chiffres). L'effectif étudié est en italiques (NR: niveaux repères). chiffres). L'effectif étudié est en italiques (NR: niveaux repères).

Les grades évolutifs atteints par d'autres lignées de rongeurs présentes dans ces localités, notamment celle d'*Issiodoromys,* indiquent que ces trois gisements sont biochronologiquement voisins.

Les populations de Venelles et Thézels, morphologiquement proches de l'espèce de Coderet, mais de dimensions différentes, sont donc désignées sous le nom de *Rhodanomys* aff. *transiens.*

Une AFC (Figure 52) portant sur l'absence ou la présence de sept caractères illustre la proximité des formes de Venelles et Thézels. *Rhodanomys hugueneyae* de Kuttigen possède des affinités avec la forme de Venelles, comme celle de La Milloque, mais apparaît séparée de ces dernières. Les formes de Thézels, Bergasa et Coderet montrent une certaine communauté de caractères, celle de Paulhiac en étant un peu séparée. *Rhodanomys schlosseri* de Fornant 11 et Moncalvillo est clairement plus éloigné du groupe précédent.

Alors que l'évolution de la fréquence de plusieurs caractères apparaît relativement régulière au cours du temps (Tableaux 21 et 22), on constate, pour d'autres, une disparité étonnante des fréquences selon les gisements.

C'est par exemple le cas dans le domaine du quatrième synclinal externe des M1-2/ qui peut être ouvert du côté labial ou isolé par le postérolophe. Le tableau 23 ci-dessous réunit les mesures de la fréquence du caractère synclinal fermé.

	M^1		M^2		M^{1-2}	
	n	%	n	%	n	%
Paulhiac	*24*	73-**92**-99	*14*	18-**43**-67	*38*	79-**74**-87
Coderet	*15*	53-80-96	*13*	56-85-98	*28*	63-82-94
Thézels	*37*	8 -**19**-35	*32*	35-**53**-71	*69*	24-**35**-47
Venelles	*70*	46-59-70	*63*	64-76-86	*133*	56-63-78
La Milloque	*16*	4 -**19**-45	*19*	34-**58**-80	*37*	22-**38**-55

Tableau 23.— Fréquence du caractère « synclinal IV fermé labialement » sur les deux premières molaires supérieures chez diverses populations de la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens.* Les effectifs sont en caractères italiques. Les pourcentages sont encadrés par les limites de leur intervalle de confiance (petits chiffres). Les pourcentages des gisements aquitains sont en caractères gras.

Après avoir constaté la concordance des résultats obtenus séparément pour les M1/ et M2/, et constaté que l'abrasion modifie peu le schéma occlusal, on peut conclure que ce caractère n'est pas le résultat de l'usure, même si cette dernière semble pouvoir aboutir à ce caractère sur quelques dents très abrasées. D'autre part, sur la plupart des spécimens présentant ce caractère, il s'agit plus fréquemment de M2/, le métalophe est disposé très obliquement vers l'arrière ce qui n'est pas le cas par ailleurs.

Les chiffres montrent que, le gisement de La Milloque étant le plus ancien et Coderet voisin de Thézels et Venelles, il n' y a pas continuité en regard de la chronologie et que, pour ce caractère, les populations des quatre gisements étudiés ne constituent pas une unité homogène. L'analyse statistique de la distribution des deux caractères (synclinal ouvert-synclinal fermé) permet de dire si les différences observées

sont significatives. Le test du χ^2, en tenant compte de la correction de Yates, donne un résultat de 10,2 pour les deux gisements de La Milloque et Venelles et de 14,1 pour la comparaison des fréquences de Thézels et Coderet ce qui dépasse largement, dans les deux cas, le seuil de signification pour un degré de liberté (6,64) avec un coefficient de sécurité de 99%.

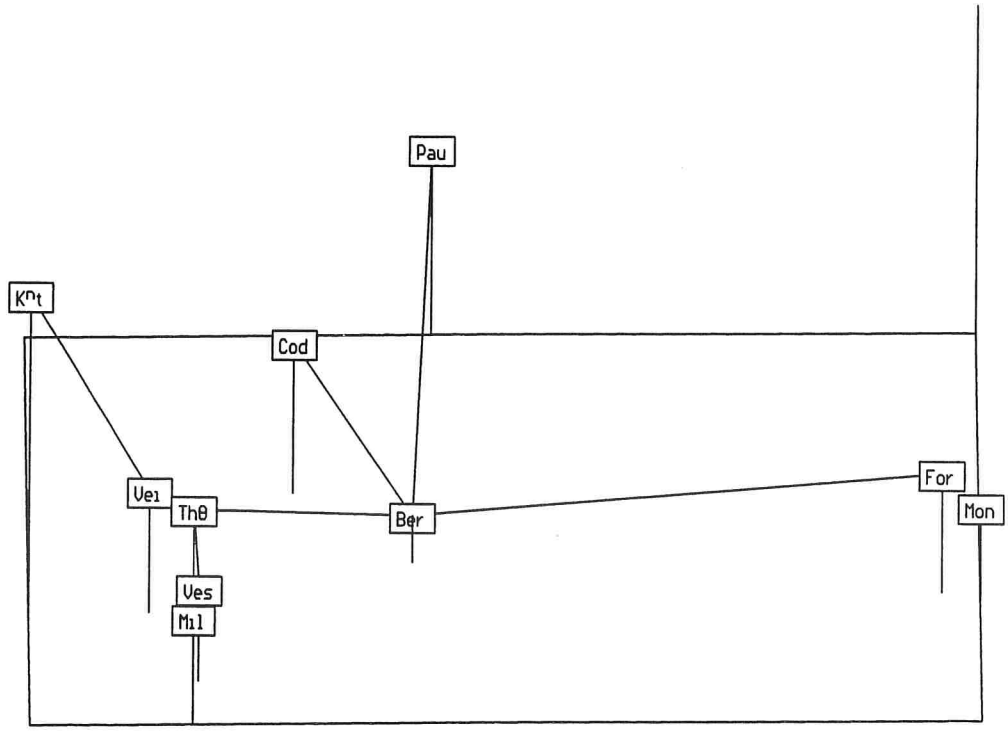


Figure 52.— AFC illustrant la proximité morphologique des populations de *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles supérieur (Ves), Venelles inférieur (Vei), Thézels (Thθ) et *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque. Les populations de *Rhodanomys transiens* de Coderet (Cod), Bergasa (Ber) et plus particulièrement celle de Paulhiac (Pau), s'éloignent des formes précédentes.

Si l'on considère la répartition géographique de ces localités nous pouvons donc séparer deux groupes, l'un aquitain, l'autre limagno-méditerranéen, dans lesquels ce caractère évoluerait dans le même sens mais à des vitesses différentes.

Un certain degré de différenciation géographique, également argumenté par la comparaison des dimensions et proportions dentaires (Tableau 20; figure 51), existerait donc chez les *Rhodanomys* du Miocène basal.

Une AFC (Figure 53) réalisée à l'aide du logiciel NTSYS prenant en compte la présence ou l'absence de dix caractères illustre ce propos: les formes de La Milloque et Thézels se séparent des formes de Coderet et Venelles tout en conservant des affinités avec cette dernière.

Toutefois, compte tenu des fréquences voisines de nombreux caractères, ces formes géographiques semblent constituer un ensemble relativement homogène et

n'auraient pas été génétiquement isolées. De plus les fréquences mesurées à Paulhiac pour le caractère "synclinal IV fermé" se rapprochent de celles observées à Coderet. Ce fait pourrait indiquer une convergence des différentes populations vers un type commun au niveau de Paulhiac.

L'existence d'une variation biogéographique, qui pourrait être de type clinale, pose le problème de l'utilisation de la taille et de la morphologie de cette lignée à des fins biostratigraphiques.

Elle impliquerait, lors de la comparaison morphologique des populations, la prise en compte des seuls caractères informatifs des tendances évolutives globales qui devraient donc être distingués des caractères variant avec la géographie.

Cette distinction n'est pas aisée car une variation géographique semble également affecter certains caractères révélateurs de tendances évolutives (mésolophe de P4/ et mésolophe de M3/, par exemple) (Tableau 24).

Les principaux caractères informatifs de tendances évolutives globales semblent être:

- P4/: présence du mésolophe, longueur du mésolophe,
- M1-2/: présence de l'antérolophe, interruption de l'endolophe
- M3/: présence de l'antérolophe, présence du mésolophe,
- P/4: présence de l'antérolophide, présence du postérolophide,
- M/1-2: présence du mésolophide, présence du postérolophide.

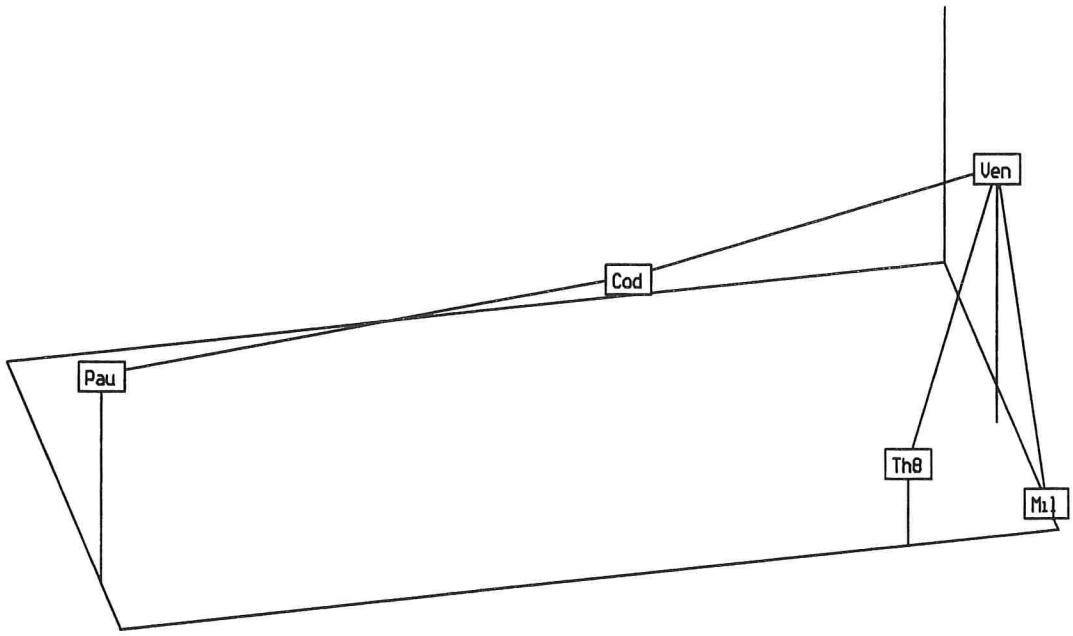


Figure 53.— AFC illustrant l'existence de distances évolutives voisines entre les populations de *Rhodanomys* de Venelles (Ven), Thézels (ThΘ), La Milloque (Mil) et Coderet (Cod). *Rhodanomys transiens* de Paulhiac apparaît distinct.

Nous réunissons dans le tableau ci-dessous les pourcentages de quelques caractères qui semblent varier avec la géographie:

Caractères / Gisements	La Milloque	Venelles	Thézels	Coderet	Paulhiac
M^{1-2}: synclinal IV fermé	22-**38**-55	56-**63**-78	24-**35**-47	63-**82**-94	79-**74**-87
P^4: synclinal IV fermé	4 -**19**-45	18-**30**-46	8- **22**-41	29-**53**-74	44-**75**-94
P^4: antérolophe absent	64-**88**-99	31-**55**-60	32-**50**-68	67-**87**-97	62-**92**-100
P^4: mésolophe absent	0 -**6**-30	7 -**16**-28	16-**31**-50	22-**42**-63	28-**58**-82
P^4: mésolophe long	24-**47**-70	42-**56**-69	9 -**22**-39	3-**12**-32	0 -**8**-38
M^3: endolophe interrompu	17-**45**-75	23-**34**-48	57-**74**-89		
M^3: mésolophe absent	0 -**0**-28	0 -**2** - 8	9 -**22**-39		

Tableau 24.— Fréquence de divers caractères dans quelques localités géographiquement séparées. Les fréquences sont exprimées en pourcentages (caractères gras) encadrés des limites de leur intervalle de confiance (petits chiffres).

L'évolution des caractères se fait dans le même sens dans les régions voisines mais à des vitesses différentes.

Eomys milloquensis nov. sp. de La Milloque possède une caractéristique particulière qui le sépare nettement de la lignée de *Rhodanomys transiens*: il s'agit de la présence de quatre racines aux molaires inférieures. En cela il pourrait être rapproché d'*Eomys gigas* de Pech du Fraysse et Portal qui possède ce caractère (Comte et Vianey-Liaud, 1989) que l'on retrouve également chez *Eomys huerzeleri* de Rickenbach et Rances.

La présence simultanée à Portal de *Eomys* aff. *quercyi* et d'un *Eomys* référable à *Eomys gigas* argumente l'existence de deux lignées séparées: une lignée *E. quercyi -E. milloquensis* nov. sp. et une lignée conduisant à *E. huerzeleri* dont on peut voir l'origine dans une forme affine de *Eomys gigas* de Pech du Fraysse (Comte et Vianey-Liaud, 1989).

Alors que chez *Eomys gigas* le mésolophe(ide) des M1-2/ (n = 15) et M/1-2 (n = 50) n'est jamais court, ce caractère paraît être assez fréquent chez *Eomys huerzeleri*. Il pourrait s'agir d'une tendance évolutive de cette lignée qui reste toutefois encore très mal connue.

Il faut faire ici mention du gisement de Dieupentale ou le matériel attribuable à la famille des Eomyidae a été déterminé de façon erronée sous le nom de *Rhodanomys schlosser*i (Baudelot et Olivier, 1978).

L'étude d'une petite collection du matériel de ce gisement (collection Vidalenc, MHNT) suggère l'existence, comme à La Milloque, de deux formes. L'une largement dominante est référable à *Eomys milloquensis* nov. sp. (présence de quatre racines sur quelques molaires inférieures et d'un mésolophide le plus souvent mi-long ou court aux

M/1-2), l'autre identifiée par une M1-2/ de faibles dimensions pourrait représenter la lignée de *Rhodanomys hugueneyae- Rhodanomys transiens*. Cette cohabitation confirme les présomptions de Brunet (1979) sur la position de ce gisement (entre La Milloque et Coderet).

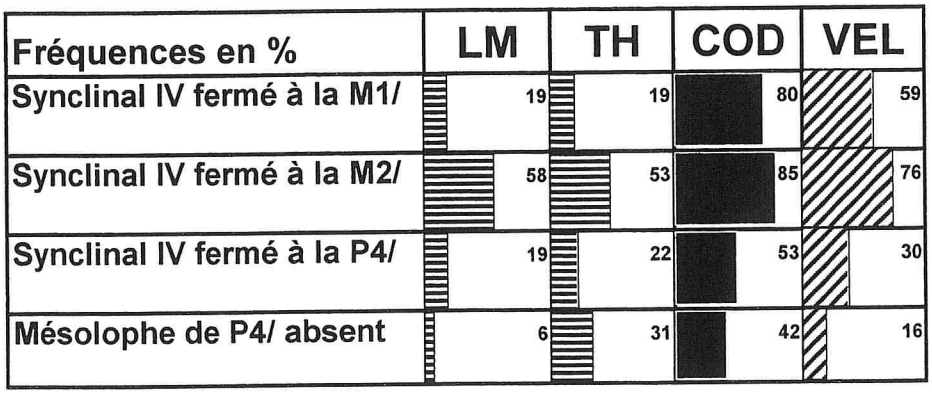


Figure 54.— Fréquence de quelques caractères paraissant varier avec la géographie chez quatre populations de *Rhodanomys* (LM = *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque, TH = *Rhodanomys* aff. *transiens* de Thézels, COD = *Rhodanomys transiens* de Coderet, VEL = *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles). Les populations aquitaines se distinguent de celles des autres régions.

Dans les niveaux stratigraphiques postérieurs paraît exister (Venelles, Thézels, Coderet) un *Rhodanomys* morphologiquement très proche de *Rhodanomys transiens* mais de plus grandes dimensions.

On pourrait voir dans cette forme un possible descendant de *E. milloquensis* nov. sp. ou de *E. huerzeleri* (déjà, Hugueney 1969 voyait dans *Rhodanomys* sp. B de Coderet le descendant possible d'un *Eomys* sp. A décrit dans un niveau inférieur du même gisement).

Cependant le matériel attribué à ce *Rhodanomys* sp. est toujours réduit et pour le moment aucune observation de quatre racines aux molaires inférieures, ce qui constituerait un argument pour relier cette forme à *Eomys milloquensis* ou *Eomys huerzeleri,* n'a été signalée.

Eomys quercyi se distingue des autres *Eomys* et présente des caractères qui semblent annoncer les *Rhodanomys*. Cependant la remarquable robustesse de sa mandibule l'écarte de l'ascendance de *Rhodanomys transiens*. Les caractères distinctifs précédents et la possession d'un patagium (Storch *et al.* 1996) pourrait faire d'*Eomys quercyi* le représentant d'un genre particulier. On ne sait pas cependant si les autres Eomyidae possédaient, ou non, un patagium.

Par ailleurs, *Eomys zitteli* présente une stabilité morphologique et dimensionnelle qui n'annonce pas la simplification observée chez les *Rhodanomys,* en outre, son schéma dentaire (vallées étroites et crêtes encadrant le sinus(ide) fortement obliques, mésolophide plus souvent long) est différent de celui des *Rhodanomys* et l'éloigne également du groupe *Eomys gigas-major*.

Si *Eomys gigas* ou une forme affine, du fait de ses dimensions, semble être en

bonne place pour prétendre à l'ascendance de *Eomys huerzeleri*, c'est *Eomys major* qui semble maintenant le meilleur candidat pour représenter celle de la lignée *E. quercyi-E. milloquensis*.

Si l'évolution de la lignée *E. quercyi* - *E. milloquensis* nov. sp. semble pouvoir servir de modèle du passage *Eomys-Rhodanomys*, l'apparition de ce dernier, parfaitement réalisé, dans le niveau MP 29 laisse soupçonner une immigration de ce genre à ce moment.

Les *Eomys* de la fin de l'Oligocène auraient ainsi été supplantés par une vague d'immigrants, les *Rhodanomys* (Figure 55).

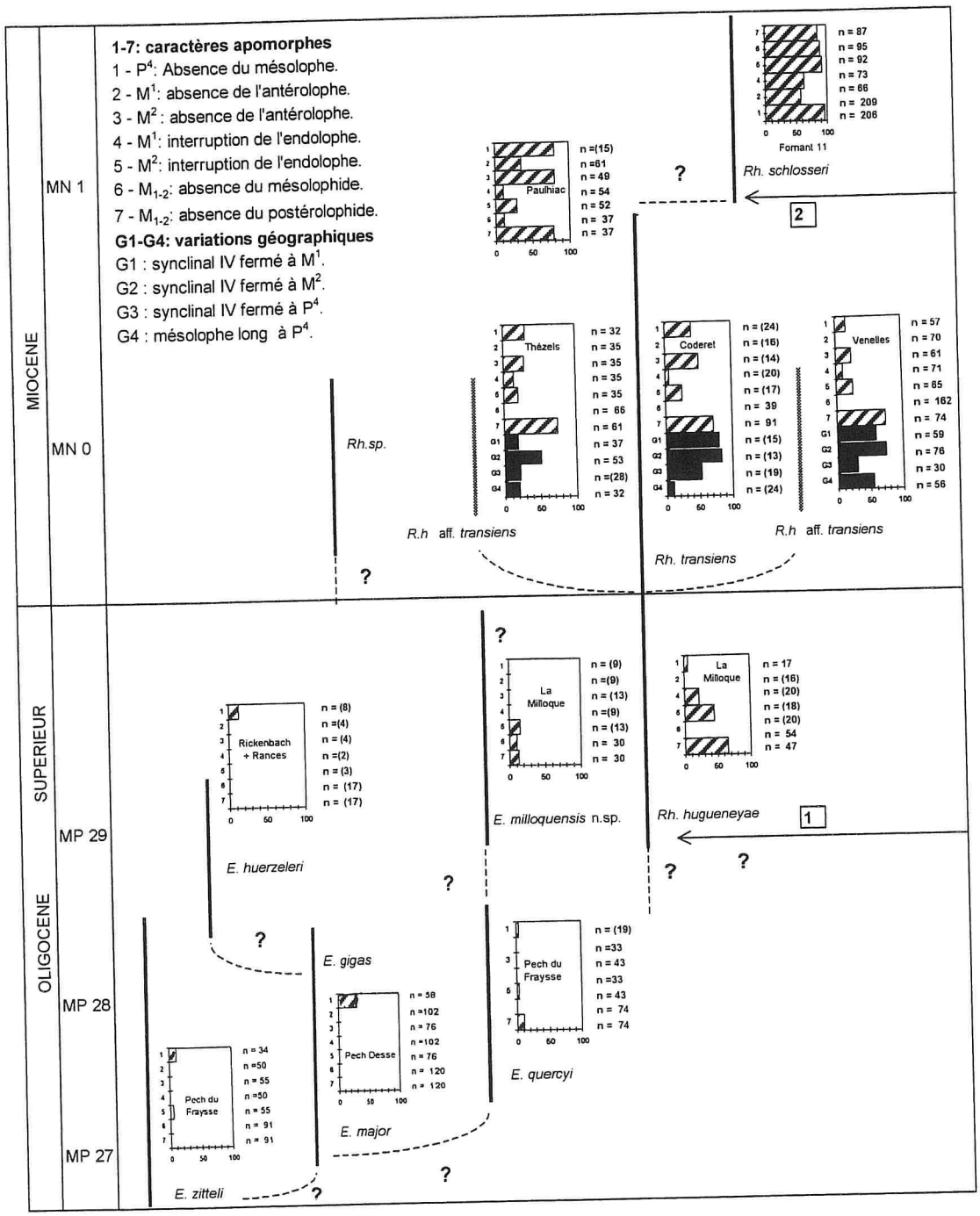


Figure 55.— Essai de représentation des lignées et des possibles relations phylogénétiques entre les différents *Eomys* et *Rhodanomys* de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur. Les traits grisés représentent les races géographiques de *Rhodanomys* aff. *transiens* qui semblent identifiables à Venelles et Thézels. Les diagrammes en barres représentent, pour les différentes populations étudiées, la fréquence des principaux caractères considérés comme évolués et de ceux (notés G) qui semblent correspondre à une varaition géographique. Pour chaque caractère le nombre de spécimens observés est indiqué. Il est entre parenthèses lorsque l'effectif est inférieur à trente. Les flèches horizontales figurent les hypothèses d'immigrations. Les traits interrompus et les points d'interrogation figurent les hypothèses de travail.

C) Dipodidae

Genre *Plesiosminthus*

A la suite de Schaub (1930) Hugueney et Vianey-Liaud (1980) reconnaissent en *Plesiosminthus promyarion* l'ancêtre de *Plesiosminthus myarion* et probablement aussi celui de *Plesiosminthus schaubi.* La variabilité à l'intérieur de ces différentes espèces est telle que seules des populations suffisamment abondantes peuvent être déterminées spécifiquement. Au sein des populations anciennes se manifestent des caractères qui annoncent à la fois l'espèce *myarion* et l'espèce *schaubi* (Hugueney et Vianey-Liaud, 1980). Les tendances évolutives mises en évidence par ces auteurs dans ces deux lignées peuvent être résumées pour l'essentiel de la façon suivante:

Dans la lignée *promyarion-myarion,* il y a accroissement des dimensions, surtout à l'avant de la rangée dentaire. Une inversion de cette tendance semble se manifester au cours du Miocène inférieur.

Sur le plan morphologique:

- l'antéroconide est isolé ou relié au protoconide à la M/1,

- le bras postérieur du protoconide est fréquent à la M/2,

- la M/3 est peu réduite et conserve une crête longitudinale entre mésolophide et métalophide tandis que l'entoconide est tuberculaire,

- la M2/ montre une constante double liaison des tubercules antérieurs.

Dans la lignée *promyarion- schaubi* se produit une augmentation plus importante de la taille des M2 et surtout des M1, tandis que les M3 sont plus petites que chez *P. promyarion.*

Sur le plan morphologique:

- la liaison antéroconide-métaconide se généralise à la M/1,

- il y a disparition du bras postérieur du protoconide à la M/2,

- le mésolophide et l'entoconide sont réduits à la M/3, qui ne montre au maximum que quatre anticlinaux externes,

- la liaison protocône-paracône par le protolophule I est générale, sans trace de double liaison, à la M2/.

P. myarion présente donc un schéma dentaire plus compliqué que celui de *P. schaubi.* De Bonis (1973) propose l'hypothèse selon laquelle l'évolution se ferait dans le sens d'une complication de la structure: *P. promyarion* étant la forme la plus simple à laquelle succède *P. schaubi* puis *P. myarion.*

Une autre hypothèse retenue par de nombreux auteurs (Schaub, 1930; Hugueney et Vianey-Liaud, 1980; Engesser, 1987), invoque le degré de développement du bras postérieur du protoconide à la M/2 qui, régresserait au cours du temps, comme dans certaines lignées d'*Eucricetodon.* Dans ce cas *P. myarion* peut être considéré comme plus primitif que *P. schaubi* pourtant plus ancien. Dans cette dernière hypothèse la réduction des M3/3 chez *P. schaubi* doit être interprétée comme un caractère évolué.

L'espèce *P. schaubi* se manifeste au niveau de Coderet (MN 0) où elle était seule

connue, *P. myarion* la remplaçant ensuite dans les gisements plus récents du Miocène inférieur. Selon Hugueney et Vianey-Liaud (1980), l'absence de la lignée *P. promyarion* - *P. myarion* au niveau de Coderet s'expliquerait par sa rareté, liée à son

M^1	Pech Desse	Pech Fraysse	Venelles	Coderet	Thézels	Chavroches
Protolophule II présent.	34/35 **97** 0,85-1,00	29/29 **100** 0,88-1,00	28/28 **100** 0,88-1,00	74/75 **99** 0,93-1,00	118/118 **100** 0,96-1,00	49/49 **100** 0,93-1,00
Protolophule I incomplet.		1/35 **3** 0,00-0,15	2/28 **7** 0,00-0,12	(0/75) **(0)** 0,00_0,05	22/118 **17** 0,10-0,28	quelques dents
Double liaison antérieure. (protolophules I + II)	0/35 **0** 0,00-0,11	0/29 **0** 0,00-0,12	0/28 **0** 0,00-0,12	(0/75) **(0)** 0,00-0,05	2/118 **1,5** 0,00-0,03	0/49 **0** 0,00-0,07
Endolophe interrompu.	2/35 **6** 0,01-0,19	0/29 **0** 0,00-0,12	1/28 **3,5** 0,00-0,18	5/71 **7** 0,02-0,16	33/121 **27** 0,17-0,38	exceptionnel **(# 0)**
Présence d'un (ou plusieurs) endostyle(s).	2/35 **6** 0,01-0,19	2/29 **7** 0,01-0,23	20/28 **71** 0,52-0,87	**+**	55/121 **45** 0,34-0,57	
Métalophe inséré en avant de l'hypocône.		23/28 **82** 0,63-0,94	1/25 **4** 0,00-0,20	(0/75) **(0)** 0,00-0,05	5/121 **4** 0,00-0,09	
Métalophe inséré sur ou en arrière de l'hypocône.		5/28 **18** 0,06-0,37	24/25 **96** 0,80-1,00	(75/75) **(100)** 0,93-1,00	116/121 **96** 0,91-1,00	
Cingulum postérieur nettement séparé de l'hypocône.	0/35 **0** 0,00-0,11	8/28 **28,5** 0,13-0,48	20/27 **74** 0,54-0,89	généralement **+**	71/121 **58,5** 0,47	49/49 **100** 0,47-0,70

M^2	Pech Desse	Pech Fraysse	Venelles	Coderet	Thézels	Chavroches
Angulation nette du cingulum antéro-lingual au niveau de l'antéroconule	16/16 **100** 0,82-1,00	21/21 **100** 0,84-1,00	28/28 **100** 0,88-1,00		37/115 **32** 0,21-0,43	
Protolophe oblique vers l'arrière. (protolophule II)	0/16 **0** 000-0,18	0/21 **0** 0,00-0,16	24/25 **96** 0,80-1,00	2/63 **3** 0,00-0,11	5/97 **5** 0,02-0,12	33/33 **100** 0,89-1,00
Protolophe oblique vers l'avant. (protolophule I)	15/16 **94** 0,70-1,00	19/21 **90** 0,70-0,99	1/25 **4** 0,00-0,20	61/63 **97** 0,89-1,00	92/97 **95** 0,88-0,98	32/33 **97** 0,84-1,00
Double liaison antérieure.	1/16 **6** 0,00-0,30	2/21 **9,5** 0,01-0,30	0/25 **0** 0,00-0,14	0/63 **0** 0,00-0,06	0/97 **0** 0,00-0,04	32/33 **97** 0,84-1,00
Interruption de l'endolophe.	12/16 **75** 0,49-0,93	16/21 **76** 0,53-0,92	0/25 **0** 0,00-0,14	tendance	40/95 **42** 0,32-0,53	
Présence de l'endostyle.	0/16 **0** 0,00-0,18	1/21 **5** 0,00-0,24	22/24 **91,5** 0,73-0,99		60/96 **62,5** 0,52-0,72	
Métalophe inséré en avant de l'hypocône.	16/16 **100** 0,82-1,00	20/21 **95** 0,76-1,00	26/26 **100** 0,77-1,00	63/63 **100** 0,94-1,00	94/96 **98** 0,93-1,00	33/33 **100** 0,89-1,00
Cingulum postérieur séparé de l'hypocône.	7/16 **44** 0,20-0,68	7/21 **33** 0,14-0,57	0/26 **0** 0,00-0,13		5/96 **5** 0,02-0,12	10/33 **30** 0,16-0,49

Tableau 25.— Fréquence de quelques caractères des M1/ et M2/ de diverses populations de *Plesiosminthus*. Le pourcentage correspondant (caractères gras) surmonte les limites de son intervalle de confiance. Les données relatives à *P. promyarion* de Pech Desse et Pech du Fraysse, *P. schaubi* de Coderet et *P. myarion* de Chavroches sont tirées de Hugueney et Vianey-Liaud (1980). Certaines informations sont issues de Hugueney (1969). Entre parenthèses: données non précisées, déduites de la lecture des articles. En blanc absence de données.

état supposé de populations isolées ou marginales. Elle a pu se développer à nouveau après la disparition de *P. schaubi*.

Deux nouveaux venus se sont depuis intégrés à ce schéma. Il s'agit d'abord de *P. winistoerferi* décrit (Engesser, 1987) dans les gisements oligocène terminal de Brochene Fluh 53 et Findreuse 11 et 14 (Engesser et Mayo, 1987). Cette espèce est caractérisée par ses fortes dimensions, le fort développement du bras postérieur du protoconide qui rejoint le bord lingual à M/2 et M/3 et la faible réduction de M3/3. Si ces deux derniers caractères sont classés comme primitifs, conformément à l'hypothèse évoquée plus haut, *P. winistoerferi* doit être considéré comme plus primitif que *P. myarion*. Il ne semble pas pour autant pouvoir prétendre à l'ascendance de ce dernier. En effet, par la fréquence et l'extrême développement du bras postérieur du protoconide il apparaît très différent et de plus ses dimensions sont nettement plus fortes.

Une autre espèce décrite plus récemment (Daams, 1996) est *P. moralesi* qui est rapproché de *P. schaubi* et considéré comme un ancêtre possible de ce dernier.

Le matériel de *Plesiosminthus* présent dans les gisements de Venelles inférieur et Thézels a été rapporté à l'espèce *schaubi* (Aguilar et *al.* 1978; Hugueney et Vianey-Liaud, 1980; de Bonis et Guinot, 1987). Cependant, une analyse fine des caractères de ces populations révèle une situation plus complexe.

En effet, au sein de la mosaïque des caractères communs (Tableaux 25 et 26) qui constituent la trame de la variabilité des populations attribuées à *P. schaubi* ou *P. myarion*, des différences de fréquences significatives autorisent à séparer les populations de Venelles, Thézels et Coderet. Les dimensions dentaires de ces populations dans des gisements quasi-contemporains argumentent, par leur différence, cette séparation (Tableau 27 et figure 57).

Compte tenu de la variabilité morphologique observée habituellement chez les espèces de *Plesiosminthus* et de ses caractéristiques biométriques, la population de Thézels, dont la variabilité est normale au sens de Simpson, peut être considérée comme homogène pour l'essentiel.

Toutefois, deux M2/, qui se distinguent par leurs dimensions plus faibles (Figure 27), suggèrent l'existence d'une autre espèce de petite taille à Thézels. Elles ont été signalées, avec doute, dans la partie systématique de ce mémoire sous la dénomination *P.*sp.? Il n'est pas impossible qu'il s'agisse en fait de variants extrêmes de *P. admyarion* nov. sp.

La population de Thézels, qui reçoit ici le nom de *P. admyarion* nov. sp., avait été rapporté à *P. schaubi* (Hugueney et Vianey-Liaud 1980; de Bonis et Guinot, 1987). Elle montre en effet des traits comparables à ceux de l'espèce décrite à Coderet (Hugueney, 1969). Elle en diffère pourtant significativement par différents caractères.

Les longueurs et largeurs moyennes (exception faite de la largeur des M/3) des molaires, comparées à l'aide du test de Student, sont significativement différentes (Tableau 28).

Les fréquences d'un certain nombre de caractères morphologiques (Tableaux 25 et 26) ont été comparées à l'aide du test du chi2 en tenant compte de la correction de Yates.

Aux molaires supérieures (Tableau 25), *P. admyarion* nov. sp. diffère de *P. schaubi* par:

* A la M1/, la persistance (17%) significative du protolophule I (χ^2 = 13,99 largement supérieur à la valeur limite de 6,64 avec un coefficient de sécurité de 99%) et parfois une double liaison (1,5%). On constate également la plus fréquente (27%) interruption (significative, χ^2 = 10,3) de l'endolophe et le cingulum postérieur moins fréquemment séparé de l'hypocône.

* A la M2/, l'interruption de l'endolophe est fréquente (40/96) à Thézels. Elle n'existerait qu'à l'état de tendance à Coderet. (Hugueney, 1969).

Aux molaires inférieures (Tableau 26):

* La liaison antéroconide-protoconide est présente sur 43% (39/91) des M/1 alors qu'elle n'a pas été observée à Coderet (0/65),

* Le bras postérieur du protoconide est présent sur 18% des M/2, alors qu'il est absent à Coderet,

* 67% des M/3 montrent cinq anticlinaux (contre 0% à Coderet), le mésolophide plus souvent réduit et l'interruption moins fréquente de l'ectolophide en arrière du mésoconide.

La plupart de ces différences sont statistiquement significatives (Tableau 27) ce qui autorise à séparer la population de Thézels de *P. schaubi* de Coderet.

Si l'on peut écarter la population de Thézels de *P. schaubi* de Coderet peut-on la rapprocher de *P. myarion* ?

Certains caractères de la forme de Thézels semblent en effet annoncer *P. myarion*:

1- antéroconide souvent relié au protoconide à la M/1,

2- présence du bras postérieur du protoconide complet sur 9,5 % des M/2 (présent sur 18% des dents),

3- présence de cinq anticlinaux linguaux sur 67% des M/3,

4- restes de protolophule I à la M1/.

L'utilisation du test du χ^2 montre que (Tableau 27), pour les caractères 1, 2 et 3, la différence n'est pas significative entre les populations de Thézels et la population type de *P. myarion* de Chavroches. De même comme chez *P. myarion* on observe à Thézels une fréquente liaison longitudinale, complète ou incomplète, entre mésolophide et métalophide

La forme de Thézels montre donc une mosaïque de caractères communs à *P. schaubi* et *P. myarion* mais avec des fréquences particulières qui l'éloignent du premier et le rapprochent du second (Figure 56).

En outre, les dimensions dentaires de l'espèce de Thézels diffèrent significativement (excepté la largeur de M/3) de celles de Coderet. Elles sont également, pour la plupart, significativement plus fortes que celles de *P. myarion* de Chavroches (Tableau 28).

M_1	Pech Desse	Pech Fraysse	Venelles	Coderet	Thézels	Chavroches
Antéroconide isolé.	54/58 **93** 0,83-0,98	43/46 **93** 0,82-0,98	4/21 **19** 0,05-0,42	quelquefois fois	35/91 **38** 0,28-0,49	(18/36) **(50)** 0,33-0,67
Antéroconide relié au métaconide.	1/58 **2** 0,00-0,09	0/46 **0** 0,00-0,08	16/21 **76** 0,53-0,92	en général	30/91 **33** 0,22-0,44	3/36 **8** 0,02-0,22
Antéroconide relié au protoconide.	0/58 **0** 0,00-0,06	2/46 **4** 0,01-0,15	1/21 **5** 0,00-0,24	0/65 **0** 0,00-0,06	39/91 **43** 0,34-0,55	(15/36) **(42)** 0,26-0,59
Mésolophide long relié au mésostylide.	58/58 **100** 0,94-1,00	46/46 **100** 0,92-1,00	14/20 **70** 0,45-0,88	65/65 **100** 0,94-1,00	89/91 **98** 0,96-1,00	36/36 **100** 0,90-1,00
mésolophide réduit (mi-long à court)	0/58 **0** 0,00-0,06	0/46 **0** 0,00-0,08	6/20 **30** 0,12-0,54	0/65 **0** 0,00-0,06	2/91 **2** 0,00-0,04	0/36 **0** 0,00-0,10

M_2	Pech Desse	Pech Fraysse	Venelles	Coderet	Thézels	Chavroches
Métalophulide II complet.	17/53 **32** 0,20-0,46	3/28 **11** 0,02-0,28	0/26 **0** 0,00-0,13	0/59 **0** 0,00-0,06	12/128 **9,5** 0,03-0,16	6/50 **12** 0,05-0,21
Métalophulide II incomplet.	24/53 **45** 0,32-0,59	15/28 **54** 0,34-0,72	0/26 **0** 0,00-0,13	0/59 **0** 0,00-0,06	11/128 **8,5** 0,03-0,15	25/50 **50** 0,36-0,64
Métalophulide II absent.	12/53 **23** 0,12-0,36	10/28 **36** 0,19-0,58	26/26 **100** 0,77-1,00	59/59 **100** 0,94-1,00	105/128 **82** 0,73-0,91	19/50 **38** 0,25-0,53
Mésolophide long relié au mésostylide.	53/53 **100** 0,93-1,00	23/28 **82** 0,63-0,94	6/26 **23** 0,09-0,43	59/59 **100** 0,94-1,00	128/128 **100** 0,96-1,00	50/50 **100** 0,93-1,00
crête supplémentaire entre métalophide et mésolophide.	1/53 **2** 0,00-0,10	4/27 **15** 0,04-0,34	0/26 **0** 0,00-0,13	1/59 **2** 0,00-0,09	7/128 **5** 0,00-0,11	**+**

M_3	Pech Desse	Pech Fraysse	Venelles	Coderet	Thézels	Chavroches
Cinq anticlinaux linguaux.	16/16 **100** 0,82-1,00	25/25 **100** 0,86-1,00	0/8 **0** 0,00-0,37	0/32 **0** 0,00-0,11	64/95 **67** 0,57-0,77	28/37 **76** 0,59-0,88
Métalophulide II complet.	2/16 **13** 0,02-0,38	0/25 **0** 0,00-0,14	0/8 **0** 0,00-0,37	0/32 **0** 0,00-0,11	0/95 **0** 0,00-0,04	2/37 **5** 0,01-0,18
Métalophulide II incomplet.	8/16 **50** 0,25-0,72	12/25 **48** 0,29-0,69	0/8 **0** 0,00-0,37	0/32 **0** 0,00-0,11	0/95 **0** 0,00-0,04	0/37 **0** 0,00-0,09
Mésolophide complet relié au mésostylide.	12/16 **75** 0,49-0,93	5/25 **20** 0,07-0,40	0/8 **0** 0,00-0,37	22/32 **69** 0,50-0,84	38/95 **41** 0,29-0,50	30/37 **81** 0,65-0,92
Ectolophide interrompu en arrière du mésoconide	1/16 **6** 0,00-0,30	4/25 **16** 0,05-0,36	0/8 **0** 0,00-0,37	10/32 **31** 0,16-0,50	11/93 **12** 0,06-0,20	

Tableau 26.— Fréquence de quelques caractères des molaires inférieures chez diverses populations de *Plesiosminthus*. Le pourcentage correspondant (caractères gras) surmonte son intervalle de confiance; Les fréquences relatives à *P. promyarion* de Pech Desse et Pech du Fraysse, *P. schaubi* de Coderet et *P. myarion* de Chavroches sont tirées de Hugueney et Vianey-Liaud (1980). D'autres informations sont issues de Hugueney (1969). Entre parenthèses: données non précisées, déduites de la lecture des articles. En blanc: absence de données.

Dent	Caractère observé	Populations comparées	CODERET	VENELLES	CODERET	THEZELS	THEZELS	CHAVROCHES
M_1	antéroconide relié au protoconide	fréquences	0/65	1/21	0/65	39/91	39/91	15/36
		KHI 2	2,989		24,375		0,006	
		signification	-		+		-	
		sécurité			99%			
M_1	mésolophide réduit, non relié au mésostylide	fréquences	0/65	6/20	0/65	2/91	2/91	0/36
		KHI 2	16,059		1,416		0,011	
		signification	+		-		-	
		sécurité	99%					
M_2	Métalophulide II absent	fréquences	59/59	26/26	59/59	105/128	105/128	19/50
		KHI 2	0		10,480		31,873	
		signification	-		+		+	
		sécurité			99%		99%	
M_2	Métalophulide II complet	fréquences	0/59	0/26	0/59	12/128	12/128	6/50
		KHI 2	0		5,382		0,220	
		signification	-		+		-	
		sécurité			95%			
M_2	Mésolophide réduit, non relié au mésostylide	fréquences	0/59	20/26	0/59	0/128	0/128	0/50
		KHI 2	55,151		0		0	
		signification	+		-		-	
		sécurité	99%					
M_3	Cinq anticlinaux linguaux	fréquences	0/32	0/8	0/32	64/95	64/95	28/37
		KHI 2	0		19,371		0,152	
		signification	-		+		-	
		sécurité			99%			
M_3	Mésolophide raccourci	fréquences	10/32	8/8	10/32	57/95	57/95	7/37
		KHI 2	9,602		9,21		16,385	
		signification	+		+		+	
		sécurité	99%		99%		99%	
M^1	Endolophe interrompu	fréquences	5/71	1/28	5/71	23/121		
		KHI 2	0,382		3,952			
		signification	-		+			
		sécurité			95%			
M^2	protolophe oblique en arrière (protolophule II)	fréquences	2/63	24/25	2/63	5/97	5/97	32/33
		KHI 2	78,612		0,94		47,84	
		signification	+		+		+	
		sécurité	99%		99%		99%	
M^2	Double liaison antérieure	fréquences	0/63	0/25	0/63	0/97	0/97	32/33
		KHI 2	0		0		57,43	
		signification	-		-		+	
		sécurité					99%	

Tableau 27.— Comparaison à l'aide du test du χ^2, des fréquences de quelques caractères des populations de *Plesiosminthus* de Venelles et Thézels avec les populations types de *P. schaubi* (Coderet) et *P. myarion* (Chavroches). Les données relatives à Chavroches et Coderet sont tirées de Hugueney et Vianey-Liaud (1980). Le signe + indique les différences significatives. Cases en blanc: absence de données.

La comparaison des proportions dentaires par le moyen des différences logarithmiques (Figure 57) montre un air de parenté entre la courbe de Thézels et celle de *P. myarion* de Saulcet, notamment par la réduction de la longueur des M2/2 et des M3/3 par rapport à *P. schaubi* de Coderet.

En outre, les dimensions de *P. admyarion* nov. sp. sont un peu plus fortes que celles de *P. myarion* de Saulcet ce qui constitue un autre argument pour placer celui-ci

dans l'ascendance de *P. myarion,* puisqu'il semble y avoir diminution de taille dans la lignée de *P. myarion* durant l'Aquitanien (Hugueney et Vianey-Liaud, 1979).

		MP 28	MN 0			MN 1
Dent	Caractère observé	PECH DESSE	VENELLES	CODERET	THEZELS	CHAVROCHES
M_1	Mésolophide réduit, non relié au mésostylide	0/58 **0**	6/20 **30**	0/65 **0**	2/91 **2**	0/36 **0**
M_2	Mésolophide réduit, non relié au mésostylide	0/53 **0**	20/26 **77**	0/59 **0**	0/128 **0**	0/50 **0**
M_3	Mésolophide réduit, non relié au mésostylide	4/16 **25**	8/8 **100**	10/32 **31**	57/95 **60**	7/37 **19**
M_1	Antéroconide relié au protoconide	0/58 **0**	1/21 **5**	0/65 **0**	39/91 **43**	15/36 **42**
M_2	Métalophulide II présent	41/53 **77**	0/26 **0**	0/59 **0**	23/128 **18**	31/50 **62**
M_2	Métalophulide II complet	17/53 **32**	0/26 **0**	0/59 **0**	12/128 **9**	6/50 **12**
M_3	Cinq anticlinaux linguaux	16/16 **100**	0/8 **0**	0/32 **0**	64/95 **67**	28/37 **76**

Figure 56.— Fréquences de quelques caractères chez diverses populations de *Plesiosminthus* (Pech Desse: *P. promyarion*; Venelles: *P. schaubi meridionalis* nov. subsp.; Coderet: *P. schaubi*; Thézels: *P. admyarion* nov. sp.; Chavroches: *P. myarion*).

La population de Venelles montre, elle aussi, un certain nombre de différences morphologiques (Tableaux 25 et 26, figure 56) avec *P. schaubi* de Coderet.

Pour un certain nombre de caractères le χ^2 reste en deça de la valeur limite de 3,84 pour un seuil de sécurité de 95%: traces de protolophule I à la M1/ (χ^2 = 2.35), métalophe inséré en avant de l'hypocône à M1/ (χ^2 = 0.336), et M2/, l'antéroconide relié au protoconide à la M/1 (χ^2 = 0.359), ectolophide interrompu en arrière du mésoconide à M/3 (χ^2 = 1.88).

La forme de Venelles diffère cependant significativement de *P. schaubi* de Coderet par le protolophe oblique vers l'arrière à la M2/ et le mésolophide plus court aux molaires inférieures (Tableau 27).

Dent	Populations comparées	LONGUEURS				LARGEURS			
		THEZELS CODERET	CODERET VENELLES	THEZELS VENELLES	THEZELS CHAVROCHES	THEZELS CODERET	CODERET VENELLES	THEZELS VENELLES	THEZELS CHAVROCHES
M^1	d.d.l	188	96	144	166	188	96	114	166
	Moyennes	1,23-1,25	1,25-1,20	1,23-1,20	1,23-1,13	1,14-1,16	1,16-1,08	1,14-1,08	1,14-1,03
	t	2,39	4,34	2,45	10,84	2,35	6,83	4,86	11,03
	signification	+	+	+	+	+	+	+	+
	sécurité	95%	99%	95%	99%	95%	99%	99%	99%
M^2	d.d.l	63	87	135	142	172	85	133	142
	Moyennes	1,11-1,13	1,13-1,07	1,11-1,07	1,11-1,03	1,02-1,07	1,07-1,00	1,02-1,00	1,02-1,00
	t	2,06	4,64	2,87	6,34	6,41	6,63	1,83	1,92
	signification	+	+	+	+	+	+	-	-
	sécurité	95%	99%	99%	99%	99%	99%		
M^3	d.d.l	98			100	98			100
	Moyennes	0,79-0,75			0,79-0,74	0,80-0,76			0,80-0,82
	t	3,00			3,88	2,97			1,56
	signification	+			+	+			-
	sécurité	99%			99%	99%			
M_1	d.d.l	205	82	159	176	205	82	159	176
	Moyennes	1,33-1,30	1,30-1,27	1,33-1,27	1,33-1,19	0,92-0,96	0,96-0,91	0,92-0,91	0,92-0,87
	t	3,18	1,73	4,00	13,46	5,83	3,88	0,865	5,77
	signification	+	-	+	+	+	+	-	+
	sécurité	99%		99%	99%	99%	99%		99%
M_2	d.d.l	180	82	146	169	180	81	145	169
	Moyennes	1,19-1,21	1,21-1,19	1,19-1,19	1,19-1,12	0,95-0,99	0,99-0,95	0,95-0,95	0,95-0,93
	t	2,02	1,55	0	6,67	5,02	3,49	0	2,43
	signification	+	-	-	+	+	+	-	+
	sécurité	95%			99%	99%	99%		95%
M_3	d.d.l	127	38	106	134	127	38	89	134
	Moyennes	0,89-0,86	0,86-0,90	0,89-0,90	0,89-0,88	0,80-0,80	0,80-0,78	0,80-0,78	0,80-0,78
	t	3,00	1,87	0,55	1,02	0	1,11	0,97	1,03
	signification	+	-	-	-	-	-	-	-
	sécurité	99%							

Tableau 28.— Comparaison, à l'aide du test de Student (t), des longueurs et largeurs moyennes des molaires des populations de *Plesiosminthus* de Thézels et Venelles entre elles et avec celles des populations types de *P. schaubi* (Coderet) et *P. myarion* (Chavroches). d.d.l: degrés de liberté.

La figure 57 montre que, les proportions dentaires de la forme de Venelles s'écartent de *P. schaubi*, notamment par une réduction significative (Tableau 28) de la longueur des deux premières molaires supérieures. D'une façon générale elle en diffère par ses dimensions un peu plus faibles, les M1-2/ étant significativement plus courtes et les M1-2/ et M/1-2 significativement moins larges.

Les trois populations de Coderet, Thézels et Venelles montrent donc des caractères communs qui avaient fait rapporter les formes de ces deux derniers gisements à l'espèce *P. schaubi* décrite d'après le matériel de Coderet.

Pourtant, pour plusieurs caractères, les différences entre ces populations sont significatives, il est donc permis de conclure à leur non identité.

Doit-on pour autant les considérer comme espèces distinctes ou appartenant à un taxon de rang inférieur ? Elles pourraient en effet représenter des variants géographiques de *P. schaubi* à l'instar de ce que l'on peut soupçonner chez *Peridyromys murinus, Adelomyarion vireti* ou *Rhodanomys transiens.*

Bien que montrant une réduction marquée des mésolophides et des dimensions

plus faibles que l'espèce type de Coderet, la forme de Venelles montre avec cette dernière de très nombreux caractères communs. Il ne nous semble donc pas opportun d'élever cette forme au rang de nouvelle espèce. Nous considérons quelle représente une sous-espèce géographique de l'espèce *P. schaubi.*

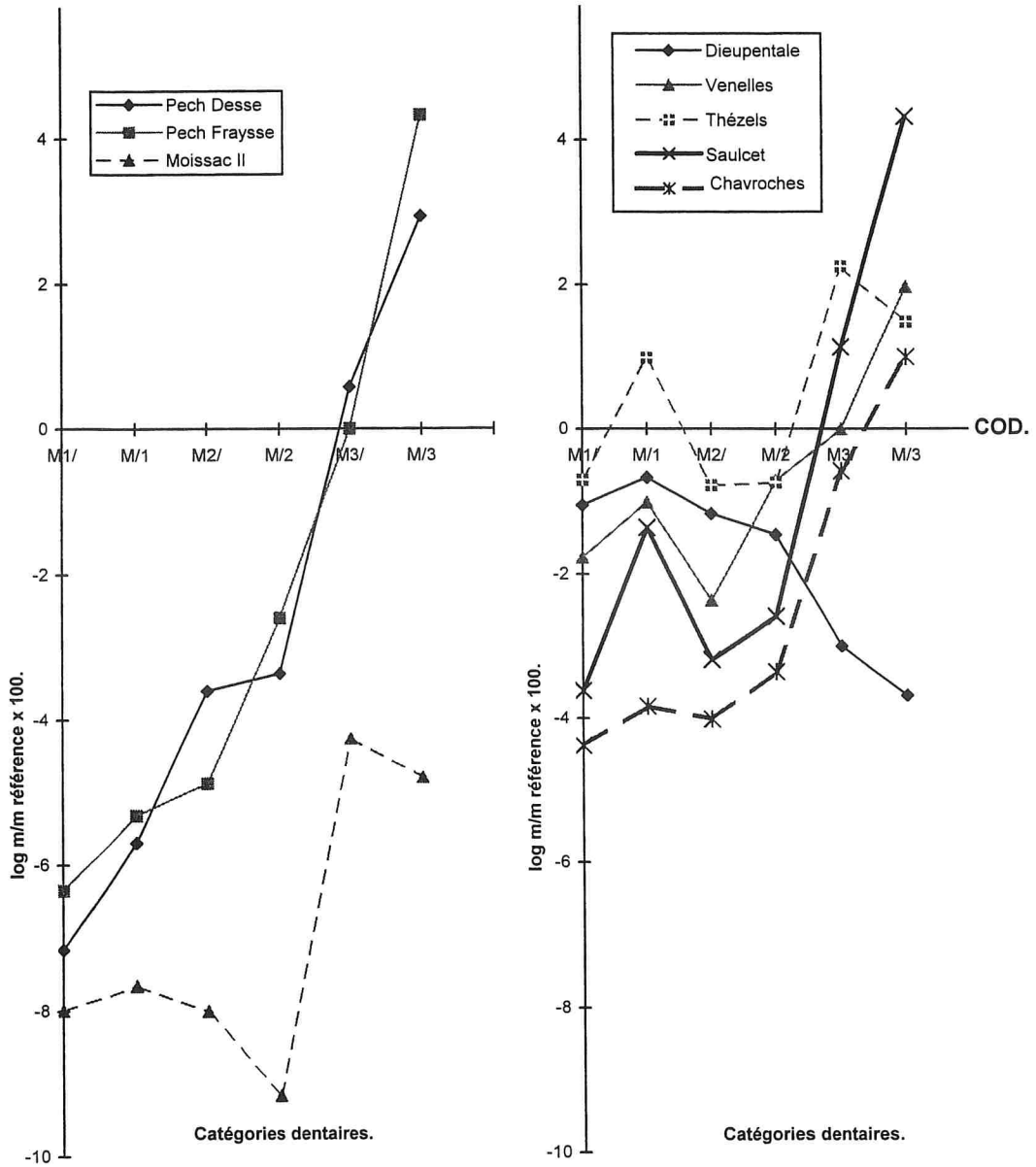


Figure 57.— Comparaison des moyennes des longueurs des molaires en utilisant les différences logarithmiques (échelle logarithmique x 100 afin de séparer les courbes). La population de référence notée COD est celle de Coderet (Hugueney, 1969). Pour faciliter la lecture le graphique a été scindé en deux parties: celle de gauche compare les populations de Pech Desse et Pech du Fraysse (MP 28) (*P. promyarion*) et celle de Moissac II à la population de référence (axe des abscisses); celle de droite montre que les proportions dentaires de *P. admyarion* nov. sp. de Thézels ont un air de parenté (proportions des M2/2 et de la M/3 par rapport aux autres dents) avec celles de *P. myarion* de Chavroches et de Saulcet. Les dimensions sont tirées de Hugueney et Vianey-Liaud (1980) et Baudelot et Olivier (1978).

Il en est tout autrement pour la forme de Thézels qui nous semble constituer un jalon important dans l'histoire du genre en Europe occidentale. Les différences qu'elle montre avec l'espèce de Coderet sont suffisamment marquées et nombreuses pour considérer qu'elle représenterait la lignée conduisant à *P. myarion* dont elle annonce les caractéristiques morphologiques.

Une AFC portant sur 24 caractères (Figure 58) illustre la communauté de caractères et les différences qui existent entre l'espèce de Thézels et celles de Coderet (*P. schaubi*), Venelles (*P. meridionalis* nov. subsp.) et Chavroches (*P. myarion*), la distance apparaissant plus faible avec cette dernière.

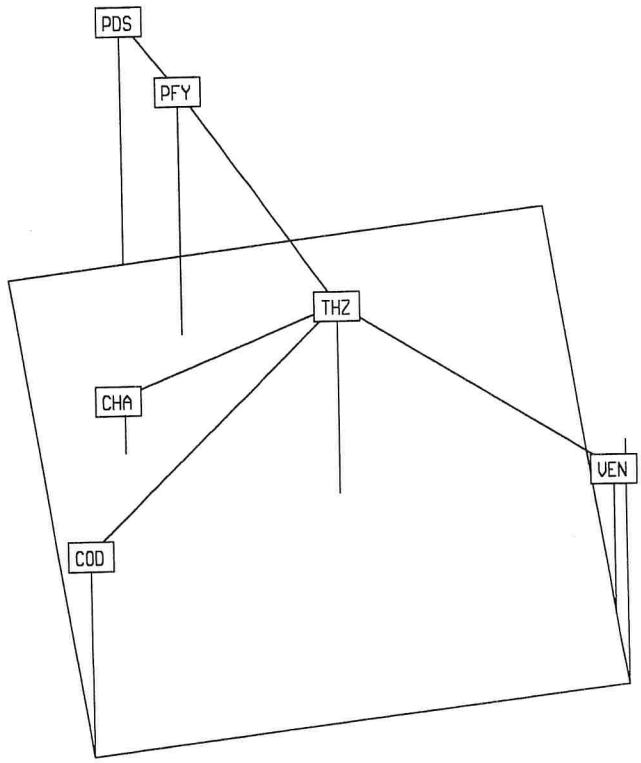


Figure 58.— AFC montrant la proximité entre les populations de *Plesiosminthus promyarion* de Pech Desse et Pech du Fraysse. Les populations de la transition Oligo-Miocène, *P. admyarion* nov. sp. de Thézels, *P. schaubi* de Coderet, *P. schaubi meridionalis* nov. subsp. en sont distinctement éloignées. *P. admyarion* montre avec *P. myarion* de Chavroches une distance plus faible qu'avec les précédents.

Il faut faire mention ici de deux populations citées dans la littérature (Baudelot et Olivier, 1978): celles de Dieupentale et Moissac II. La description faite par ces auteurs de la forme de Dieupentale est en faveur d'un rapprochement avec *P. schaubi* (antéroconide isolé du protoconide et relié au métaconide, mésolophide long à M/1, bras postérieur du protoconide non signalé à M/2, protolophe proverse à M2/), caractères qui l'isolent aussi de *P. admyarion* nov. sp. de Thézels et de *P. meridionalis* nov. subsp. de Venelles. La longueur des M3/3 de Dieupentale, qui situe cette forme dans la tendance de *P. schaubi* à la réduction de ces catégories dentaires, apparaît plus faible que chez la

population-type de Coderet. Toutefois l'effectif de ces catégories dentaires est réduit particulièrement pour les M3/ (6 dents). L'attribution taxonomique *P.* aff. *schaubi* paraît mieux indiquée en l'attente d'une comparaison plus précise.

C'est également à *P. schaubi* que Baudelot et Olivier (1978) attribuent l'abondante population de Moissac II. Ses dimensions inférieures à celles de Dieupentale, l'antéroconide toujours isolé à M/1, nous semblent plutôt, par rapport aux espèces précédemment étudiées, être un signalement correspondant à *P. promyarion.*

Pour les M1-2/ (Figure 27), les dimensions, un peu plus faibles que celles de *P. promyarion* de Pech du Fraysse, se placent à la partie inférieure du domaine de variation des dents de *P. admyarion* nov. sp. de Thézels. Remarquons également que les proportions dentaires (Figure 57) de la forme de Moissac II ont un air de parenté avec celles de *P. admyarion* nov. sp. de Thézels.

Cette population, dans la même région géographique que Thézels mais dans un niveau nettement plus ancien, pourrait représenter un intermédiaire entre *P. promyarion* et *P. admyarion* nov. sp. Seule une étude détaillée de la morphologie de cette forme permettra, peut être, d'argumenter cette hypothèse.

Il semble possible d'avancer la même hypothèse pour la population de La Milloque attribuée à *P. schaubi* (Brunet, 1979). En effet les M/2 de ce gisement nous ont montré la présence, comme à Thézels, d'un métalophulide complet (5/21) ou incomplet (2/21) alors que cette crête est absente à Coderet et Venelles. Une comparaison des populations de Moissac II et La Milloque pourrait permettre, tout en identifiant des jalons de la lignée conduisant à *P. admyarion* nov. sp., de préciser les positions biochronologiques relatives de ces deux localités probablement très proches.

Finalement, la situation au cours de la période correspondant au niveau de Coderet (MN 0) apparaît beaucoup plus complexe qu'on ne le pensait: *P. schaubi* y côtoie en effet plusieurs autres espèces dont *P. admyarion* nov. sp., représentant probable de la lignée conduisant à *P. myarion.*

Un nouveau scénario pour l'évolution de ce genre en Europe occidentale semble devoir mettre en scène une phase rapide de cladogénèse à la fin de l'Oligocène supérieur (Figure 59).

A partir du stock ancestral *P. promyarion*, dont les dimensions s'accroissent, diverses populations se séparent qui isolent et sélectionnent des caractères particuliers allant dans le sens d'une simplification de structure (Venelles, Coderet) ou au contraire dans celui d'une complication relative du schéma dentaire (Thézels).

Se détachent d'une part les rameaux conduisant à *P. schaubi* sur lequel pourrait se placer *P. moralesi* décrit à Sayaton 1 (MP 29) (Alvarez *et al.*, 1996) et vers *P. schaubi meridionalis* nov. subsp. avec simplification du schéma occlusal et d'autre part un rameau qui, avec complication progressive du schéma occlusal, conduirait à *P. myarion* en passant par *P. admyarion* nov. sp.

P. winistoerferi de la Molasse Suisse constitue-t-il une lignée migrante séparée de *P. promyarion* (Engesser, 1987) ou participe-t-il à cette phase de diversification de l'Oligocène terminal ?

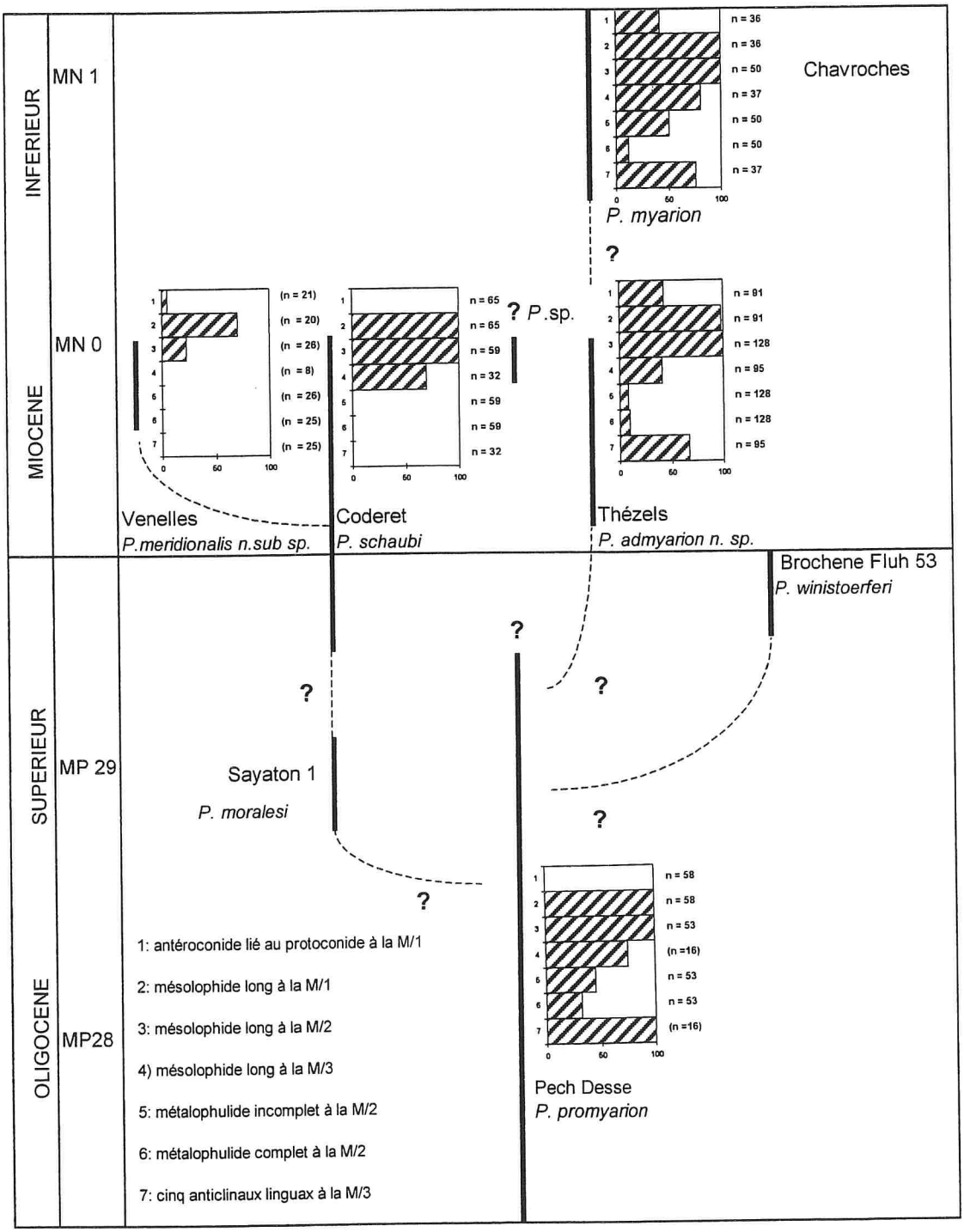


Figure 59.— Essai de représentation des lignées et des possibles relations phylogénétiques entre différentes populations de *Plesiosminthus* de l'Oligocène supérieur et de l'Aquitanien. Les diagrammes en barres visualisent l'évolution de la fréquence de quelques caractères. Pour chacun d'eux le nombre de spécimens dentaires observés est précisé. Il est entre parenthèses lorsque l'effectif est inférieur à trente. Les traits interrompus et les points d'interrogation figurent les hypothèses de travail.

Si la possession du bras postérieur du protoconide est strictement considérée comme un caractère primitif alors, *P. winistoerferi,* chez qui ce caractère est constant à M/2 et M/3 est plus primitif que *P. promyarion* et ne peut en être le descendant. Si au contraire ce caractère représente une complication moderne de la structure alors *P. winistoerferi* peut-être un descendant de *P. promyarion.*

Cette lignée qui complique son schéma dentaire semble pourtant disparaître à la fin de l'Oligocène. Peut-être faut-il chercher dans sa forte taille les raisons de cette disparition alors que, par ailleurs, les dimensions ont tendance à diminuer chez *P. myarion* (Hugueney et Vianey-Liaud, 1980). A l'orée du Miocène, seul *Plesiosminthus myarion* subsiste alors que tous les autres rameaux du genre semblent bien s'éteindre. Les hypothèses explicatives de ce phénomène (modifications de l'environnement, meilleure adaptation à de nouvelles conditions, compétition...) ne peuvent être que conjecturales.

D) Gliridés

L'espèce *Peridyromys murinus* (POMEL, 1853) est présente à Thézels et Venelles. Elle est particulièrement bien représentée à Venelles supérieur. En Aquitaine elle existe à Paulhiac (de Bonis, 1973) ainsi qu'à Dieupentale et Moissac II (Baudelot et Olivier, 1978). On la rencontre également à Coderet (Hugueney, 1969), Saint-Victor-La-Coste (Gard) (Hugueney, 1968) et au Relais des Cathares (Aude).

De Bonis (1973), comparant les *Peridyromys* de l'Agenais avec ceux d'autres gisements français, remarquait l'existence d'une apparente anarchie dans la distribution d'un certain nombre de caractères. Tenant compte de la répartition géographique des différents gisements il arrivait à la conclusion que les *Peridyromys* de l'Oligocène terminal et de l'Aquitanien ne forment pas une unité homogène mais auraient été séparés en races géographiques, sans que les liens d'ensemble du groupe n'aient été forcément coupés.

La présence de *Peridyromys* à Venelles (Sud-Est de la France) d'une part, à Thézels (Aquitaine) d'autre part offrait la possibilité de compléter l'argumentation en faveur de cette hypothèse. L'étude du *Peridyromys* de Relais des Cathares (Aguilar, 1977) était en outre l'occasion d'étudier une population à peu près à mi-chemin entre l'Aquitaine et le Sud-Est de la France.

La mesure de la fréquence de divers caractères (Tableau 29) montre que la forme de Thézels (Aquitaine) se distingue de celle de Venelles (Bouches-du-Rhône).

Aux molaires supérieures:

- la présence de deux centrolophes est significativement moins fréquente à Thézels,

- la crête accessoire entre protolophe et centrolophe antérieur y est également moins fréquente, mais la différence n'est statistiquement significative qu'avec la forme de Venelles inférieur.

Aux molaires inférieures sont statistiquement significatives les différences suivantes:

- jonction métalophide-métaconide plus fréquente à Thézels,
- liaison antérolophide-protoconide plus fréquente à Venelles supérieur,
- crête accessoire dans le postérosinuside peu fréquente à Thézels.

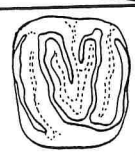
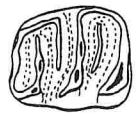
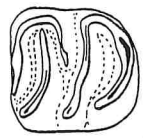
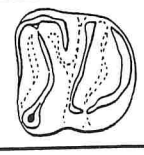
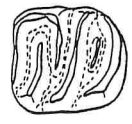
Caractères \ Gisements		Venelles inférieur	Venelles supérieur	Thézels	Relais des Cathares
Présence de deux centrolophes.		21/22 **95** ***0,77-1,00***	37/42 **88** ***0,74-0,96***	10/20 **50** ***0,27-0,73***	18/35 **51** ***0,34-0,68***
Crête accessoire entre protolophe et centrolophe antérieur		7/22 **32** ***0,14-0,55***	5/42 **12** ***0,04-0,26***	1/21 **5** ***0,00-0,24***	5/35 **14** ***0,05-0,30***
Postérolophe indépendant du protocône.		0/22 **0** ***0,00-0,15***	1/42 **2** ***0,00-0,13***	3/21 **14** ***0,03-0,36***	8/36 **22** ***0,10-0,39***
Jonction métalophide-métaconide.		10/15 **70** ***0,41-0,82***	16/37 **43** ***0,27-0,60***	16/18 **89** ***0,66-0,99***	10/22 **45** ***0,25-0,67***
Antérolophide relié au protoconide.		5/15 **33** ***0,12-0,60***	17/37 **46** ***0,30-0,63***	2/16 **13** ***0,02-0,38***	8/21 **38** ***0,18-0,61***
Liaison postérolophide-entoconide.		8/15 **53** ***0,28-0,75***	23/37 **62** ***0,53-0,78***	11/18 **61** ***0,37-0,82***	16/22 **73** ***0,50-0,89***
Liaison mésolophide-entoconide.		15/15 **100** ***0,79-1,00***	35/37 **95** ***0,82-0,94***	17/18 **94** ***0,73-1,00***	22/22 **100** ***0,85-1,00***
Crête accessoire dans le postérosinuside		6/15 **40** ***0,17-0,66***	23/37 **62** ***0,53-0,78***	1/18 **6** ***0,00-0,27***	12/24 **50** ***0,29-0,70***

Tableau 29.— Variation de la fréquence des principaux caractères du schéma occlusal des M1-2/ et M/1-2 chez diverses populations de Peridyromys murinus. Le chiffre en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le chiffre en caractères gras est le pourcentage correspondant qui surmonte les limites de son intervalle de confiance.

Le tableau 30 situe ces populations par rapport aux formes antérieurement décrites dans différentes régions géographiques. Il montre que dans le Miocène basal (MN 0) les populations de Venelles supérieur et inférieur paraissent morphologiquement comparables à la forme de Coderet, tandis que le *Peridyromys* de Thézels s'en distingue clairement tout en formant avec ceux de Paulhiac et Laugnac un ensemble apparemment homogène.

Le bassin d'Aquitaine constituerait donc une unité biogéographique distincte.

Cependant la population du Relais des Cathares (Aguilar, 1977) qui présente des fréquences comparables à celles de Venelles ou Coderet pour la plupart de ses caractères, montre aux molaires supérieures une fréquence de la présence de deux centrolophes identique à celle de Thézels. Ce fait mis en rapport avec la position géographique de ce gisement suggère une possible variation clinale entre l'Aquitaine et le Sud-Est de la France et donc un isolement partiel de ces domaines biogéographiques. Ce relatif isolement tendrait à disparaître au cours de l'Aquitanien supérieur où l'on semble assister à une homogénéisation des fréquences de certains caractères chez les *Peridyromys* (Tableau 30).

Biochronologie	*M.P. 29*	*INTERVALLE M.N. 0 - M.N. 1*						*BIOZONE M.N. 2*		
Régions	EST-LANGUEDOC - PROVENCE			LIMAGNE	LANGUEDOC	AQUITAINE		AQUITAINE	LIMAGNE	LANGUEDOC
Gisements / Caractères	Saint-Victor-la-Coste.	Venelles inférieur. MN 0	Venelles supérieur. MN 0	Coderet couche 3 MN 0	Relais des Cathares MN 1	Thézels MN 0	Paulhiac MN 1	Laugnac	Montaigu-le-Blin	Bouzigues
Présence de deux centrolophes aux M^{1-2}	100	95	88	79	51	50	60	100	97	99
Présences d'un crête accessoire entre protolophe et centrolophe antérieur aux M^{1-2}.	48	32	12	20	14	5	7	5	0	17
Absence de crêtes accessoires aux M_{1-2}.	11	60	35	45	50	100	76	96	76	69
Présence d'une seule crête accessoire aux M_{1-2}.	37	40	65	49	46	6	24	4	24	29
Présence de deux crêtes accessoires aux M_{1-2}.	52	0	0	6	4	0	0	0	0	2

Tableau 30.— Variation de la fréquence, exprimée en pourcentage, de cinq caractères chez diverses populations de Peridyromys échelonnées entre le niveau repère MP 29 de l'Oligocène supérieur et la biozone MN 2 du Miocène inférieur et classées en fonction de leur région de provenance. Les données de Saint-Victor-La-Coste, Coderet, Paulhiac, Laugnac, Montaigu-le-Blin et Bouzigues sont celles de Daams (1981). Les zones en noir mettent en évidence un probable particularisme des populations d'Aquitaine durant l'Aquitanien.

Conclusion

L'hypothèse d'un isolement géographique relatif de la région Aquitaine est maintenant étayée par plusieurs observations convergentes chez les Eomyidae, Cricetidae et Gliridae. Le degré d'isolement semble avoir été variable selon les groupes de Rongeurs.

Chez les Eomyidae les différences se manifestent par les dimensions et proportions dentaires et par les fréquences de divers éléments de la morphologie. C'est également la fréquence de certains caractères qui révèle les variations géographiques chez les Gliridés. Les différences paraissent s'estomper, du moins pour certains caractères, au cours de l'Aquitanien. Dans les deux cas il est possible de distinguer des races géographiques mais les différences paraissent insuffisantes pour établir des coupures spécifiques.

Il n'en est pas de même chez les *Eucricetodon* pour lesquels le bassin d'Aquitaine constitue la patrie d'une lignée particulière conduisant de *E. praecursor* du niveau repère de La Milloque (MP 29) à *E. thezelensis* nov. sp. de Thézels (MN 0) et peut être au delà vers *E. hesperius* de Paulhiac. Une différenciation géographique paraît affecter également l'espèce *Adelomyarion vireti.*

A l'Oligocène terminal, on assiste chez le genre *Plesiosminthus* à une explosion de formes qui semblent se développer préférentiellement dans certaines régions géographiques: *P. schaubi* en Limagne, *P. meridionalis* dans le Sud de la France, *P. admyarion* dans le bassin d'Aquitaine. Ce dernier se placerait dans l'ascendance de *P. myarion.* La topographie liée au Massif Central de cette époque et au fossé de la Limagne pourrait avoir joué un rôle dans cette différenciation géographique.

Une autre lignée particulière, celle de *P. winistoerferi* se manifeste en Suisse.

On assiste au début du Miocène à l'extinction de la plupart de ces rameaux, la lignée de *P. myarion* semblant seule subsister.

D'autres groupes, Sciuridae (même si quelques indices d'une variation géographique semblent exister chez *Heteroxerus*), *Melissiodontinae*, certains Gliridae, sont trop mal documentés pour apporter des informations de cet ordre sur cette période.

Le genre *Issiodoromys,* dont la présence et l'abondance dans les gisements sont sans doute liées à un environnement bien particulier, ne semble pas montrer, quant-à lui, de variation morphologique dans ces zones géographiques. Cependant il disparaît plus précocément de Suisse où on l'observe pour la dernière fois à Brochene Fluh 19/20. Encore extrêmement abondant à Thézels dans un environnement lui convenant probablement encore parfaitement, il s'éteint seulement au cours de l'Aquitanien inférieur puisque cette espèce est encore présente à Plaissan. Enfin cette période voit arriver des migrants, notamment les Lagomorphes ainsi que, probablement, le genre *Rhodanomys.*

La recherche des critères d'analyse morphologique, la recherche des polarités morphométriques dans le temps et dans l'espace, la recherche des successions biostratigraphiques conduisent à définir les tendances évolutives des lignées et, le cas échéant, le degré de différenciation géographique.

On observe ainsi chez les lignées de rongeurs de l'Oligocène supérieur et du Miocène basal d'Europe occidentale, des tendances générales, morphologiques et biométriques, sans doute liée à l'évolution de l'environnement global, mais également aussi des variations d'ordre géographique qui semblent, du moins pour certaines d'entre elles, s'estomper au cours de l'Aquitanien.

La transformation évolutive des différents groupes de rongeurs ne paraît pas se

faire à la même vitesse et avec la même ampleur, pas plus que, au sein de ceux-ci, l'évolution des différents caractères ne se produit de façon synchrone. Ce type d'évolution en mosaïque des caractères a été observé notamment chez les *Eucricetodon* et chez *Adelomyarion vireti.*

L'évolution paraît lente chez *Adelomyarion vireti* avec des transformations morphologiques limitées, une faible différenciation géographique et une augmentation significative modérée de la longueur des M2/2.

Le genre *Plesiosminthus* paraît au contraire se distinguer par une très rapide et importante diversification au cours de l'Oligocène terminal; une seule de ces lignées se prolongera dans l'Aquitanien.

Dans la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens,* la comparaison statistique des populations de Venelles, Thézels et Coderet montre que, contrairement à ce que pourrait suggérer certaines variations observées, les différences significatives entre caractères informatifs des tendances évolutives sont peu nombreuses et disparates. Le même grade évolutif semble donc atteint pas ces trois populations. D'autres différences morphologiques ainsi que les variations dimensionnelles des populations paraissent être d'origine géographique.

Ces faits qui ne remettent pas en cause l'intérêt de l'utilisation biochronologique des lignées de rongeurs et particulièrement de celle des *Rhodanomys* au cours de l'Oligocène terminal et du Miocène basal, montrent cependant qu'elle doit prendre en compte une variation géographique des populations au cours de cette période comme c'est le cas pour le Miocène *pro parte* (Escarguel, 1995, Escarguel et Aguilar, 1997).

CHAPITRE III. RYTHME ET MODALITES DE L'EVOLUTION EN RAPPORT AVEC L' ENVIRONNEMENT

L'Oligocène supérieur et la période de transition avec le Miocène montrent une faune remarquablement diversifiée (53 taxons sont présents à Pech du Fraysse, 52 à Coderet). Cette diversité va de pair avec d'importants changements de la composition des faunes, dont les principaux sont résumés, au niveau générique, par la figure 60.

Plusieurs phases semblent pouvoir être distinguées. L'intervalle Pech du Fraysse (MP 28) - La Milloque (MP 29) voit la disparition de plusieurs taxons parmi les rongeurs mais aussi les grands mammifères. Ce premier épisode est suivi entre les niveaux de La Milloque (MP 29) et Dieupentale (intervalle MP 29 - MN 0) de l'apparition, qui semble échelonnée dans le temps, de plusieurs taxons, correspondant peut-être pour certains à des migrations successives. Une nouvelle phase d'extinction beaucoup plus importante se produit dans l'intervalle Coderet (MN 0) - Paulhiac (MN 1). Ces disparitions ne seront pas compensées immédiatement par des arrivées, de ce fait la faune de rongeurs de l'Aquitanien est très appauvrie.

Il faut sans doute chercher l'origine de ces faits dans les modifications climatiques - période plus sèche et froide à la fin de l'Oligocène suivie d'un réchauffement et d'une

humidité devenant progressivement plus importante au Miocène - qui marquent cette période (Gorin, 1975; Hugueney, 1984; Berger, 1990; Chateauneuf & Nury; 1995).

Parmi les disparitions, l'une des plus remarquables est celle de l'importante famille des théridomyidés. Parmi eux le genre *Issiodoromys* est encore documenté par quelques dents dans l'Aquitanien inférieur de Plaissan. S'il est rare dans les gisements légèrement plus anciens de Venelles et Coderet, il abonde au contraire dans le gisement contemporain de Thézels. Sa disparition semble beaucoup plus précoce en Suisse où il n'est plus documenté postérieurement à la localité de Brochene Fluh 19/20 (MP 29).

Ces faits suggèrent que si des modifications environnementales ont peut être causé la disparition progressive des *Issiodoromys,* elles pourraient avoir eu des conséquences au niveau régional avant leur généralisation fatale au genre. La comparaison des faunes des gisements étudiés dans ce mémoire révèle, à la limite Oligocène-Miocène, une diversification géographique plus ou moins marquée de certains groupes de rongeurs. Cela semble le cas chez les Dipodidae pour lesquels la fin de l'Oligocène est marquée par une importante diversification dont il ne semble subsister, à l'Aquitanien, que *Plesiosminthus myarion*. Une diversification semble également se produire, au même moment chez les genres *Eucricetodon* et *Rhodanomys* et au sein des Gliridae, chez *Peridyromys*. Chez ces derniers une homogénéisation des fréquences des caractères des populations semble se mettre en place au cours de l'Aquitanien.

Est ainsi posé le problème des facteurs qui ont présidé aux modifications fauniques de la fin de l'Oligocène non seulement à l'échelle globale mais aussi à l'échelle régionale.

Une faune est un système complexe siège de nombreuses interactions, entre ou au sein même des espèces d'une part, et avec le milieu (sol, végétation, climat) d'autre part. Peut-on relier les variations régionales constatées au niveau faunique à des types de paysages ? Est-il possible d'associer les modifications observables de la composition des faunes à des variations climatiques ? Ces dernières sont argumentées en milieu continental par l'étude de la flore et plus particulièrement la microflore ainsi que par la sédimentologie. Du fait de l'interaction océans-continents dans le déterminisme des climats, il est intéressant de confronter aussi ces informations à celles des variations des températures océaniques mises en évidence par l'étude du rapport isotopique de l'oxygène des carbonates.

Notre objectif est de tenter une confrontation des informations fournies par ces différentes approches sur l'environnement, à celles apportées par l'étude des faunes de rongeurs au cours de la période étudiée. Pour ce faire, différentes méthodes ont été utilisées. Certaines ont été critiquées parce qu'elles appliquent la méthode actualiste à des faunes anciennes dont les contenus sont très différents des formes actuelles. Parmi les approches récentes, la méthode des cénogrammes, basée sur l'étude de la distribution pondérale des espèces dans les communautés de mammifères, inspirée par les travaux de l'écologiste Espagnol Valverde (1964), a été développée par Legendre (1986-1989). D'autres travaux ont montré l'existence d'une relation entre les fluctuations climatiques, et l'évolution de la diversité spécifique chez les mammifères ou entre l'évolution des paléotempératures et l'évolution de la diversité spécifique intrafamiliale (Legendre, 1987 b). Chez les rongeurs, les types adaptatifs dentaires sont liés au régime alimentaire et à l'environnement; l'étude de l'évolution de l'abondance et

de la diversité de ces derniers peut être interprétée en terme de paléoenvironnement (Vianey-Liaud, 1990). A la mise en application de quelques unes de ces méthodes, nous ajouterons enfin un essai mettant en oeuvre les méthodes de classification statistique.

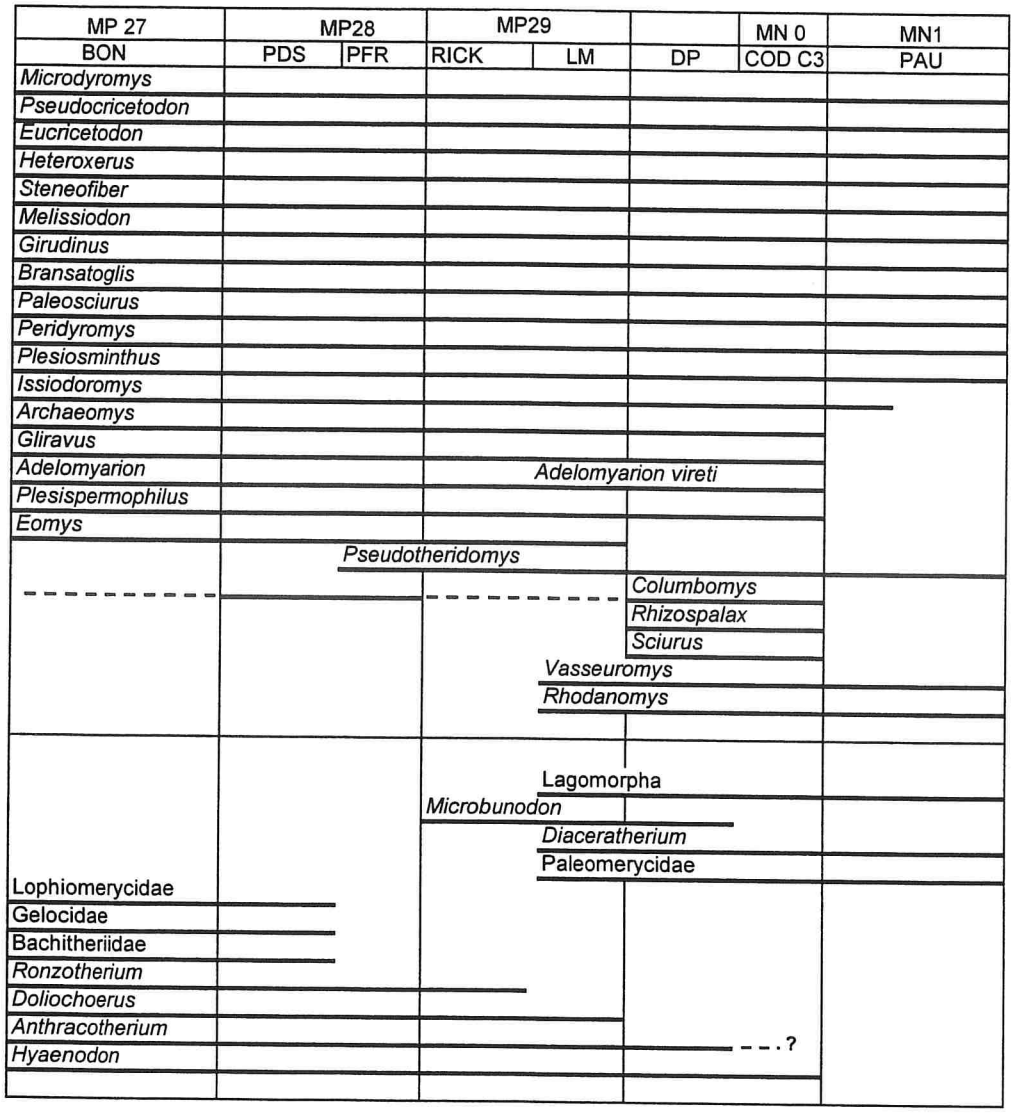


Figure 60.— Principaux changements fauniques (au niveau générique et familial) à la fin de l'Oligocène et au cours de la transition Oligo-Miocène: Rongeurs, Lagomorphes, Perissodactyles, Artiodactyles, Créodontes. Les localités de Pech Desse (PDS), La Milloque (LM) et Dieupentale (DP) complètent la séquence des localités repères: Boningen (BON), Pech du Fraysse (PFR), Rickenbach (RICK), Coderet 3 (COD) et Paulhiac (PAU).

A/ Méthodes

1) Informations indépendantes des faunes elles-mêmes

a) *Analyse isotopique des carbonates*

Dans le domaine marin les variations des abondances isotopiques de l'oxygène

($^{18}O/^{16}O$) des carbonates des tests des foraminifères planctoniques et benthiques sont interprétées comme rendant compte des variations de températures dans le milieu marin. Des informations concernant les paléotempératures et les paléoclimats sont disponibles dans la littérature (par exemple Miller *et al.*, 1986; Miller *et al.*, 1988; Miller *et al.*, 1991; Miller *et al.*, 1996). Des données en milieu continental, obtenues par l'analyse des variations des abondances isotopiques de l'oxygène contenu dans les carbonates des gyrogonites de charophytes, ont été publiées par Berger (1990) dans le cadre d'une étude paléobotanique de la Molasse Suisse au cours de l'Oligocène et du Miocène. Il nous a semblé intéressant de confronter ces résultats avec ceux obtenus en milieu marin. De plus, l'étude magnétostratigraphique de la Molasse permettant la calibration de l'échelle biochronologique des mammifères, il devenait possible de tenter de mettre les modifications fauniques observées au cours de la période Oligocène terminal - Miocène inférieur en relation avec l'évolution des paléotempératures.

b) Palynologie, paléobotanique, sédimentologie

L'étude des spores et des pollens donne des informations sur la nature du couvert végétal et par extrapolation une idée de la nature du climat. De nombreuses études sur les flores polliniques ont été réalisées à l'échelle de l'Europe occidentale (Berger, 1990; Bessedik, 1980, 1983; Chateauneuf, 1972; Chateauneuf et Nury, 1995; Giot, 1976 ; Gorin, 1975; Nury, 1988, Sittler, 1965). Une étude de macrorestes végétaux apporte des informations sur les flores fossiles de l'Agenais au cours de l'Oligocène (Duperon, 1975). Les changements floristiques mis en évidence par l'étude paléobotanique de la Molasse Suisse (Berger, 1988, 1990) indiquent l'existence de modifications climatiques importantes autour de la limite Oligocène-Miocène.

La synthèse de ces données et de celles fournies par les faciès et l'étude sédimentologique permet de dresser le cadre général des modifications de l'environnement au cours de la période étudiée. Par ailleurs, différentes méthodes basées sur l'analyse des faunes permettent d'avancer des hypothèses sur les grands traits de leur environnement. Ces hypothèses doivent être confrontées séparément, hors de toute déduction issue de l'étude des faunes elles-mêmes, avec les informations indépendantes qui ont permis d'élaborer notre cadre général.

2) Analyse des faunes

a) Méthode des Cénogrammes

La distribution pondérale des espèces dans une commuauté mammalienne est liée à l'environnement. Pour les espèces fossiles le poids est estimé à partir des dimensions de la première molaire inférieure en appliquant la relation d'allométrie qui relie le poids et la surface dentaire. Un cénogramme se construit en portant en abscisse le rang des espèces classées par ordre de taille décroissant et en ordonnée le logarithme du poids moyen. Il peut être schématisé par une droite de régression du poids des espèces sur leur rang dans la faune étudiée.

Les carnivores et les chiroptères sont exclus de cette analyse car ils ont des cénogrammes séparés, leurs courbes étant décalées respectivement vers le haut et vers le

bas (Legendre, 1987).

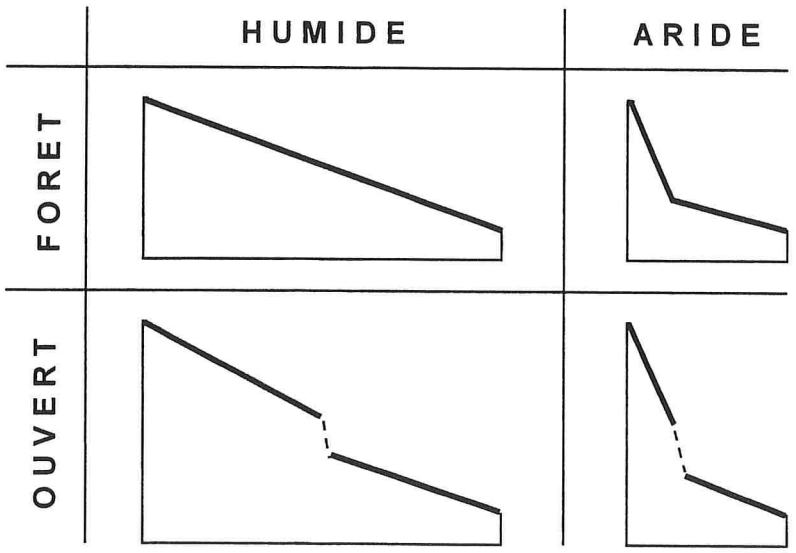


Figure 61.— Représentation schématique des grands types de cénogrammes (d'après S. Legendre).

L'allure des courbes obtenues, qui reflète la distribution pondérale des espèces, fournit des informations sur les caractéristiques de l'environnement (Figure 61):

- plus la pente observée pour les grandes espèces (poids > 8 kg) est accentuée, plus l'aridité est importante, inversement une pente peu prononcée indiquera un environnement humide;

- un grand nombre de petites espèces (poids < 500 g), c'est à dire une pente faible, indique un climat plus chaud;

- la réduction du nombre d'espèces de taille intermédiaire (entre 500 g et 8 kilogrammes) traduit un environnement plus ouvert. Les habitats plus fermés donnant des courbes en continuité.

Enfin, d'après Legendre (1988), une documentation incomplète n'est pas un obstacle à l'utilisation de la méthode des cénogrammes, les pertes d'informations, pourvues qu'elles soient aléatoires, ne modifient pas l'allure des courbes.

Nous avons recensé les localités qui nous permettaient d'obtenir pour la période étudiée deux séquences parallèles de cénogrammes, l'une en Quercy-Agenais, l'autre en Limagne (Figure 62).

Parmi elles figurent, notamment pendant la période MP 28-29, divers petits gisements pour lesquels les listes fauniques paraissent inhabituellement courtes aussi bien en Limagne (Les Chauffours, Verneuil, Mine-des-Rois) qu'en Aquitaine (Comberatière, Moissac II), le même phénomène s'observe d'ailleurs pour la même période dans les gisements de la Molasse d'eau douce inférieure en Haute- Savoie. Ces faunes réduites doivent être attribuées à des biais de récolte, les gisements considérés sont en effet peu productifs ou n'ont fait l'objet que d'un nombre limité de récoltes et en

faible quantité.

Il était toutefois intéressant de disposer d'informations sur la faune de cette intervalle de temps. Aussi, sans ignorer la prudence que l'utilisation de ces listes fauniques impose, il nous a semblé possible de tenter d'atténuer la minoration de la diversité faunique due aux récoltes, par un regroupement de gisements géographiquement et chronologiquement proches.

Nous l'avons fait en Limagne pour les deux petits gisements de Chauffours et Verneuil ce qui nous donne un liste faunique composite de 25 espèces, réparties en 20 familles. En Aquitaine ont été réunies les faunes de Moissac II, proche de La Milloque, et de Comberatière, ce dernier gisement étant toutefois un peu plus ancien. La liste composite obtenue comprend 31 espèces et 18 familles. Cette diversité faunique est comparable à celle d'autres gisements tels que Dieupentale, Thézels ou La Milloque.

La méthode de fouille retentit également sur l'abondance des petits ou des grands mammifères. C'est le cas, par exemple, pour la faune de Cournon (anciennes collections) récoltée au siècle dernier et la faune voisine contemporaine de Cournon-les-Souméroux. En effet pour cette dernière, outre la fouille du niveau fossilifère, a été réalisé le lavage-tamisage d'une quantité importante de sédiments.

Les cénogrammes de localités appartenant à d'autres régions géographiques (Suisse, Provence) ont été construits et sont comparés à ceux des séquences de Limagne et du Quercy-Agenais.

La position chronologique (Figure 62) des principaux gisements est basée sur les propositions du Congrès International de biochronologie mammalienne du Cénozoïque de Montpellier (1997). Les corrélations entre les gisements sont celles adoptées par Schmidt-Kittler *et al.* (1997). Plusieurs gisements cités dans la littérature n'ayant pas fait l'objet de monographies détaillées, les dimensions retenues ont été celles des espèces des gisements contemporains ou d'âge voisin situés, si possible, dans la même région géographique.

b) Evolution du nombre d'espèces de mammifères

D'une façon générale, dans la nature actuelle, on observe une diversité plus importante des mammifères dans les régions chaudes et humides que dans les régions froides avec un gradient décroissant de l'équateur vers le pôle. Au niveau des communautés il semble qu'il y ait une corrélation entre une baisse de la température moyenne annuelle et une diminution du nombre d'espèces en particulier dans l'intervalle de poids inférieur à 500 g. De même l'humidité et le couvert végétal ont également une incidence sur la composition des faunes de mammifères (Legendre, 1988). Les règles qui régissent l'organisation des communautés actuelles peuvent être appliquées aux faunes fossiles. Leur analyse fournit des informations sur leur environnement.

- Analyse de la diversité spécifique des petites et des grandes espèces

Divers travaux (Chaline, 1972; Chaline & Brochet, 1989; Horacek, 1985; Legendre, 1987; Legendre et Hartenberger, 1992; Montuire, 1994) ont montré

Niveaux repères	Age (Ma)	SAVOIE ET SUISSE	LIMAGNE	QUERCY-AGENAIS	LANGUEDOC PROVENCE
LAUGNAC	-19,8			Laugnac	Bouzigues
			Chavroches		
	-22	La Chaux	Montaigu-le-Blin	Aillas	
				Gans	
			Poncenat		Caunelles
			Carrière Cluzel		
	-22,4	Fornant 11			
			Saulcet	Moissac I	
PAULHIAC	-23,4	Boudry 2		Paulhiac	La Paillade
					Plaissan
			Gannat sommet		Portel
CODERET			Coderet 3	Thézels	Venelles
	-23,9	Brochene Fluh 53		Dieupentale	
		Findreuse 8			
	-24,1	Küttigen			
	-24,1	Brochene Fluh 19/20		La Milloque	
				Moissac II	
RICKENBACH	-24,4	Rickenbach			Saint Victor La Coste
		Findreuse 18	La Mine-des-Roys		
			Verneuil	Comberatières	
			Les Chauffours		
			Cournon (AC)		
			Cournon-les-Soumeyroux	Portal	
PECH DU FRAYSSE	-24,8	Fornant 6		Pech du Fraysse	
	-25,1	Fornant 7			
				Pech Desse	
BONINGEN	-25,3	Boningen			Boujac, Sarèle
MAS DE PAUFFIE	-27	Oensingen	Saint Menoux	Mas de Pauffié	St Henri/St André

Figure 62.— Position chronologique des gisements de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur cités pour la plupart dans l'étude environnementale de ce mémoire. Les âges numériques ont été obtenus par magnétostratigraphie pour des gisements à Mammifères de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur de la Molasse d'eau douce de Suisse et Haute-Savoie (Schlunegger *et al.* 1996). Paulhiac est placé ici en équivalence avec Boudry 2 (Engesser, 1990).

que la diversité spécifique est directement liée aux températures: un faible niveau de diversité est associé aux températures basses; à des températures élevées correspond une augmentation de la diversité. De plus d'après S. Montuire (1994) cette méthode

enregistre le signal des changements climatiques et permet donc de mettre en évidence les grandes tendances des fluctuations climatiques le long d'une séquence. Par ailleurs les réactions des grandes et petites espèces aux changements de températures semblent différentes: une chute nette des températures semble affecter plus fortement les grandes espèces tandis que la diversification des petites espèces paraît plus étroitement liée à une hausse des températures.

Le poids des espèces étant estimé en appliquant la relation d'allométrie qui le relie aux dimensions de la première molaire inférieure, la diversité spécifique est mesurée pour chaque catégorie de taille (<500 g ou >500 g) par le décompte des espèces dans les localités fossiles. Le décompte du nombre total d'espèces est également réalisé. Comme pour les cénogrammes, les chiroptères et les carnivores sont exclus.

Trois séquences de gisements sont étudiées: l'une réunit des localités du Sud de la France (Agenais, Quercy, Languedoc, Provence), une autre a été établie à l'aide de différents gisements de Limagne (Hugueney, 1997), une dernière enfin rassemble une succession de gisements de Haute Savoie et de la Molasse Suisse (listes fauniques in Engesser & Mayo, 1987, Burbank *et al.*,1992; Engesser & Mödden, 1997). La position stratigraphique des gisements est basée sur les données magnétostratigraphiques récentes concernant la Molasse Suisse (Schlunegger *et al.*, 1996; Engesser & Mödden, 1997). Les corrélations adoptées avec les autres gisements de Limagne ou du Sud de la France sont celles discutées sur la base de l'évolution de la lignée d'*Issiodoromys* et d'autres théridomyidés (in Schmidt-Kittler *et al.* 1997). La liste faunique retenue pour le site de Cournon regroupe la faune révisée (Hugueney, 1997) de l'ancien site de Cournon (anciennes collections), avec celle du nouveau gisement de Cournon-les-Souméroux (Brunet *et al.*, 1981). L'âge des faunes de Cournon est incertain; il serait compris dans l'intervalle entre les niveaux repères MP 28 - MP 29 (Hugueney, 1997) Compte tenu des remarques énoncées précédemment les faunes des gisements de Comberatière et Moissac II ont été regroupées de même que celles de Chauffours et Verneuil en Limagne.

- Diversité spécifique intrafamiliale

Les faunes mammaliennes semblent constituer des indicateurs de paléotempératures. Les travaux de Legendre (1987 b) sur les faunes du Quercy échelonnées entre MP 16 et MP 28 ont montré que la courbe de la diversité spécifique intrafamiliale des mammifères a une évolution parallèle à celle du rapport $\delta^{18}O$ des milieux océaniques.

Pour établir ces courbes les espèces de mammifères sont comptabilisées dans chacun des gisements retenus. Lorsqu'une espèce n'est pas représentée dans un niveau, mais reconnue dans les deux niveaux immédiatement adjacents, elle est considérée comme présente dans le niveau intermédiaire (Legendre, 1987).

c) Utilisation des rongeurs comme indicateurs de leur environnement

- La présence de certains rongeurs dans les gisements peut être interprétée en termes de paléoenvironnement en prenant en compte la signification de leurs caractères

morphologiques, essentiellement dentaires (Vianey-Liaud, 1990).

Les éléments du schéma dentaire, permettant d'interpréter le régime alimentaire chez les rongeurs actuels, conduisent à définir pour les rongeurs paléogènes cinq types dentaires grossièrement liés au régime alimentaire et au milieu environnant possible (Tableau 32). L'évolution de la représentation de ces différents types dentaires est suivie au cours de séquences plus ou moins longues de gisements prises dans différentes régions géographiques. Pour chaque espèce c'est le nombre total de spécimens dentaires (NSD) qui est pris en compte. En effet les résultats obtenus à partir du minimum d'individus (NMI) sont très proches de ceux obtenus par le décompte de l'ensemble des spécimens dentaires (NSD). Il n'est donc pas utile de calculer le NMI, on peut se contenter du NSD (Vianey-Liaud *et al.*, 1995). Les espèces sont regroupées en fonction de leur type dentaire. L'abondance de ce dernier est exprimée par le pourcentage de dents (NSD) représentant ce type par rapport au nombre total des dents de rongeurs dans le gisement.

- Daams et Van der Meulen (1983) utilisent une méthode, basée sur l'abondance relative des différentes formes de Gliridae fossiles dans les gisements. Elle intègre les caractéristiques de la morphologie dentaire définies par Van der Meulen & de Bruijn (1982) qui, par référence aux espèces actuelles, permettent d'attribuer aux espèces fossiles un biotope probable. Cette méthode a été critiquée parce qu'elle "cumule les défauts de l'actualisme taxonomique qui postule qu'un représentant fossile d'un groupe systématique a les mêmes caractéristiques écologiques qu'un représentant actuel, et les problèmes posés par l'emploi de données fondées sur la qualité de l'échantillon fossile récolté dans un gisement" (Legendre 1988). Il nous a semblé intéressant de tester cette méthode et de confronter ses résultats avec ceux obtenus par les autres approches utilisées. L'abondance relative de chaque espèce a été mesurée par le décompte de l'ensemble des spécimens dentaires (NSD). L'abondance relative de chaque type morphologique par rapport à l'ensemble des Gliridae été exprimée en pourcentage.

B/ Données sur l'évolution de l'environnement en France et en Suisse à la fin de l'Oligocène et à la base du Miocène

Des informations concordantes sur les variations de l'isotope 18 de l'oxygène des foraminifères benthiques et planctoniques provenant de divers sites de forage océaniques à la limite Oligo-Miocène, sont interprétées comme un refroidissement climatique qui pourrait être rapporté à un épisode glaciaire (Sédiments glaciaires de Cape Melville Formation dont la base a été datée à 23.6 ± 0.6 Ma. (Miller *et al.* 1991). L'augmentation du $\delta^{18}O$ débuterait à la fin de l'Oligocène (Figure 63 B). Elle atteindrait son maximum (base du Mi.1 event, Miller *et al.* 1991) approximativement à la limite Oligocène/ Miocène).

D'après la magnétostratigraphie des sites 563 et 558 (Miller *et al.*, 1985 b) l'augmentation du rapport isotopique se produirait à la partie inférieure du Chron C6Cn (environ 24 M.a. d'après l'échelle des temps de Berggren *et al.* 1995). D'après l'étude du site 522 elle se produirait dans le court intervalle de polarité inverse compris entre les Chrons C6Cn2 et C6Cn3 qui recouvre la limite NP25/NN1 (Miller *et al.*, 1991).

D'après l'échelle des temps de Berggren (1995) cet intervalle (C6Cn2r) recoit un

âge numérique compris entre -23.8 et -24 M.a..

A partir d'une autre séquence Haq *et al.* (1987) placent cette limite dans le Chron C6Cr et au sommet de la zone de foraminifères P22, avec un âge estimé à -25.5 M.a.. Selon l'échelle de Berggren *et al.* (1995) le Chron C6Cr correspond à un intervalle de temps compris entre 24.1 et 24.7 M.a.. Les différences entre les âges estimés (-24 contre -25.5 M.a.) résultent de différences entre les échelles des temps, parce que Haq *et al.* (1987) estiment l'âge de la limite Oligocène-Miocène à -25.2 M.a. tandis que Berggren *et al.* (1985) la situent à -23.7 M.a..

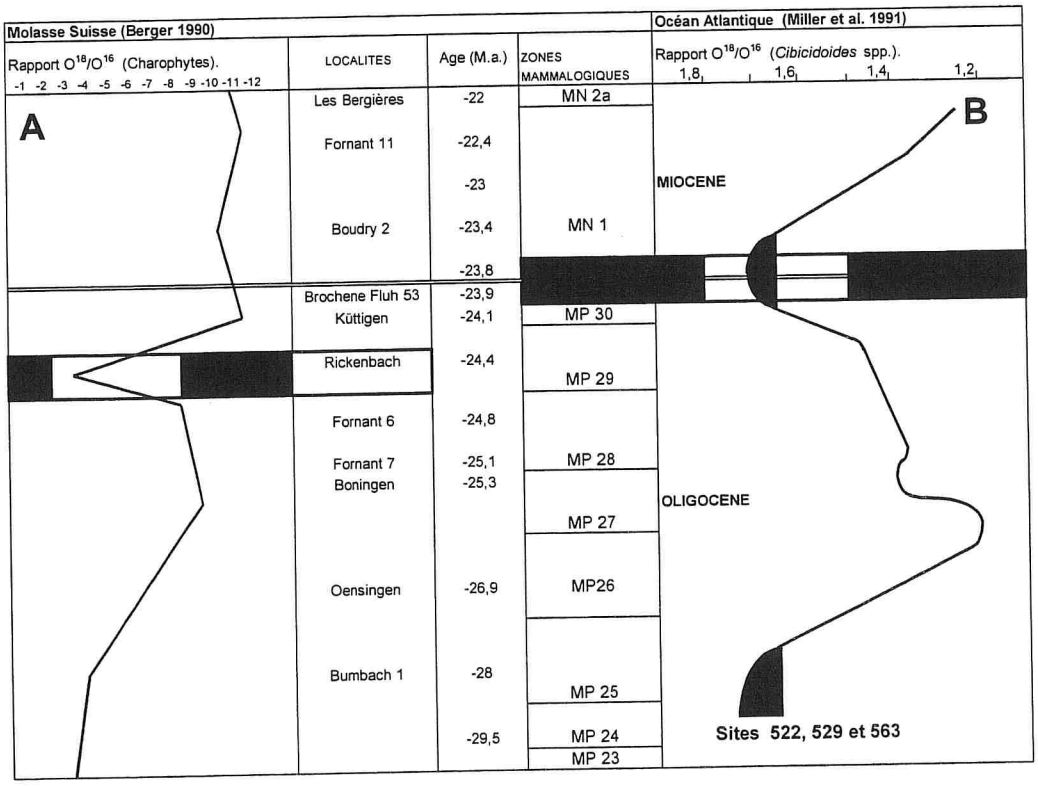


Figure 63.— A: Variations du rapport isotopique de l'oxygène des gyrogonites des charophytes de localités de l'Oligocène supérieur et du Miocène de la Molasse d'eau douce de Suisse et Haute-Savoie (d'après Berger, 1990, figure 10, page 194). La position des localités est située dans le cadre de la biozonation de la Molasse basée sur l'étude des Mammifères (Engesser et Mödden, 1997). B: Courbe synthétique des variations du rapport isotopique de l'oxygène des carbonates des tests de foraminifères benthiques (*Cibicidoides* spp.) documentées dans les sites 522, 529 (Atlantique Sud) et 563 (Atlantique Nord) (d'après Miller et al., 1991, figure 6). L'échelle des temps est celle de Berggren *et al.* (1995). Les bandes noires marquent les deux périodes, autour de la limite Oligo-Miocène, pour lesquelles un refroidissement est présumé. Figuré noir (courbe B): glaciation suggérée par la répartition temporelle des sédiments glaciomarins.

La courbe des paléotempératures fournie par l'évolution du $\delta^{18}O$ des tests de foraminifères des sites 522, 529 et 563 (Miller *et al.*, 1991, figure 6) reproduite ci-dessus (figure 63 B) était calibrée à l'origine avec l'échelle des temps de Berggren *et*

al. (1985). Dans celle-ci la limite Oligocène-Miocène, définie par la première apparition de *Globorotalia kugleri* et la dernière apparition de *Reticulofenestra bisecta* associées au milieu du chron C6Cn, reçevait un âge estimé de -23,7 M.a.. Berggren *et al.* (1995) à la suite de Steininger (1994) fixent la limite Oligo-Miocène à -23.8 M.a. D'après Zachos *et al.* (1997) le maximum de l'évènement isotopique Mi1 est atteint à 23.8 M.a. c'est à dire à la limite Oligo-Miocène. La comparaison de cette courbe avec les archives sédimentaires glaciomarines suggère une glaciation antarctique autour de la limite Oligocène-Miocène.

Il est intéressant de mettre cette courbe en parallèle avec la courbe isotopique de l'oxygène des gyrogonites de charophytes produite par Berger (1990, p. 194, fig.10) pour une séquence de la Molasse Suisse couvrant la limite Oligo-Miocène (Figure 63 A). Elle montre une rapide augmentation du rapport isotopique de l'oxygène avec un maximum corrélé avec le niveau repère de Rickenbach (MP 29).

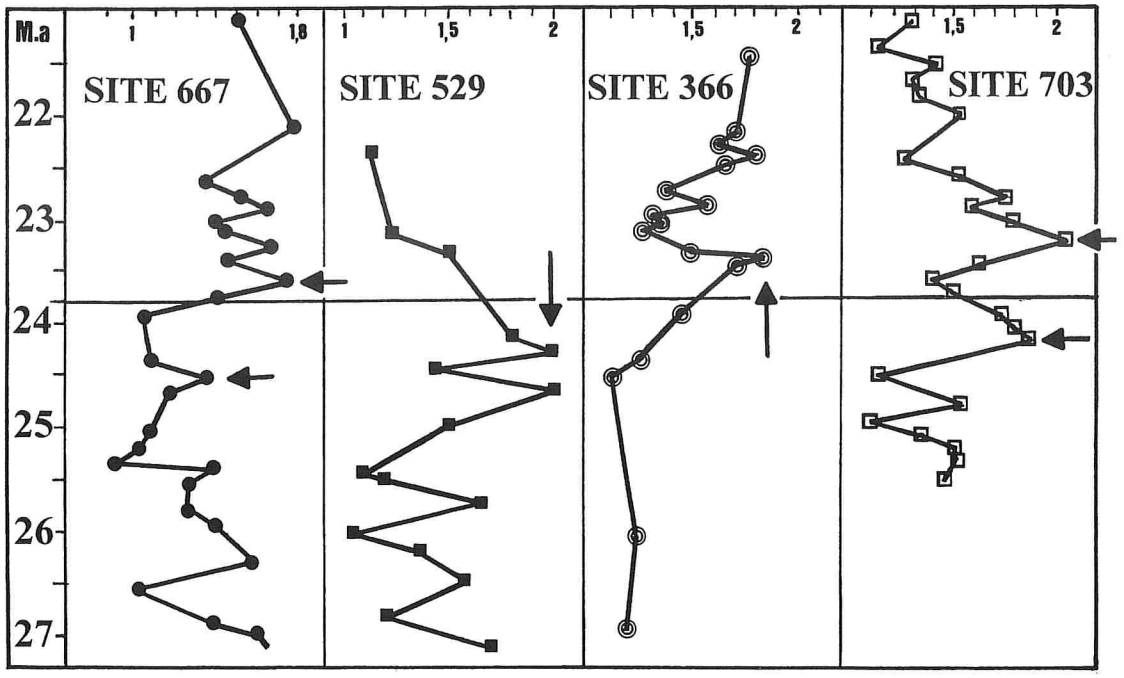


Figure 64.— Diachronie des variations du rapport isotopique de l'oxygène des carbonates des tests de foraminifères benthiques (*Cibicidoides* spp.) dans quatre sites de forages de l'Atlantique. Les flèches signalent les épisodes de refroidissement, antérieur ou postérieur à la limite Oligo-Miocène, suggérés par les variations du $\delta^{18}O$. L'échelle des temps est celle de Berggren *et al.* 1985. La limite Oligo-Miocène est représentée par un trait horizontal (âge estimé à -23,7 M.a.). Site 667, Atlantique Nord, sans hiatus apparent (Miller *et al.* 1988). Site 529, Atlantique Sud, sans hiatus apparent (Miller 1991). Site 366, Atlantique Nord, hiatus « mineur » au cours de l'Oligocène (29.6-28.2 M.a.). Site 703, Atlantique Sud, dépôt continu excepté un hiatus distinct durant l'Oligocène (30-25 M.a.).

La recalibration des séquences de la Molasse avec l'échelle MPTS de Cande & Kent (1992-1995) conduit à placer Rickenbach au sommet du Chron 6Cr (-24,1 à -24,7 M.a. selon l'échelle de Berggren *et al.* 1995). Ce gisement reçoit un âge estimé à -24.4

M.a.. Il se situerait donc à 0.6 M.a. en dessous de la base du Néogène estimée à -23.8 M.a. (Steininger *et al.*, 1994).

Il existe donc un diachronisme entre les courbes obtenues en milieu océanique et en milieu continental. La comparaison des variations du rapport isotopique de l'oxygène dans divers sites de forage de l'Atlantique (Figure 64) montre également un diachronisme entre les maxima de ce rapport enregistrés autour de la limite Oligo-Miocène. Les sites 529 (Atlantique Sud) (Miller, 1991) et 703 (Atlantique Sud) (Miller, 1992) montrent une augmentation du $\delta^{18}O$, dont le maximum est nettement antérieur à la limite Oligo-Miocène, qui pourrait correspondre au phénomène observé dans la Molasse Suisse (Figure 63).

Les variations du $\delta^{18}O$ dans les sites 667 et 703, qui montrent deux pics, l'un antérieur, l'autre postérieur à la limite Oligo-Miocène (Figure 64) suggéreraient deux épisodes de refroidissement, l'un autour de -24.4 M.a., l'autre autour de -23.8 M.a., séparés par un bref réchauffement. Cependant, le plus souvent, une seule augmentation importante du $\delta^{18}O$ s'observe autour de la limite Oligo-Miocène. Remarquons qu'elle lui est antérieure dans le site 529, et qu'elle lui est postérieure dans le site 366 (Figure 64).

Compte tenu de l'existence de hiatus maintenant fortement argumentés dans les séries océaniques (Aubry, 1995), ne pourrait-on pas supposer que, dans ce type de séries présentant un seul évènement climatique, l'autre ait été occulté par le biais d'un hiatus non identifié.

Ainsi l'on pourrait corréler le refroidissement important décelé dans la molasse Suisse autour de -24.4 M.a., avec le premier événement des sites 667 et 703 et le seul événement du site 529. Une inflexion vers une augmentation de $\delta^{18}O$, bien que très faible, est aussi notée sur la courbe de Berger (1990) au niveau de Boudry 2 (-23.4 M.a.). Mais cependant, des incertitudes demeurent, liées à la calibration de séquences et des échelles des polarités magnétiques. Quoiqu'il en soit, la plupart des données s'accordent pour faire débuter le refroidissement au cours de l'Oligocène terminal avec un retour à un climat plus chaud à la base du Miocène.

Pour des raisons évidentes de commodité, la séquence de la Molasse Suisse permettant la calibration de l'échelle biochronologique des mammifères pour la période étudiée, il nous a semblé intéressant d'utiliser les données de Berger (1990) comme référence paléoclimatique.

Après un épisode de refroidissement maximal autour de -29 M.a., un réchauffement débuterait au niveau du Mas Pauffié (MP 26), dont l'apogée se situerait, d'après la courbe des paléotempératures entre -26 et -25 Ma (niveaux repères MP 27 - MP 28). Il serait suivi d'un épisode de refroidissement entre les niveaux de Fornant 6 (~24,8 Ma) et de Rickenbach (~24,4). D'après les données de Berger (1990) une remontée des températures débuterait, avant la limite Oligo-Miocène. Après une légère tendance au refroidissement au niveau de Boudry 2, ce réchauffement se poursuivrait ensuite au cours du Miocène inférieur.

La figure 65 tente un essai de corrélation entre l'évolution des paléotempératures indiquée par les courbes isotopiques et d'autres données disparates, paléoclimatiques, paléobotaniques et sédimentologiques, positionnées dans le cadre biochronologique des niveaux repères.

Gorin (1975) reconnaît en Limagne, pour la séquence sédimentaire D, trois zones palynologiques qui indiqueraient successivement un climat froid et sec (zone IV), un réchauffement et plus d'humidité (zone V) puis un climat plus frais et très sec (zone VI). On peut mettre en parallèle la courbe synthétique des variations de température construite, pour le même bassin, à partir de données palynologiques et minéralogiques (Giot, 1976). Après un réchauffement au niveau MP 28 (zone V), elle montre un net refoidissement au niveau de Cournon (zone VI), puis des oscillations de la température avant un réchauffement aquitanien.

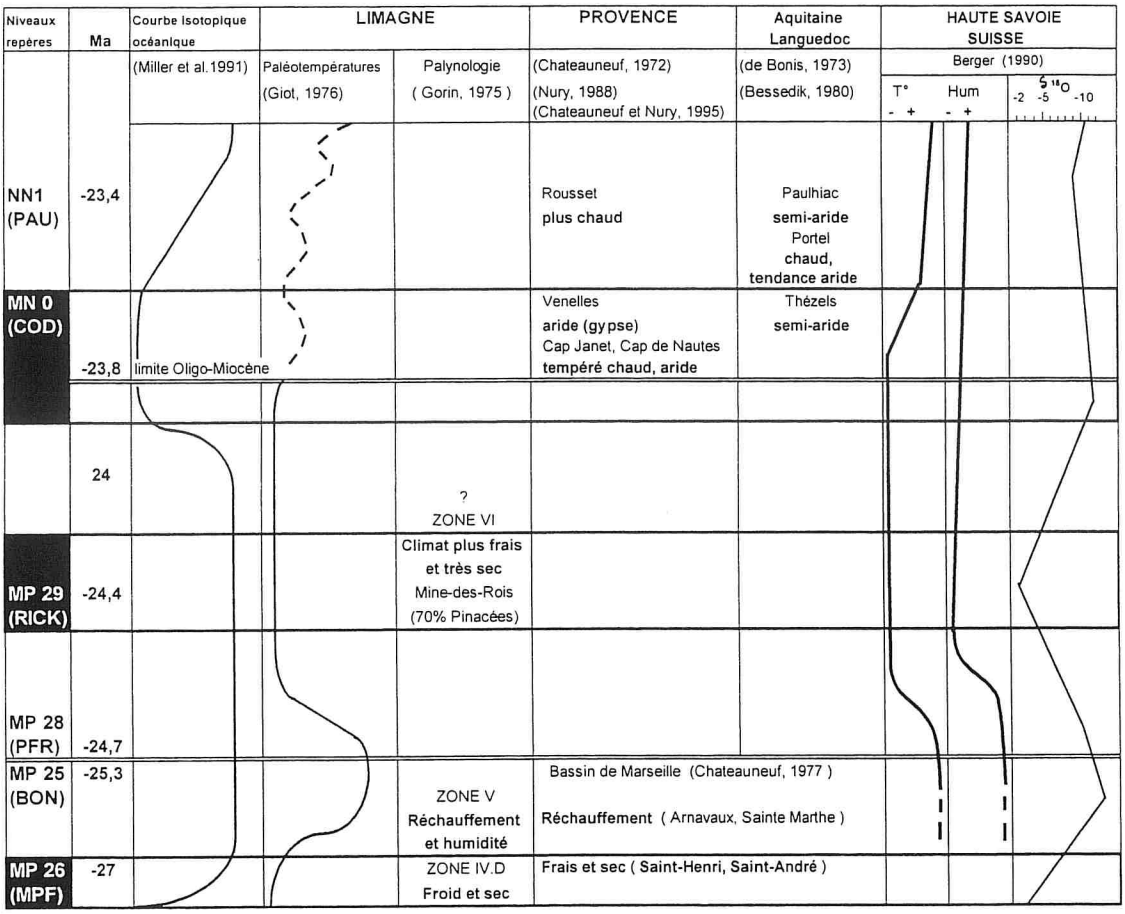


Figure 65.— Essai de corrélation entre les informations paléoclimatiques fournies par la flore et la lithologie de différentes régions géographiques et l'évolution des paléotempératures en milieu océanique (Miller *et al.*, 1991) et en milieu continental (Berger, 1990), au cours du Chattien et de l'Aquitanien. Les intervalles de temps (M.a.) compris entre le niveau repère de Pech du Fraysse (MP 28) et le niveau de Paulhiac (MN 1) représentent environ 0.3-0.4 M.a. L'échelle des temps est différente entre les niveaux MP 25 et 26. Le niveau de Paulhiac est mis en équivalence avec celui de Boudry 2 (Engesser, 1990) et reçoit un âge numérique voisin de -23.4 M.a. (Schlunegger et al., 1996; Kempf *et al.*, 1997). Les bandes avec encadré noir marquent les périodes de refroidissement présumées.

Dans le bassin de Marseille, la formation des Arnavaux - Sainte Marthe, mise en équivalence avec le niveau de Boningen (Nury, 1988), surmonte les argiles de Saint-

Henri / Saint André. L'étude palynologique de ces dernières atteste un refroidissement que l'on peut corréler avec celui de la zone D.IV de Gorin (1975) tandis que la formation des Arnavaux - Sainte Marthe (que l'on peut corréler avec la zone D.V) voit la réapparition des thermophiles. Au même moment (niveau de Boningen) la présence des Palmiers et des Taxodiacées indique un climat chaud et humide dans la Molasse Suisse (Berger, 1990).

Dans cette dernière l'étude des variations isotopiques des gyrogonites des charophytes (Berger, 1990) montre un événement important, pouvant être interprété comme un refroidissement, dont le maximum est enregistré pour la localité de Talent 18 (MP 29). Cet événement concorde avec le refroidissement noté en Limagne (Giot, 1975) à partir du niveau de Cournon. L'étude des flores de la molasse Suisse (Berger, 1989-1990) montre que cette crise climatique, avec chute de la température et de l'humidité, a pour conséquence la disparition des Palmiers et des Taxodiacées. Elle est suivie, à la fin de l'Oligocène, par une remontée des températures mais une faible humidité persistante.

Berger (1989 b) à la suite de Fasel (1986) propose la reconstitution suivante pour la molasse subalpine de Suisse occidentale: des reliefs atteignant environ 1000 m et un bassin de sédimentation de moyenne altitude, vaste plaine fluviatile avec passées lacustres, drainée vers l'Est. Les précipitations auraient été de plus de 1100 mm avec ? 17-18°C de température annuelle avant Fornant 6 (MP 28) et 13-17°C après ce niveau. A une sédimentation fluviatile méandrisante ou fluvio-lacustre succède, corrélée avec la baisse de température et d'humidité soulignée par les flores, le dépôt des grès et marnes grises à gypses (Berger 1990). Des playas occupent la région à l'Aquitanien inférieur à la suite d'un changement climatique qui tend à davantage d'aridité. (Burbank *et al.* 1992).

En Aquitaine, pendant l'intervalle MP 28 - MP 29, les gisements de la Molasse (Comberatière, Moissac II, La Milloque) s'expliquent par la présence de cours d'eau divaguant dans le centre du bassin d'Aquitaine. Succédant à la Molasse, les bancs calcaires (Cieurac, calcaire blanc) qui contiennent les gisements de Thézels (MN 0) et Paulhiac (MN 1), se seraient déposés sur des hamadas alors que régnait un climat semi-aride (Bellair *et al.*, 1962) avec une saison des pluies bien marquée déterminant la formation de nappes d'eau dont l'évaporation rapide entraîne des dépôts de croûtes calcaires (de Bonis, 1973). Gayet (1985) arrive à des conclusions voisines en indiquant pour le sommet de l'Oligocène des périodes humides permettant l'alimentation des lacs et le transport des sédiments et des périodes sèches favorisant la formation d'évaporites et des diagénèses liées à l'évaporation.

Dans sa contribution à l'étude des flores fossiles de l'Agenais, Dupéron (1975) donne du paysage aquitain à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène l'image "de grandes étendues sèches, arrosées périodiquement et traversées par des fleuves sur les bord desquels la végétation était luxuriante".

En Languedoc la formation de la série gypseuse de Portel (Bessedik, 1980, 1983; Bessedik *et al.*, 1984) dont le sommet contient des gisements à micromammifères (Relais des Cathares, Les Trois Moulins) datés de l'Aquitanien basal (Aguilar, 1977, 1982) se serait déposée après une période d'aridité indispensable à la précipitation du gypse. En Provence, à la base de la formation d'Aix-en-Provence, les calcaires et marnes des stations d'essence (Nury 1988) ont livré une association pollinique

traduisant un climat chaud et sec. Ce niveau a livré quelques mammifères (station AGIP) et des mollusques qui permettent une corrélation avec le niveau de Venelles (MN 0). La lithologie et la minéralogie de la série où est situé le gisement de Venelles impliquent également des conditions chaudes et une tendance aride ou subaride. (Chamley et Nury, 1973; Nury, 1988).

Cependant, pour ces gisements, les analyses polliniques (Bessedik, 1983) suggèrent la présence d'une forêt humide, marécageuse, à proximité. Un autre élément en faveur d'une certaine humidité, est la présence d'un Mégachiroptère dans le gisement de la Colombière supposé contemporain de Coderet (Sigé et Aguilar, 1987).

L'étude palynologique des calcaires et marnes à gypse d'Aix qui surmontent ces niveaux indiquerait un réchauffement coïncidant avec le dépôt du gypse (d'après Chateauneuf, in Nury, 1988). La macroflore qui y a été décrite par G. de Saporta (1872) présente un caractère chaud affirmé tandis que la faune entomologique étudiée par Théobald (1937) puis Nel (Nel *et al.*, 1983, 1985; c.o. in Nury 1988) indiquerait un climat tropical à tendance fraîche et sèche. L'étude palynologique du sable des Figons, au sommet de la Formation d'Aix-en-Provence, montre une régression des thermophiles et le retour des conifères d'altitude ce qui atteste une dégradation climatique avec développement d'une certaine sécheresse (Nury, 1988; Châteauneuf et Nury 1994).

Dans la région de Pertuis la formation de Rougiers a livré des mammifères, des mollusques et des charophytes typiques du niveau de Paulhiac (Aquitanien basal) (Mein *et al.* 1971). Dans la série de Carry-le-Rouet, la palynoflore des dépôts correspondants à l'Aquitanien stratotypique traduirait l'existence d'un réchauffement important (climat subtropical à méditerranéen très chaud) (Châteauneuf, 1972; Nury, 1988). La série marine y débute par une formation pararécifale indiquant une mer plutôt chaude.

L'oscillation plus sèche du climat qui précède, dans le bassin d'Aix, les formes thermophiles caractéristiques de l'Aquitanien (Châteauneuf et Nury, 1994) pourrait ainsi être rapprochée de l'événement 2 (Figure 64), c'est à dire du Mi 1 Event. Dans le Fossé Rhénan et en Bresse, Sittler (1965) signale également un réchauffement aquitanien après un rafraîchissement à la fin de l'Oligocène.

Ainsi, pour la fin de l'Oligocène et la base du Miocène il apparaît une relative concordance globale entre les données isotopiques, floristiques et lithologiques existantes. Cette période serait marquée au moins par un refroidissement important qui se placerait autour de -24.4 M.a.. Après ce premier épisode de refroidissement une amélioration climatique se produirait pendant près de 500 000 ans, jusqu'à la limite Oligo-Miocène, accompagnée d'une aridification. Cependant, une question demeure, liée à la qualité du registre sédimentaire tant océanique que continental et à celle des corrélations: existe-il un deuxième épisode de refroidissement continental (correspondant au Mi 1 Event) autour de la limite Oligo-Miocène (vers -23,8 M.a.)? Au début de l'Aquitanien la température augmenterait à nouveau sous un climat sec sans que l'on puisse conclure à une aridité importante, au moins pour le Sud de la France. L'humidité se développerait ensuite, progressivement, au cours du Miocène inférieur.

C/ Résultats obtenus par les méthodes d'analyse des faunes

1) Cénogrammes

Dans les faunes actuelles "l'incidence de l'humidité se retrouve dans la distribution des grandes espèces (au dessus de 5 kg environ). Le nombre des espèces est inversement lié à l'aridité. Lorsque le milieu est humide, les espèces sont abondantes, et elles deviennent très rares dans les zones subdésertiques". Par ailleurs "les faunes correspondant à des températures moyennes relativement basses semblent avoir des grandes espèces moins abondantes que les faunes des régions chaudes, et la diversité des petites espèces est également moindre" (Legendre, 1988).

Séquence Quercy-Agenais (Figure 66)

Par rapport au milieux quercynois du Stampien, caractérisés par une extrême aridité et des températures moyennes relativement faibles avec des écarts saisonniers été-hiver bien marqués, les gisements oligocène supérieur de Pech Desse et Pech du Fraysse montrent une augmentation du nombre de grandes et petites espèces indiquant une aridité moins forte et des températures plus élevées. Le nombre limité d'espèces intermédiaires indiquerait un environnement ouvert (Legendre 1987, 1988).

Le nombre d'espèces présentes et la diversité de la représentation sont plus faibles à Portal qu'à Pech du Fraysse ou Pech Desse. Ce spectre faunique limité est-il la conséquence d'un biaisage au moment de la formation du gisement ou lors de la récolte des fossiles ou bien traduit-il les conséquences d'une altération climatique sur la communauté faunique ?

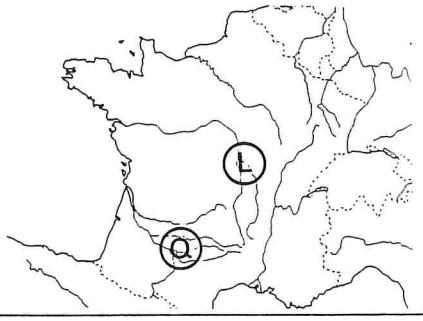
De même les cénogrammes, non figurés, obtenus pour les petites faunes postérieures de Comberatière et Moissac II indiquent, par la forte pente de la courbe due aux grands mammifères, un environnement subdésertique. Or, ces gisements se sont formés dans un environnement fluvio-deltaïque que l'on peut raisonnablement supposer relativement humide, à moins d'imaginer un climat semi-aride avec une saison des pluies bien marquée. On est confronté là à une contradiction sans doute liée pour ces deux gisements, au biais de récolte évoqué plus haut.

Situé dans la même région géographique le gisement de La Milloque (MP 29), bien mieux documenté, évoque un milieu effectivement bien différent. La pente relativement plus faible correspondant aux nombreux grands mammifères signalerait l'humidité dans un milieu qui serait malgré tout relativement ouvert, du fait du faible nombre d'espèces de poids intermédiaires,

Une autre localité des molasses d'Aquitaine, celle de Dieupentale (intervalle MP 29 - MN0), également bien documentée, a livré un nombre plus faible de grands mammifères et donc un cénogramme qui indique un environnement plus aride, et ouvert en raison d'une lacune dans le domaine des poids intermédiaires.

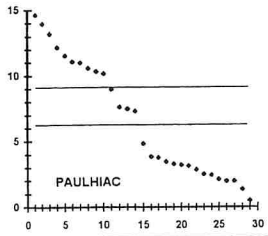
Figure 66.— Séquences de cénogrammes des faunes du Quercy-Agenais et de Limagne entre le niveau MP 26 de l'Oligocène supérieur et la zone MN 1 du Miocène inférieur. Les cénogrammes sont placés les uns par rapport aux autres en fonction du temps par rapport à l'échelle des niveau repères (à gauche). La carte situe géographiquement les deux séquences. L: Limagne, Q: Quercy-Agenais. Les traits horizontaux recoupant les cénogrammes indiquent les poids critiques de 500 g et 8 kg.

Niveaux repères

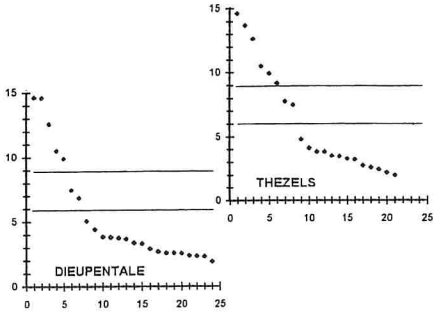


QUERCY-AGENAIS

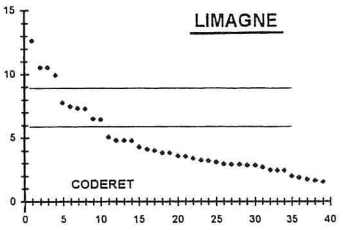
MN1



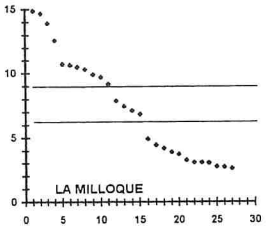
MN0

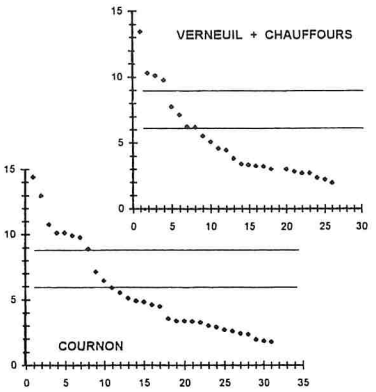


LIMAGNE

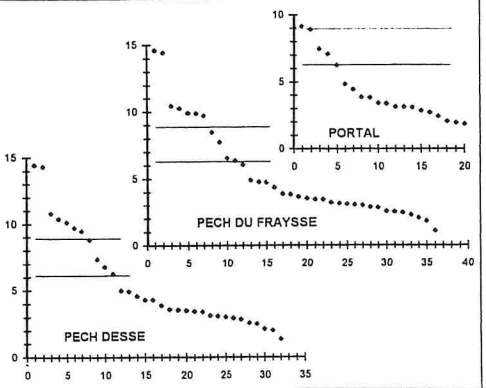


MP 29

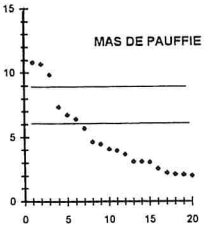


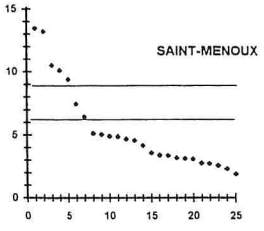


MP 28



MP 26





Dans le même bassin, mais dans les faciès calcaires qui surmontent la molasse, le gisement de Thézels (MN 0) , qui a été situé, (de Bonis et Guinot, 1987) dans un paysage de plaine découverte ou abondait le rhinocéros de type coureur *Mesaceratherium,* donne un cénogramme comparable. Serait argumentée ici, pour l'Oligocène terminal (Dieupentale) et le Miocène basal (Thézels), une aridification dont des indices ont également fournis par la lithologie et la flore de cette époque.

A l'Aquitanien inférieur le gisement de Paulhiac (MN 1) livre un cénogramme qui indique un milieu peut être un peu plus chaud (augmentation du nombre des formes de petite taille), ouvert (lacune dans le domaine des espèces intermédiaires) où l'aridité serait cependant moins forte (augmentation du nombre des grands mammifères).

Ce dernier point peut être relié à ce que nous indiquent les sédiments de cette localité (de Bonis, 1973): présence d'un cours d'eau puis sédimentation plus calme, avec dépôt de marnes ligniteuses permis par la présence d'une végétation abondante, donc un milieu humide malgré l'absence de grandes étendues d'eau permanentes.

Séquence des Limagnes d'Auvergne (Figure 66)

La liste de la faune dite de Cournon (Anciennes Collections), récoltée au siècle dernier, comprend des taxons correspondant à des niveaux biochronologiques divers (*Theridomys lembronicus* = MP 25, *Toeniodus curvistratus* = MP 23, *Issiodoromys pseudanaema* = MP 29). Elle résulte donc probablement d'un mélange et doit être considérée avec prudence. Le site voisin de Cournon-les-Souméroux (Brunet et al, 1981) a livré une faune très riche en microvertébrés. La faune révisée de Cournon (Hugueney, 1997) considérée dans son ensemble, alliant l'abondance des macro-mammifères provenant des anciennes récoltes et la diversité des petites formes résultant des méthodes modernes de traitement fournit un cénogramme qui traduirait un environnement comparable à celui qui aurait existé dans le Quercy au niveau repère MP 28 (Legendre, 1987).

Au cours de la période suivante, contemporaine du niveau repère MP 29, plusieurs localités peu productives, Chauffours, Verneuil, la Mine-des-Rois (Hugueney, 1974, 1984, 1997), Gannat (Hugueney *et al.* 1982), ont livré de petites faunes dont les cénogrammes suggèrent des environnements subdésertiques. L'environnement lacustre et ce que l'on connaît des flores de cette époque en Limagne (Gorin, 1976) ne correspondent pas à cette image qui, manifestement, résulte d'un spectre faunique insuffisant. La liste faunique composite des deux gisements des Chauffours et Verneuil (MP 29), établie pour limiter les effets de ce biais de récolte, donne un cénogamme dont l'allure est assez proche de celui de Cournon.

Le cénogramme de Coderet (MN 0), avec une faible pente des grandes espèces et un nombre important de formes de taille moyenne, indiquerait un milieu relativement fermé et peut être un peu plus humide. Le nombre important de petites espèces indiquerait un climat plus chaud.

Autres régions:

- Provence

Le gisement provençal de Venelles (MN 0), à proximité d'Aix-en-Provence, nous livre un cénogramme (Figure 67) dont la faible pente pour les petits mammifères témoignerait d'un climat chaud tandis que celle, nettemment plus accusée, des grosses formes est un indice d'aridité. La faible représentation des poids intermédiaires indiquerait une certaine ouverture du milieu. Ces résultats ne concordent que partiellement avec ce que l'on déduit par ailleurs sur l'environnement de ce gisement: climat chaud à tendance aride ou semi-aride d'après l'étude sédimentologique (Nury, 1988, p. 320), mais présence d'une forêt chaude et humide à proximité d'après les analyses polliniques (Bessedik, 1980, 1983; Bessedik *et al.*, 1984; Compte tenu de la récolte en surface des grands mammifères dans le cadre d'une fouille de sauvetage (chantier d'autoroute) un biaisage de la représentation de ces derniers expliquerait ces différences.

- Haute Savoie et Suisse (Figure 67)

Le cénogramme du gisement de Rickenbach (MP 29) montre une courbe plus continue que celle de la Milloque, ce qui pourrait indiquer un environnement moins ouvert. La pente plus forte pour les grandes espèces serait un indice d'aridité (et/ ou d'un refroidissement ?). La faune de Küttigen (intervalle MP 29 - MN 0) traduirait un milieu assez proche de celui de Rickenbach mais, avec une pente moins forte pour les grands mammifères, un environnement moins aride. Cet environnement serait également beaucoup moins aride que celui Thézels ou de Venelles.

En conclusion l'amélioration climatique, qui s'installe à partir du niveau MP 27, semble se traduire au niveau des cénogrammes des localités quercynoises voisines du niveau repère MP 28. L'aridité suggérée par le cénogramme de Rickenbach (MP 29) traduirait l'influence sur la faune de l'épisode plus froid, argumenté par les flores et les variations du rapport isotopique de l'oxygène dans la molasse suisse. Les lacunes dans la documentation paléontologique pour les autres localités de cette période ont conduit à l'utilisation, discutable de listes fauniques composites. Pour celles-ci la méthode des cénogrammes ne permet pas de mettre en évidence la crise climatique axée sur le niveau de Rickenbach. Le cénogramme de La Milloque indiquerait au sortir de cette crise un environnement plus chaud et humide (Figure 67). Les courbes de Dieupentale à l'Oligocène terminal puis de Thézels à la base du Miocène, avec une pente nettement plus forte pour les grands mammifères et une lacune marquée au niveau des poids intermédiaires indiquent un milieu plus aride et ouvert. Dans les gisements de l'Aquitanien basal du Sud de la France diverses observations, qui semblent contradictoires, ne permettent pas de conclure, pour cette région, à une aridité importante. Le cénogramme de Coderet suggère un environnement chaud, plus fermé et plus humide qu'à Thézels. Ces différences traduiraient l'existence d'environnements régionaux différents pouvant être mis en relation avec les variations morphologiques et biométriques constatées chez les faunes au cours de cette période. Dans une autre interprétation, l'aridification qui semble se produire à la limite Oligo-Miocène pourrait correspondre au "Mi 1 oxygen isotopic Event" dont le maximum est atteint à ce moment.

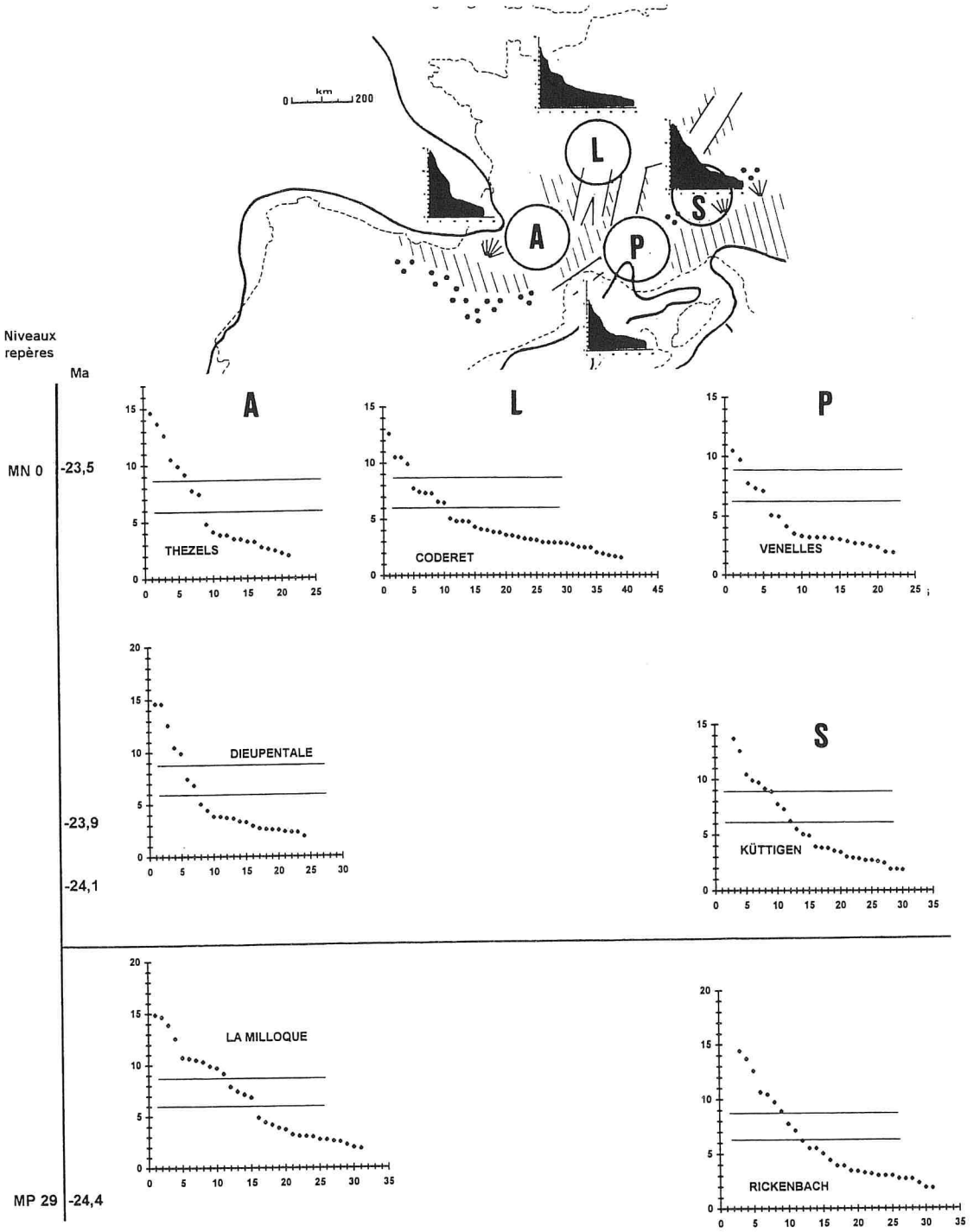


Figure 67.— Cénogrammes des principaux gisements de l'Oligocène terminal et du Miocène basal de différentes régions géographiques: Coderet (Limagne), Thézels, Dieupentale, La Milloque (Aquitaine), Venelles (Provence), Küttigen, Rickenbach (Suisse). Pour les gisements de la molasse hélvétique, les âges numériques ont été obtenus par magnétostratigraphie (Schlunegger *et al.* 1996). La position des localités de Coderet et Dieupentale dans l'échelle biostratigraphique des niveaux repères est celle proposée par Schmidt-Kittler *et al.* (1997). La carte paléogéographique (d'après Dercourt, 1994) situe les régions d'origine des localités comparées: A = Aquitaine, L = Limagne, P = Provence, S = Suisse (ce mémoire, figure 78).

Les traits horizontaux recoupant les cénogrammes indiquent les poids critiques de 500g et 8 kg.

2) Evolution de la diversité spécifique et paléotempératures

a) Diversité spécifique intrafamiliale (Figure 68)

La méthode exposée par Legendre (1987 b) est appliquée ici à deux aires géographiques limitées, le Quercy - Agenais et la Limagne, pour la période allant du niveau repère MP 28 de l'Oligocène supérieur au niveau de Montaigu-le-Blin (MN 2) du Miocène inférieur. Pour la Limagne les listes fauniques utilisées sont celles fournies par Brunet *et al.* (1981) et Hugueney (1974, 1980, 1984, 1997). Pour le Quercy les listes sont basées sur la compilation de Brunet (1970), de Bonis (1972, 1973), Baudelot & Olivier (1978) de Bonis & Guinot (1987), Rémy *et al.* (1987), Hugueney & Ringeade (1990).

Pour l'intervalle Portal - La Milloque, le calcul du nombre moyen d'espèces par famille (rapport S/F = nombre d'espèces S/ nombre de familles F) a été réalisé sur des listes composites, réunissant les faunes de Comberatière et Moissac II en Aquitaine et Chauffours - Verneuil en Limagne. La diversité familiale de ces listes composites est tout à fait comparable à celle des autres gisements des séquences correspondantes (Tableau 31).

MP/MN	Quercy - Agenais	S	F	S/F	Limagne	S	F	S/F
MN2a					Montaigu-le-Blin	56	23	2.43
MN1	Paulhiac	42	19	2.21				
MN0	Thézels	35	18	1.94	Coderet	50	23	2.17
	Dieupentale	36	17	2.12				
29	La Milloque	42	21	2.0				
29	Comberatière + Moissac II	31	18	1.72	Chauffours + Verneuil	34	20	1.70
28	Portal	28	19	1.47	Cournon	35	20	1.75
28	Pech du Fraysse	48	24	2.0				
28	Pech Desse	44	23	1.91				
26	Mas de Pauffié	23	14	1.64	Saint-Menoux	28	19	1.47

Tableau 31.— Diversité spécifique et familiale dans les gisements des séquences du Quercy - Agenais et de Limagne.

Les variations du rapport S/F obtenues ont été comparées avec la courbe isotopique de l'oxygène obtenue à partir des gyrogonites des charophytes dans la Molasse Suisse (Berger, 1990).

Le niveau du Mas de Pauffié (MP 26), marque la fin d'un épisode de refroidissement. Lui succède une rapide amélioration des conditions climatiques dont l'apogée serait atteinte entre -26 Ma et -25 M.a.. Une rapide dégradation se produirait ensuite, avec un maximum de refroidissement approximativement situé autour de -24,4 Ma (MP 29), auquel ferait suite une importante remontée des températures avant même la limite Oligo-Miocène.

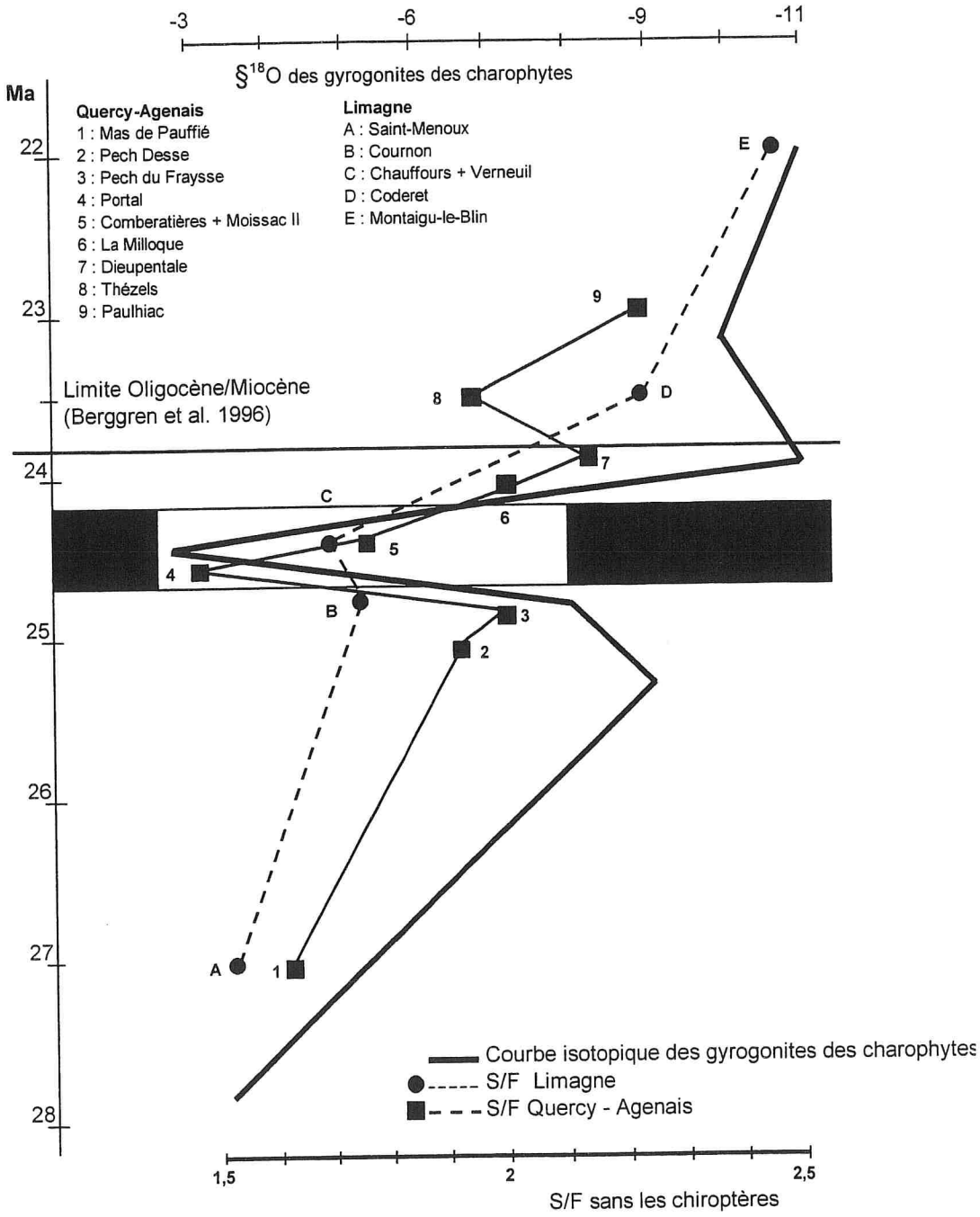


Figure 68.— Variations du rapport isotopique de l'oxygène des carbonates des gyrogonites des charophytes de la molasse Suisse (Berger, 1990), argumentant l'hypothèse un évènement climatique à l'Oligocène terminal (bande noire). L'évolution de la diversité spécifique intrafamiliale (rapport S/F) calculé pour plusieurs localités du Quercy-Agenais et de Limagne est mise en regard avec la courbe précédente.

Les courbes de la diversité spécifique intrafamiliale (S/F) obtenues pour la Limagne et le Quercy, grossièrement comparables entre elles, montrent les mêmes

variations que la courbe isotopique de l'oxygène. Entre la période aride et froide du niveau MP 26 (Legendre 1987 b) et les faunes de Pech Desse et Pech du Fraysse (MP 28) le rapport S/F augmente. Une lacune existe entre ces deux niveaux pour nos deux séquences de gisements. Un rapide refroidissement paraît avoir été enregistré ensuite, en effet le rapport S/F est nettement réduit au niveau du gisement de Portal (réduction sans doute accentuée par un biais taphonomique ou de récolte) ainsi que pour les listes fauniques composites contemporaines du niveau de Rickenbach (MP 29) daté de -24,4 Ma (Schlunegger *et al.*, 1996, Engesser & Mödden, 1997). Dans le Quercy un réchauffement se manifesterait au niveau de La Milloque et se poursuivrait dans celui de Dieupentale.

Une légère diminution du rapport S/F à Thézels pourrait coïncider, si les niveaux de Coderet couche 3 et Boudry 2 étaient contemporains, avec la petite oscillation froide montrée par la courbe isotopique obtenue à partir des charophytes au niveau de Boudry 2 (-23.4 M.a.) Ces évènements pourraient être rapprochés du Mi1 Event.

En Limagne, pour la base du Miocène, nous n'avons disposé que des seules données concernant Coderet, ce phénomène n'est donc pas enregistré. Le rapport S/F est plus nettement élevé au niveau de Montaigu-le-Blin en accord avec la courbe isotopique.

Au total, même si la coïncidence entre ces courbes est loin d'être parfaite, leur tendance générale est la même et coïncide grossièrement avec celle de la courbe isotopique. Du fait du recours à des listes composites, une interrogation subsiste pour l'intervalle MP 28- MP 29 pour lequel une réponse plus précise ne pourra être obtenue que par des récoltes plus abondantes dans les gisements correspondants.

b) Evolution du nombre d'espèces dans différentes séquences de gisements (Figure 69)

- Quercy-Agenais

Le niveau de diversité spécifique chute rapidement, aussi bien chez les grandes que les petites espèces, au niveau de Portal. Dans le bassin d'Aquitaine la diversité totale de la faune composite Comberatière - Moissac II reste comparable à celle de Portal, la diversité des petits mammifères étant plus réduite. Ces variations, à moins qu'elles ne soient liées au registre fossile, ce qui est probable pour les grands mammifères, coïncideraient, du moins pour les petits mammifères mieux représentés, avec le refroidissement signalé par la courbe isotopique de l'oxygène des charophytes de la molasse Suisse.

Cette oscillation froide serait suivie d'une augmentation rapide des températures, le signal de cette fluctuation étant enregistré par une augmentation très nette de la diversité des petits et des grands mammifères au niveau de La Milloque.

La diminution de la diversité des grands mammifères qui semble se produire à partir de Dieupentale pourrait être liée à l'installation d'un climat plus aride au cours de cette période.

A la base du Miocène le gisement provençal de Venelles est plus riche en petits mammifères et plus pauvre en grandes espèces que la localité contemporaine de

Thézels, mais leurs cénogrammes se ressemblent beaucoup (Figure 67). Ces différences sont-elles la conséquence de l'existence de différences environnementales à l'échelle locale ou régionale? Une aridité plus marquée dans le Quercy et un environnement marécageux à Venelles pourraient être mise en cause. Il est possible également d'incriminer les techniques de récolte (chantier d'autoroute à Venelles où les restes de grands mammifères ont été recueillis en surface).

- Limagne

L'oscillation froide qui paraît avoir été enregistrée par les faunes de micromammifères pendant l'intervalle MP 28 - MP 29 dans le Quercy serait signalée ici par la faune composite Chauffours - Verneuil. Les micromammifères paraissent pratiquement les seuls affectés. Une lacune dans la séquence des gisements ne permet pas de situer le début du réchauffement qui semble attesté, au Miocène basal, par l'abondante faune de Coderet.

La comparaison de la diversité faunique de Coderet avec celle des gisements contemporains de Thézels et Venelles argumente à nouveau l'existence de différences régionales au cours de cette période.

- Haute Savoie - Suisse

Parmi les gisements de Haute-Savoie rapprochés du niveau MP 29 (Engesser et Hugueney, 1982; Burbank *et al.* 1992) nous n'avons pris en compte que celui de Findreuse 18 qui montre la faune la plus diversifiée. La baisse de diversité des espèces de poids inférieur à 500 g dans l'intervalle Findreuse 18 - Rickenbach - Brochene Fluh 19/20, signalerait un refroidissement au cours de cette période.

La très faible diversité des grands mammifères pour cette région pendant l'intervalle MP 27 - MP 28 résulte probablement d'un biaisage du registre fossile. Entre Kuttigen et Brochene Fluh 53 la diversité de ces grandes espèces chute rapidement, ainsi d'ailleurs que celle des formes de petite taille. Nous avons vu que cette réduction du nombre des grandes espèces, semble se produire au même moment en Aquitaine. Ces variations pourraient être la conséquence de l'installation de conditions plus arides et éventuellement plus froides.

Quels sont, pour conclure, les résultats obtenus avec les méthodes d'analyse des faunes ?

1 - Une diminution de la diversité des grands mais aussi des petits mammifères est observée, avant la limite Oligo-Miocène, simultanément en Quercy-Agenais et en Suisse. Elle se prolonge après la limite Oligo-Miocène Elle pourrait correspondre à l'un des épisodes de refroidissement (Mi1 Event), identifiés en milieu océanique (voir Figure 64).

2 - Les cénogrammes suggèrent qu'une aridification se produit, au moins en Aquitaine, durant cette période (Dieupentale, Thézels, Venelles). Ce résultat s'accorde avec les données sédimentologiques.

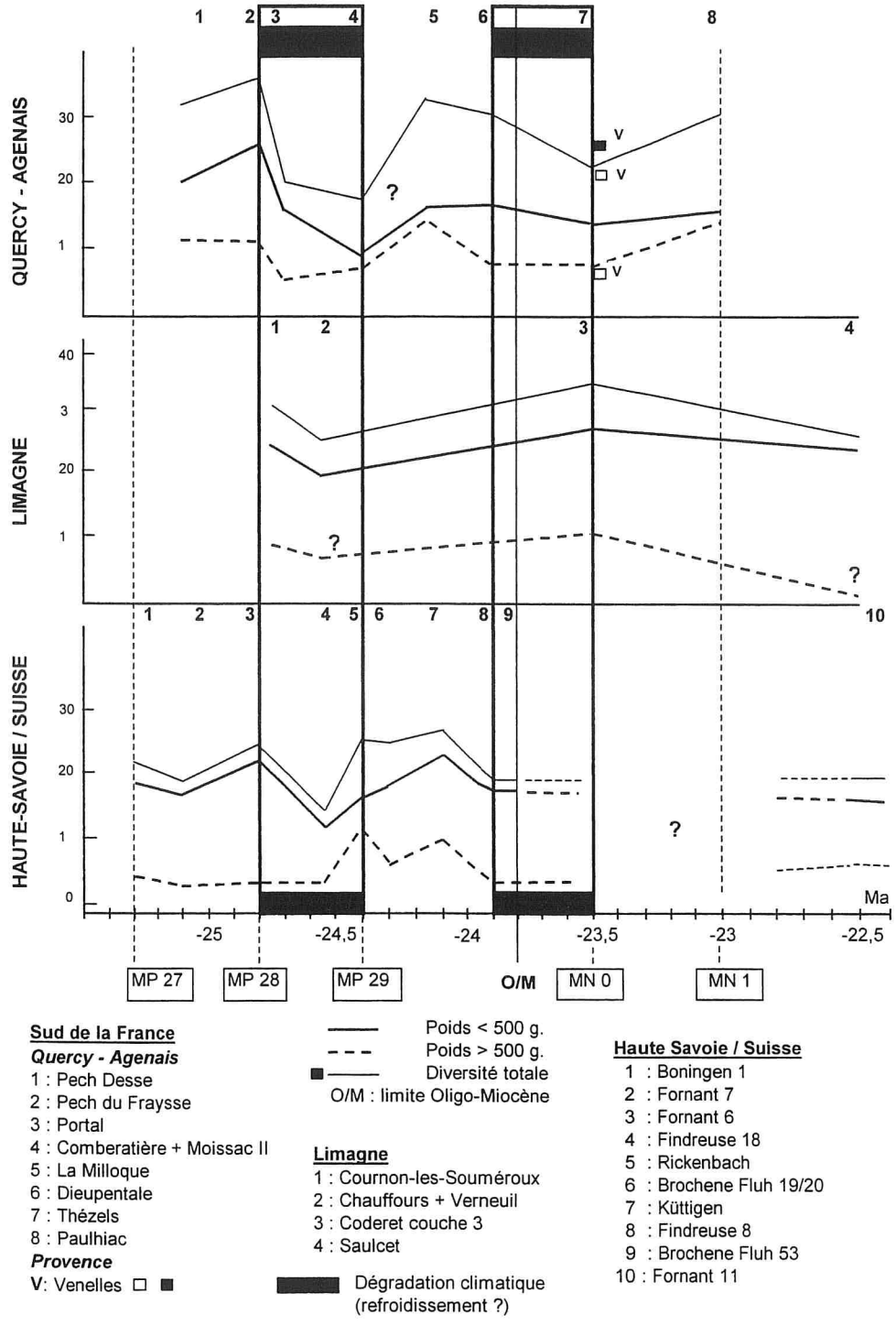


Figure 69.— Evolution de la diversité spécifique des grands et des petits mammifères observée dans trois séquences contemporaines (Quercy-Agenais, Limagne, Haute-Savoie / Suisse) de la fin de l'Oligocène et de l'Aquitanien. La limite entre les petites et les grandes espèces correspond au poids moyen de 500 g. La diversité totale a été également représentée. Les carnivores et les chiroptères n'ont pas été comptabilisés.

3 - L'évolution de la diversité spécifique intrafamiliale, dans deux séquences différentes de gisements (Quercy-Agenais et Limagne), donne des courbes qui sont grossièrement parallèles à la courbe des variations du rapport isotopique de l'oxygène observé dans la molasse Suisse.

4 - L'évolution de la diversité spécifique des grands mais plus surement des petits mammifères, réserve étant faite de l'utilisation de "localités composites", signalerait une altération climatique entre les niveaux repères MP 28-29, qui semble coincider avec celle documentée par les données isotopiques de la molasse Suisse et les données floristiques.

Cet ensemble de résultats semble argumenter l'existence de deux épisodes de refroidissement distincts, (le premier étant mieux documenté en milieu continental) au cours de la transition Oligo-Miocène et une amélioration climatique nette entre les deux.

D/ Essai de Paléoécologie

1) Répartition et abondance des rongeurs dans les gisements et évolution de l'environnement (Figure 70)

Dans le Quercy-Agenais, les Theridomyidae, représentés essentiellement par le genre *Issiodoromys,* dominent largement les faunes de Pech Desse, Pech du Fraysse et Portal. Les caractéristiques anatomiques d'*Issiodoromys* sont celles d'un rongeur adapté à un milieu steppique, aride (Vianey-Liaud 1979, 1990).

Une baisse de son abondance à Pech du Fraysse suggère un environnement peut être un peu différent de celui de Pech Desse. L'abondance relative du genre augmente à nouveau fortement à Portal.

A partir du niveau de La Milloque, et même à Thézels où il est encore abondant, *Issiodoromys* ne domine plus les faunes de l'Oligocène supérieur. L'intervalle Portal - La Milloque, du moins dans cette région, voit donc le déclin du genre *Issiodoromys* ainsi que celui d' *Archaeomys;* nous évoquerons plus loin les facteurs possibles responsables de ces disparitions.

La régression des Theridomyidae semble compensée dans cette région par l'augmentation des Cricetidae et des Dipodidae, ce qui pourrait correspondre au développement de leurs habitats en liaison avec des modifications climatiques.

Dans la séquence parallèle de Limagne, les Theridomyidae sont peu abondants. Leur fréquence pourrait avoir enregistré le pic d'aridité de MP 29 à Verneuil (23 dents d'*Issiodoromys* y représentent 28% des rongeurs). A la Mine-des-Rois (MP 29) c'est par contre *Eucricetodon dubius* qui semble avoir proliféré. Rappelons toutefois, que ces deux gisements n'ont fourni qu'un matériel réduit. Il est donc très probable qu'un biais de récolte intervienne dans ces variations.

Cette réserve faite, la séquence de Limagne (Figure 70) apparaît à peu près homogène, ce qui suggère, du fait de la faible abondance d'*Issiodoromys*, un environnement relativement fermé, sans grandes variations.

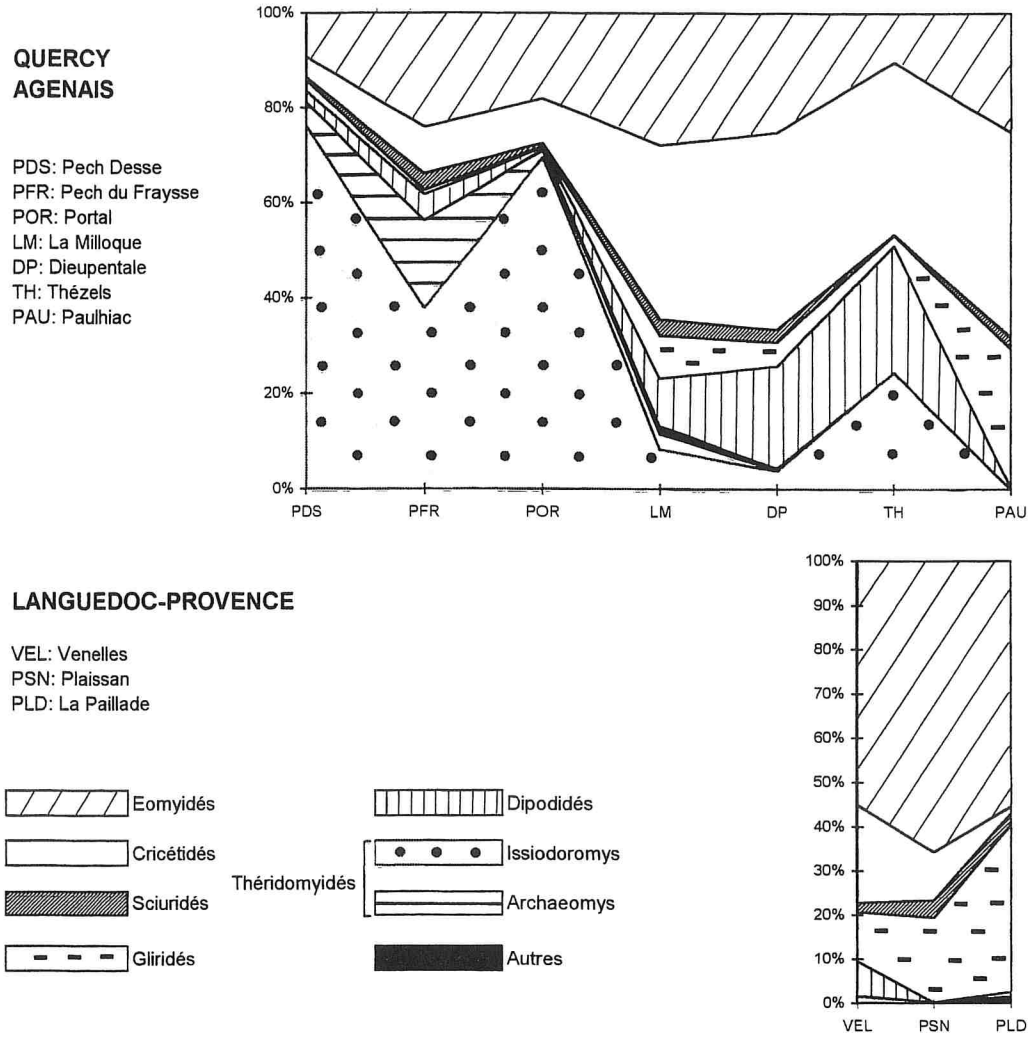


Figure 70.— Variation de l'abondance relative des familles de rongeurs (nombre de spécimens dentaires attribués à une famille/ nombre total de spécimens dentaires), exprimée en pourcentage, pour trois séquences géographiquement distinctes de gisements échelonnés de l'Oligocène supérieur au Miocène inférieur. Les données sont tirées de Hugueney (1984) et Brunet *et al.* (1981) pour les gisements de Limagne, de Aguilar (1974, 1977) pour les localités de Plaissan et La Paillade).

Il n'en est pas de même pour la séquence du Quercy-Agenais où le déclin du genre *Issiodoromys,* largement dominant auparavant, marquerait à partir de La Milloque, la disparition des milieux ouverts et donc des conditions climatiques plus humides. Cependant, même si nous savons que des modifications climatiques affectent cette période, une opposition régionale entre l'aridité des gisements du Causse et l'humidité relative de la plaine agenaise, parcourue de cours d'eau, pourrait intervenir dans cette variation.

Dans le Sud de la France les trois gisements de Venelles, Plaissan et La Paillade (Aguilar, 1974, 1977; Aguilar et al, 1978) montrent une faune dominée par les Eomyidae. Au cours de cette séquence les Gliridae se développeraient aux dépens des Cricetidae. *Issiodoromys* est encore représenté, mais très marginalement, dans l'Aquitanien basal de Plaissan.

Le premier enseignement de cette comparaison est que les spectres fauniques varient d'une région à l'autre et d'une localité à l'autre. Chaque faune traduit d'abord les conditions résultant de son environnement immédiat, ce dernier subissant l'influence du climat régional variante du climat général. Si une faune de rongeurs est susceptible de fournir des informations sur son environnement, et *Issiodoromys* nous en fournit un exemple, encore faudrait-il connaître la signification écologique des différents taxons qui la composent.

2) Les rongeurs fossiles comme marqueurs de leur environnement: méthodes et difficultés

a) Utilisation des caractères dentaires

Nous reprenons ici (Tableau 32) le classement des types adaptatifs dentaires proposé par M. Vianey-Liaud (1991, p. 19) en le limitant aux rongeurs des faunes de l'Oligocène supérieur et du Miocène basal.

Certains milieux possibles y sont qualifiés de fermés "forestiers", ou ouverts "de type savane". Nous n'avons en réalité aucune idée des formations végétales de cette époque, la forêt oligocène n'était sans doute pas équivalente des forêts tempérées actuelles et on ne sait rien des formations végétales intermédiaires qui devaient exister entre les milieux subdésertiques et les zones arborées. Il a été suggéré par exemple (in Gould et al, 1993) que le chapparal dense et luxuriant, d'environ 1m de hauteur, grossièrement intermédiaire entre une végétation désertique et une plantation dense d'arbustes, végétation dite de type "fynbos" que l'on ne trouve aujourdhui qu'à la pointe extrême de l'Afrique du Sud, correspondrait à une végétation de type oligocène.

En fonction de l'abondance des types adaptatifs dentaires dans les gisements on obtient un graphique retraçant (Figure 71) l'évolution possible de l'environnement dans les trois séquences régionales suivantes:

Quercy: le niveau de Pech du Fraysse montrerait, par rapport à celui de Pech Desse, le développement de milieux plus humides et fermés et de milieux ouverts type "savane" et/ou de bord des eaux au détriment des espaces steppiques ou subdésertiques. L'abondance du genre *Issiodoromys* à Portal (NSD = 770 sur un effectif total de 1111 dents correspondant à 13 espèces de rongeurs) suggère que ces derniers se seraient développés à nouveau à ce niveau. On pourrait voir là les prémices de l'altération

climatique qui se produit dans l'intervalle MP 28 - MP 29 ? L'Oligocène terminal et l'Aquitanien basal verraient, en relation avec une amélioration des conditions, le développement de milieux fermés plus ou moins humides. Ces résultats pourraient illustrer également un antagonisme entre la sécheresse du Causse, avant que ne se produise la transgression molassique, et la plaine fluvio-deltaïque humide où se dépose ensuite la molasse (Simon-Coincon *et al.*, 1991). De plus nous avons certainement là une vision très déformée de la réalité puisque, par exemple, l'image donnée de l'environnement de Paulhiac, c'est à dire un milieu fermé, ne laisse aucune place aux espèces de savane tels les rhinocéros de type coureur présents dans ce gisement.

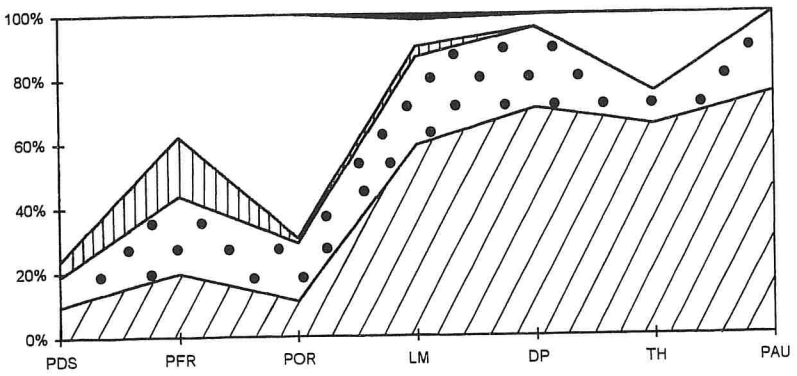
Type adaptatif dentaire	Taux d'hypsodontie	Dessin occlusal	Groupes taxonomiques	Régime alimentaire	Milieu possible
I	brachyodontes	bunodontes	Gliridae, Cricetidae, Aplodontidae, Sciuridae, Dipodidae	omnivores, végétaux non abrasifs	plutôt humide fermé « forestier »
II	faiblement hypsodontes	bunolopho-dontes à lophodontes	Eomyidae	végétaux peu abrasifs, fruits, autres	plutôt humide fermé « forestier »
III	moyennement à très hypsodontes	crêtes et surface d'usure plane	*Blainvillimys* *Archaeomys*	végétaux abrasifs	milieu ouvert, « type savane » et/ou proximité de cours d'eau avec végétation ligneuse
IV	moyennement à très hypsodontes	dessin dentaire relativement simple	*Issiodoromys*	végétaux imprégnés de sable ou de poussière	milieu aride, largement ouvert
V	très hypsodontes	simple	*Rhizospalax*	racines, etc... (fouisseurs)	sols meubles, assez épais

Tableau 32.— Caractéristiques définissant les types adaptatifs dentaires de quelques rongeurs de l'Oligocène supérieur et du Miocène basal (d'après Vianey-Liaud, 1991).

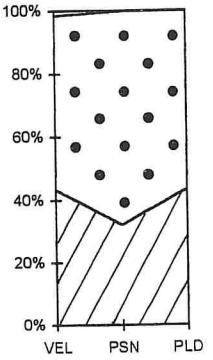
Languedoc-Provence: à l'Aquitanien inférieur, l'environnement semble avoir été dominé par des milieux fermés. Les milieux ouverts de type "savane" et/ou de bord des eaux seraient très peu abondants. Cependant, à Venelles les faciès indiquent que les dépôts constituants le gisement se seraient mis en place en milieu lagunaire (Aguilar com. oral.), tandis que la flore indique de possibles étendues découvertes dans l'environnement de cette lagune (Châteauneuf et Nury, 1995) et une forêt chaude et humide à proximité (Bessedik 1983). D'après Theobald (1937) l'abondante faune entomologique d'Aix en Provence qui traduirait un cachet méditerranéen à affinités tropicales très accusées suggère une forêt marécageuse bordant des lacs et des prairies ainsi que de vastes étendues arides.

Limagne: l'ensemble de la séquence suggère la dominance des environnements forestiers. Il y aurait à Verneuil un recul de la forêt au profit des espaces ouverts indiquant, entre MP 28 et MP 29, un épisode plus aride. L'effectif trop faible des rongeurs de ce gisement rend cette variation non fiable.

QUERCY-AGENAIS



PDS: Pech Desse
PFR: Pech du Fraysse
POR: Portal
LM: La Milloque
DP: Dieupentale
TH: Thézels
PAU: Paulhiac

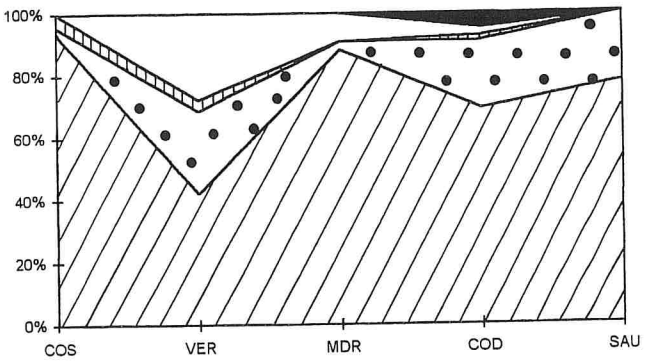


LANGUEDOC-PROVENCE

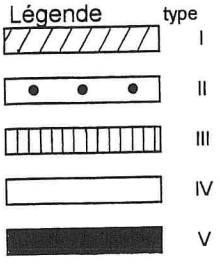
VEL: Venelles
PSN: Plaissan
PLD: La Paillade

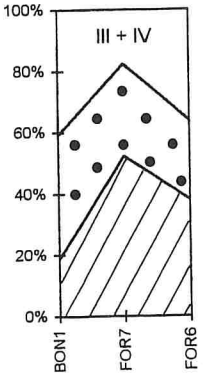
LIMAGNE

COS: Cournon-les-Souméroux
VER:Verneuil
MDR: Mine-des-Rois
COD:Coderet C3
SAU: Saulcet

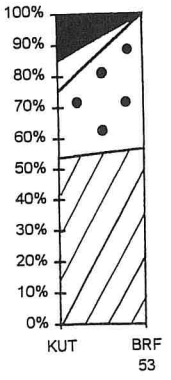


SUISSE





BON : Boningen
FOR7:Fornant7
FOR6:Fornant6
KUT:Küttigen
BRF53:
Brochene Fluh 53



Haute Savoie-Suisse: Au cours de l'intervalle Boningen-Fornant 6 les milieux seraient relativement ouverts. L'environnement serait plutôt fermé dans les localités de l'Oligocène terminal.

La rareté ou l'absence du genre *Issiodoromys*, marqueur primaire de milieux ouverts (Vianey-Liaud, 1976, 1979) dans certains gisements de l'Oligocène supérieur puis de l'Aquitanien inférieur pour les séquences Quercy-Agenais et Languedoc-Provence conduit à envisager pour ces derniers un environnement fermé, qui serait plus humide puisque, dans ce cas, la majorité des espèces présentes correspondent aux types adaptatifs dentaires I et II. Ce qui revient en même temps à induire l'idée que la disparition d'*Issiodoromys* pourrait être liée à celle des biotopes ouverts, ce qui reste à prouver. Ainsi *Issiodoromys* disparaîssant plus précocément dans la Molasse Suisse, son environnement habituel aurait disparu dans cette région à l'Oligocène terminal.

En conclusion, cette méthode revient à opposer un marqueur de milieu ouvert, *Issiodoromys*, à la quasi totalité des autres rongeurs trouvés dans les gisements. En conséquence ces derniers deviennent alors marqueurs de milieux fermés. L'image donnée de l'environnement des gisements est donc déformée. Ainsi, l'absence d'*Issiodoromys* dans un gisement supprime de son environnement toute forme de paysage ouvert, comme c'est le cas à Paulhiac par exemple. Toute la diversité des milieux, sans doute représentée par les rongeurs brachyodontes ou faiblement hypsodontes qui constituent l'essentiel des faunes de rongeurs, est alors occultée. Malheureusement les données anatomiques et fonctionnelles, qui pourraient apporter quelques informations sur le mode de vie de ces rongeurs, nous manquent. La répartition et l'abondance relative des différents taxons dans les gisements, sans doute liées aux types de milieux présents, peuvent-elles apporter quelques éléments de réponse ?

b) Analyse de l'abondance relative des familles et des genres dans les gisements

Afin d'éliminer le biaisage (voir ci-dessus) introduit par *Issiodoromys* nous l'avons exclu de nos comptages. L'abondance relative des Cricetidae, Eomyidae, Dipodidae, Gliridae a été calculée (NSD) dans trois séquences de gisements (Figure 72).

L'antagonisme très net entre les Eomyidae et les Cricetidae déja constaté (Comte et Vianey-Liaud, 1989) pour une séquence de gisements du Sud de la France comprise entre Itardies (MP 23) et Pech du Fraysse (MP 28) se poursuit dans les niveaux postérieurs. Il s'observe également en Limagne et dans la molasse de Haute-Savoie et Suisse. Comme les Cricetidae, les Dipodidae, représentés par le genre *Plesiosminthus,* montrent (entre les niveaux MP 28 et MN 1) une évolution de leur abondance inverse de celle des Eomyidae.

Figure 71.— Variation de l'abondance (calculée à partir du nombre de spécimens dentaires NSD), exprimée en pourcentage, des types adaptatifs dentaires des rongeurs à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur dans différentes séquences géographiques.

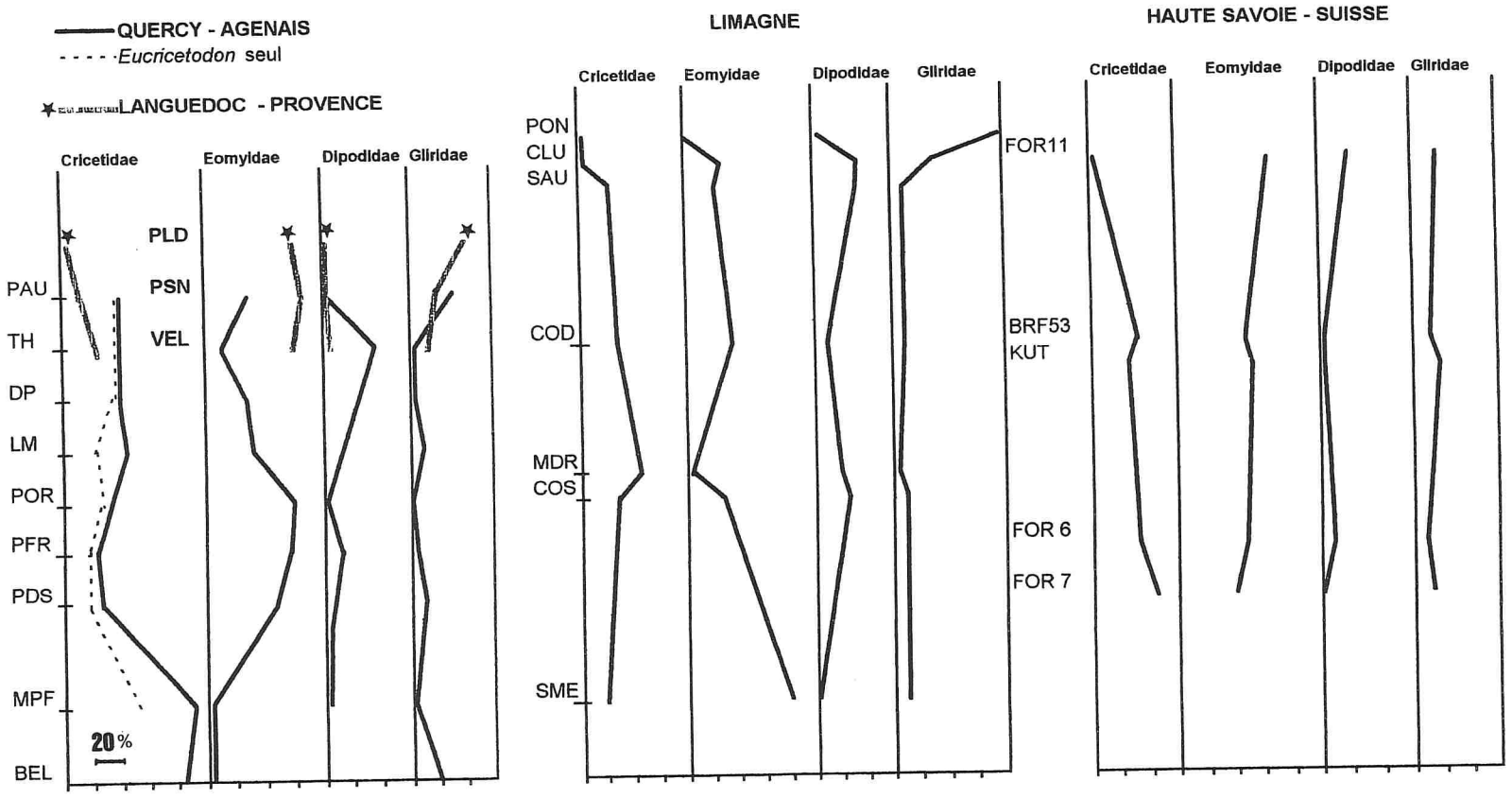


Figure 72.— Abondance relative des petits rongeurs (Cricetidae, Eomyidae, Dipodidae, Gliridae) dans trois séquences régionales de gisements compris entre le niveau MP 26 de l'Oligocène supérieur et la biozone MN 2a du Miocène inférieur. **Quercy-Agenais**: BEL = Belgarric, MPF = Mas de Pauffié, PDS = Pech Desse, PFY = Pech du Fraysse, POR = Portal, LM = La Milloque, DP = Dieupentale, TH = Thézels, PAU = Paulhiac. **Languedoc-Provence**: VEL = Venelles, PSN = Plaissan, PLD = La Paillade. **Limagne**: SME = Saint-Menoux, COS = Cournon les Souméroux, MDR = Mine-des-Rois, COD = Coderet, SAU = Saulcet, CLU = carrière Cluzel, PON = Poncenat. **Suisse-Haute Savoie**: FOR 7 = Fornant 7, FOR 6 = Fornant 6, KUT = Küttigen, BFR 53 = Brochene Fluh 53, FOR 11 = Fornant 11.

Dans le Sud de la France, les Cricetidae et les Dipodidae semblent plus abondants lorsque le milieu est supposé devenir plus aride et/ou ouvert (niveaux de Dieupentale et Thézels par exemple), au contraire des Eomyidae qui seraient des formes de milieux fermés et/ou plutôt humides (à Venelles par exemple). Dans le Miocène inférieur les Gliridae, qui deviennent abondants en même temps que les Eomyidae, auraient des exigences comparables.

Cependant il est évident que, pour une même période, des différences importantes existent entre les localités (c'est particulièrement net pour celles du Miocène inférieur du Sud de la France) ou entre les différentes régions (Figure 72). L'environnement de chaque localité a ses particularités et les habitats qu'il offre hébergent une faune particulière. De ce fait, d'un gisement à l'autre, une même famille n'est pas forcément représentée par les mêmes taxons ou bien leur abondance diffère.

L'approche familiale, globalisante, est donc critiquable. S'il est possible que quelques genres parmi les Eomyidae par exemple aient été habitants de forêt humide, il est abusif de généraliser à toute la famille. Une seule lignée d'éomyidés de l'Oligocène supérieur, celle issue d'*Eomys quercyi* peut être considérée comme marqueur primaire d'un milieu arboré puisque d'après Storch *et al.* (1996) *Eomys quercyi* était pourvu d'un patagium. De même tous les Cricetidae n'étaient probablement pas habitants de milieux secs.

Quelques genres de Gliridae ont été considérés (Daams et Van der Meulen, 1983) comme indicateurs de milieux humides; d'autres, *Peridyromys murinus*, *Microdyromys,* comme indicateurs de paléotempératures. *Heteroxerus,* comme les écureuils terrestres actuels, a été considéré comme un hôte des biotopes secs tels que prairies et savanes. Ces hypothèses ne reposent toutefois que sur l'utilisation indirecte de marqueurs écologiques actuels et il reste à les argumenter ce qui, en l'absence de données anatomo-fonctionnelles (d'autant plus que chez les Sciuridae le squelette, à priori, ne change pas) paraît difficilement soluble.

c) Utilisation des méthodes de classification automatique

Nous avons tenté une nouvelle approche visant à mettre en évidence, parmi les faunes de rongeurs des gisements, des regroupements de taxons pouvant être significatifs de conditions climato-écologiques.

On peut faire apparaître de tels regroupements dans un ensemble d'éléments disparates à l'aide des méthodes de classification automatique. L'une d'entre elles, la méthode de classification ascendante hiérarchique du moment statistique d'ordre deux, a été appliquée ici dans le but d'établir de tels regroupements parmi les gisements étudiés. Elle a été réalisée, les Eomyidae étant considérés dans leur ensemble et en excluant le genre *Issiodoromys,* sur 13 genres de rongeurs répartis dans dix gisements (Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal, La Milloque, Dieupentale, Thézels, Venelles, Coderet, Plaissan, Paulhiac) choisis pour l'abondance de leurs faunes de rongeurs ($495 < n < 7879$). Le nombre de spécimens dentaires pris en compte étant compris selon les gisements entre 494 et 2797 pour neuf d'entre eux, ce nombre tombant à 141 seulement pour Portal.

Le dendrogramme obtenu (Figure 73) à partir des fréquences calculées sur la base

du nombre de spécimens dentaires (NSD) permet de séparer plusieurs ensembles.

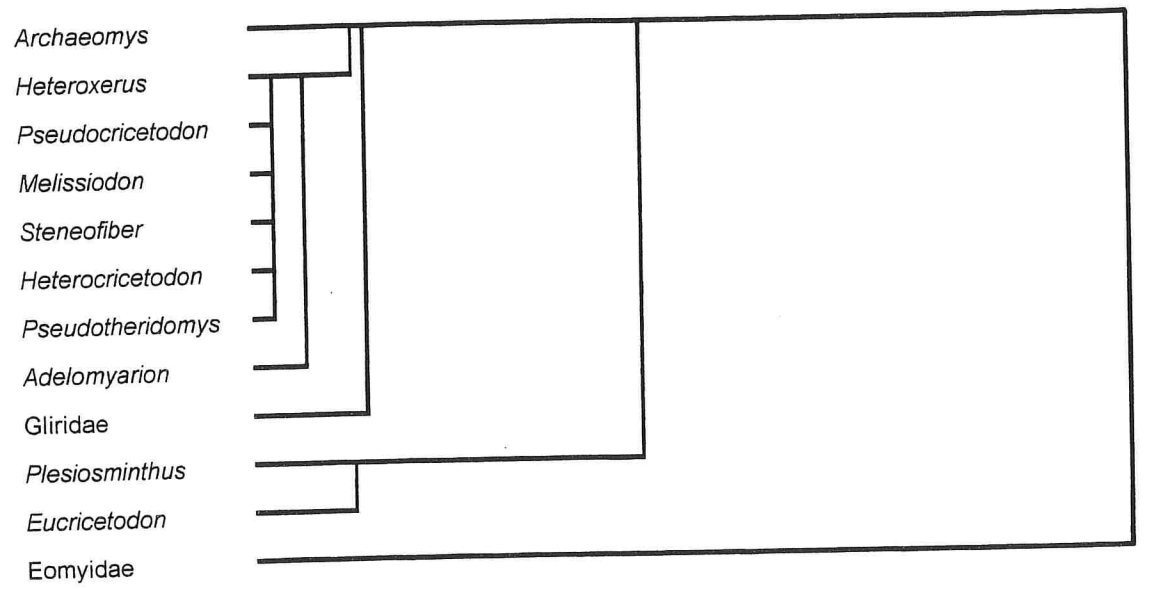


Figure 73.— Classification ascendante hiérarchique du Moment d'Ordre Deux des rongeurs (familles ou genres), *Issiodoromys* étant exclu, de dix gisements choisis pour l'abondance de leur faune.

Le genre *Archaeomys* apparaît proche d'un ensemble qui regroupe des espèces le plus souvent peu fréquentes dans les gisements.

Ce groupement de rongeurs comprend deux sous ensembles:

- sous-ensemble 1a: constitué par *Heteroxerus*, *Pseudocricetodon, Heterocricetodon*, *Steneofiber*, *Melissiodon* et *Pseudotheridomys,*

- sous-ensemble 1b: constitué par le seul genre *Adelomyarion.*

Du fait de la présence de *Steneofiber* on est tenté de faire correspondre le premier sous-ensemble à des espèces plus ou moins inféodées à l'eau. Notons cependant que dans cette séquence *Steneofiber* n'est présent, très peu abondant, que dans un seul gisement !

- un troisième ensemble comprend les seuls Gliridae

- le quatrième ensemble regroupe *Plesiosminthus* et *Eucricetodon.*

- les Eomyidae constituent le dernier ensemble.

Une autre classification ascendante hiérarchique utilisant la distance Euclidienne et pour critère d'agrégation la moyenne des distances pondérée livre un classement assez voisin (Figure 74) mais séparant les genres *Eucricetodon* et *Plesiosminthus.*

L'éclatement de la famille des Cricetidae provoquée par ces classifications, justifie les critiques évoquées précédemment sur la "globalisation écologique" des familles. L'analyse de la représentation de cette famille dans les gisements autorise un essai d'interprétation. On constate qu'il n'y a pas correspondance entre l'évolution de la diversité spécifique et l'abondance relative de cette famille (6 espèces à Pech du Fraysse

représentent 9,9% de l'ensemble de la faune; 3 espèces à Thézels dont une, qui représente la famille en quasi totalité, correspond à 36% de l'ensemble des rongeurs du gisement). On peut en déduire que certaines espèces sont plus favorisées que d'autres pour une période donnée et dans un environnement donné (ou bien, lorsqu'il s'agit de micromammifères et de gisements karstiques, que la concentration préférentielle par quelques rapaces est possible).

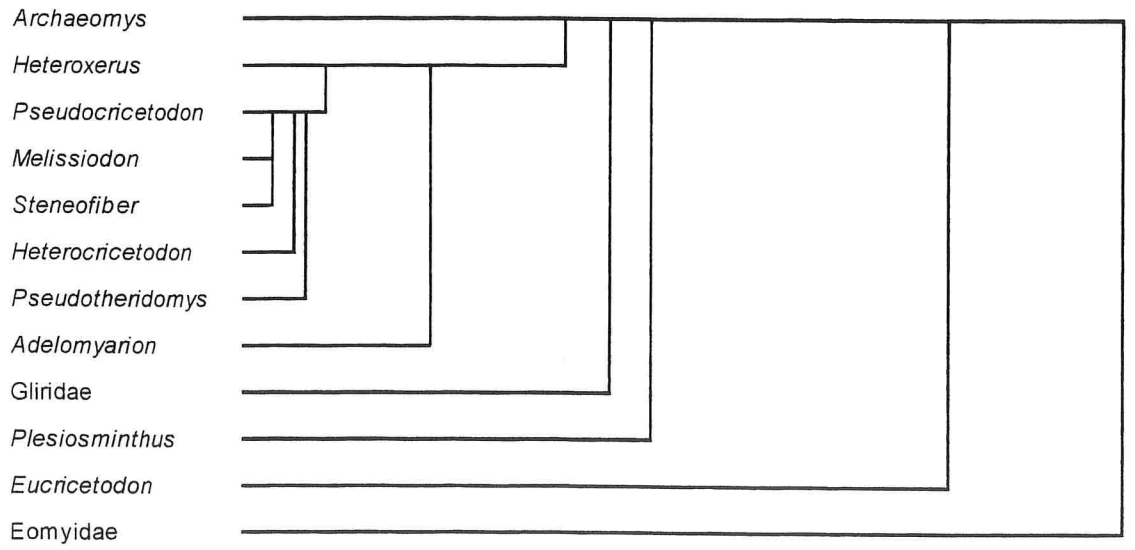


Figure 74.— Classification ascendante hiérarchique utilisant la distance Euclidienne et pour critère d'agrégation la moyenne des distances pondérées portant sur les mêmes taxons, pour les mêmes gisements, qui ont fait l'objet de la classification précédente (Figure 73).

L'analyse des faunes montre que pour les gisements étudiés et pour l'intervalle de temps correspondant, c'est le genre *Eucricetodon* qui prolifère. Son abondance paraît indépendante de celle du genre *Issiodoromys,* avant que celui-ci n'ait disparu. Ainsi dans le gisement de Thézels (MN 0) *Issiodoromys* est encore massivement présent (plus de 900 dents soit environ 25% des dents de rongeurs récoltées) mais beaucoup moins qu'à Pech Desse (6000 dents représentant 76% des rongeurs); *Eucricetodon* est représenté par 36% des spécimens dentaires à Thézels et seulement 3% à Pech Desse. *Eucricetodon* est également abondant à Dieupentale où *Issiodoromys* est rare.

Ces faits, en accord avec la signification apportée aux caractéristiques des dentures respectives de ces deux genres, permettent de supposer qu'ils n'occupaient pas le même biotope. Cependant *Eucricetodon* abonde pendant l'intervalle MP 26 - MP 27 correspondant à une période considérée comme aride et devient plus rare pendant l'intervalle MP 27 - MP 28 probablement plus chaud et humide. Il prolifère à nouveau en liaison avec l'aridification qui semble se manifester à partir de Dieupentale.

Nous pouvons donc supposer que l'abondance du genre *Eucricetodon* serait liée au développement de formations végétales se développant au cours des périodes d'aridité. La brachyodontie d'*Eucricetodon* le placerait dans la catégorie des omnivores

ou de mangeurs de végétaux non abrasifs (Vianey-Liaud, 1991) donc habitant plutôt des milieux fermés plus ou moins humides, cependant toutes les espèces steppiques n'ont pas obligatoirement les mêmes spécialisations et ne sont pas toutes hypsodontes. Ainsi, les hamsters actuels vivent souvent en milieu ouvert, mais les dents sont plus sélénodontes. Il ne semble donc pas possible d'après ces constatations d'attribuer au genre *Eucricetodon* un type d'habitat ouvert, fermé ou intermédiaire.

Dans la séquence de gisements étudiés, on constate, à partir du niveau MP 28, un certain parallélisme entre l'abondance du genre *Plesiosminthus* et celle d'*Eucricetodon*. Ce fait pourrait être lié à l'occupation de biotopes voisins dans un environnement aride. Les Dipodidae actuels, habitants de milieux steppiques, sont hypsodontes, ce qui n'est pas le cas de *Plesiosminthus* qui, comme *Eucricetodon*, est nettement brachyodonte. Il faut donc supposer l'existence d'un biotope qui assurait, dans un milieu sec, une nourriture tendre à ces rongeurs.

On peut aussi penser qu'au début de leur histoire ces rongeurs pouvaient être à la fois brachyodontes et steppiques. Les hespéromyinés (Muridae) actuels d'Amérique du Sud fournissent une illustration de cette hypothèse. Après son invasion de l'Amérique du Sud au Pléistocène, ce groupe, sur un territoire riche en milieux naturels divers et en l'absence de compétiteurs, s'est développé très rapidement occupant des niches écologiques variées. Le tableau 33 fait état de quelques espèces possédant des dents jugales ayant conservé un plan cricétin primitif (excepté la disparition du mésolophe des molaires supérieures et du mésolophide aux molaires inférieures), pourvues de racines, à couronne basse ou peu élevée, et qui vivent dans des milieux divers, pour certains arides ou désertiques (Hershkovitz, 1962).

Espèce	Couronne	Habitat	Régime
Phyllotis gerbillus	Basse.	Désert de Piura (Pérou).	Graines, fragments de végétaux verts, lichens.
Phyllotis amicus	Basse.	Formations sableuses et pierreuses, zones arides et désert (Pérou).	
Callomys callosus	Basse.	Lisières de forêts et broussailles.	Végétaux, insectes.
Calomys laucha	Basse.	Savane herbeuse (Pampa) (Argentine).	
Eligmodontia typus	Peu élevée.	Terrains sableux ou rocheux portant une végétation xérophytique.	Insectes principalement

Tableau 33.— Habitat de quelques rongeurs hespéromyinés sud-américains à couronne basse ou peu élevée (d'après Hershkovitz, 1962). Régimes alimentaires des genres d'après Nowak & Paradisio, 1983.

Cependant dans le gisement de Bouzigues (Aguilar *et al.* 1997) *Eucricetodon*, bien représenté, côtoie un mégachiroptère dans un environnement chaud, de type tropical ou subtropical, à végétation basse, possiblement dense, ménageant des espaces ouverts. Les biotopes d'*Eucricetodon* s'ils pouvaient être plutôt secs n'étaient donc pas arides.

Dans le Bassin d'Alès (Gard), le gisement de Sarèle (MP 27) (Hartenberger *et al.* montre une faible diversité de *Cricetidae* (deux espèces). La faune de cette localité est largement dominée par le genre *Issiodoromys* marqueur de milieu ouvert et aride; parmi les autres espèces présentes, c'est *Eucricetodon* qui domine. Les spécimens fossiles roulés et souvent endommagés à Sarèle indiquent un transport par une rivière. La présence d'un castoridé indique également la présence d'eau dans l'environnement de ce gisement.

A quelques kilomètres de là, dans le même bassin, le gisement contemporain de Boujac (Hartenberger *et al.* 1970) a livré des spécimens dentaires intacts, des restes végétaux et présente des couches ligniteuses qui indiquent pour cette localité une sédimentation plus calme et une végétation abondante dans un milieu humide.

Cette localité n'a fourni que quelques rares spécimens d'*Issiodoromys*, la diversité des *Cricetidae* augmente (cinq espèces) mais *Eucricetodon* y est rare et *Pseudocricetodon incertus* domine largement la faune. *Adelomyarion* et *Melissiodon* sont également présents. Nous retrouvons là des formes qui constituent le deuxième ensemble de notre classification et qui pourraient avoir été inféodées à l'eau ou avoir habité des lieux humides.

Dans la localité de Findreuse 8 (Haute Savoie, n=148) où *Eucricetodon* et *Plesiosminthus*, ainsi que d'ailleurs *Heteroxerus*, sont totalement absents, *Archaeomys* et tous les genres supposés habiter des milieux humides sont par contre représentés (Burbank et al, 1992). Nous retrouverions là l'illustration de l'opposition entre formes de milieux secs et humides déjà observée dans le bassin d'Alès. Remarquons que les éomyidés, abondants, représentent 45% des rongeurs de ce gisement. Citons encore la faune Miocène de Beaulieu, extraite de sédiments lacustres et saumâtres (Aguilar et *al*, 1998), qui montre une abondance exceptionnelle du genre *Melissiodon* associé avec des Eomyidae et des Gliridae.

Inversement, nous voyons à Thézels *Eucricetodon* et *Plesiosminthus* proliférer tandis que *Melissiodon* et *Steneofiber* sont absents, *Pseudocricetodon* n'est représenté que par une dent, *Adelomyarion* et *Heteroxerus* sont rares. Les Gliridae sont peu abondants et les Eomyidae représentés par *Rhodanomys* aff. *transiens* constituent seulement environ 10% de cette faune de rongeurs.

Nous avons déjà évoqué l'antagonisme très net entre les Eomyidae et les Cricetidae constaté dans les gisements. Considérant que les genres de la famille des Cricetidae appartiennent à des catégories écologiques différentes, cette assertion doit être précisée: il y aurait antagonisme entre le genre *Eucricetodon* et les Eomyidae. L'hypothèse selon laquelle ces derniers seraient des habitants de biotopes fermés a été évoquée précédemment. Leur antagonisme avec le genre *Eucricetodon* pourrait indiquer des formes de milieux plutôt humides. *Eucricetodon* et *Plesiosminthus* indiqueraient plutôt des milieux plus secs.

En conclusion, en tenant compte des résultats de ces classifications et à l'issue de la discussion précédente on peut tenter de dresser un tableau des affinités écologiques possibles des espèces étudiées (Tableau 34).

Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée afin de visualiser les informations fournies par les faunes de rongeurs sous une autre forme (Figure 75), plus

accessible. Dans les dix gisements étudiés les espèces ont été regroupés dans les quatre catégories précédemment définies en utilisant les fréquences (NSD) exprimées en pourcentage.

Catégorie	Milieu	Famille/Genre
I	Milieu ouvert , aride	*Issiodoromys*
II	Biotopes plutôt secs (Formation végétale inconnue)	*Eucricetodon, Plesiosminthus*
III	Biotopes plus ou moins inféodés à l'eau.	*Steneofiber, Melissiodon* *Heterocricetodon* *Pseudocricetodon* *Pseudotheridomys*
IV	Biotopes plus ou moins humides	*Archaeomys,* *Heteroxerus* *Adelomyarion* Gliridae Eomyidae

Tableau 34.— Affinités écologiques supposées de divers rongeurs de l'Oligocène supérieur et du Miocène basal.

Les deux premiers axes qui définissent le plan factoriel A1 + A2 représentent 72 % de l'information. L'axe 1 horizontal oppose le genre *Issiodoromys* marqueur de milieu ouvert et aride avec toutes les autres catégories écologiques de rongeurs. L'axe 1 semble donc définir un gradient de densité de végétation. L'axe 2 vertical oppose des espèces supposées de milieu sec (*Eucricetodon*, *Plesiosminthus*) avec les espèces supposées de milieu humide. Cet axe semble donc définir un gradient d'humidité.

Les gisements occupent une position particulière dans le plan factoriel:

- Pech Desse et Portal correspondraient à des milieux ouverts,

- Venelles et Plaissan, ainsi que La Milloque et Coderet correspondraient à des environnements plutôt fermés et humides, tandis que Paulhiac et Dieupentale seraient plus secs mais toujours fermés.

- Pech du Fraysse et Thézels correspondraient à des environnements intermédiaires entre milieux fermés et ouverts, Thézels étant beaucoup plus sec que Pech du Fraysse.

La figure 76 montre, en fonction de ces résultats, l'évolution de l'environnement dans deux séquences du Sud de la France.

En Provence et Languedoc nous avons l'image d'un environnement plus humide qui s'accorde avec l'ambiance lagunaire ou lacustre de ces gisements soumis à des influences marines. Dans le Quercy-Agenais l'évolution obtenue pour la proportion des milieux secs et humides concorde avec ce que l'on suppose de l'évolution climatique générale d'une part et des conditions régionales, plus continentales, d'autre part.

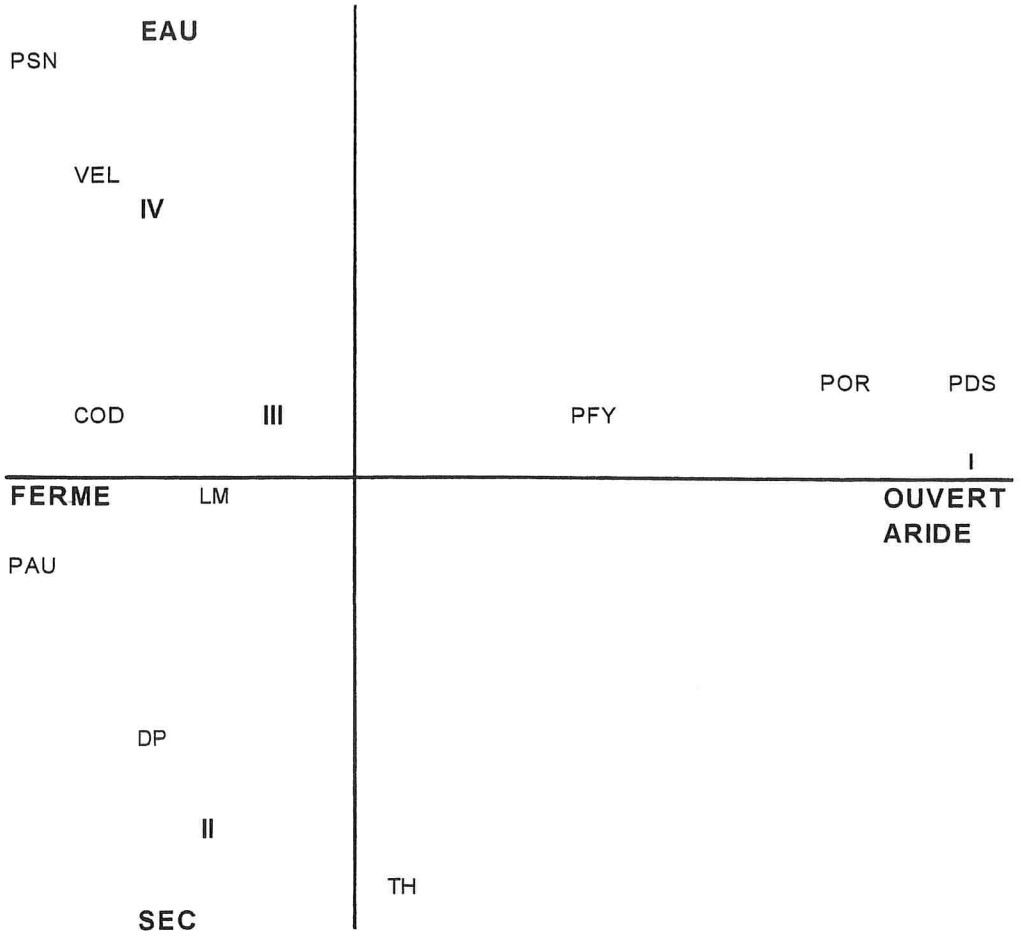


Figure 75.— Analyse factorielle des correspondances situant différentes localités vis à vis des pôles climato-écologiques définis par les regroupements de rongeurs.

Projection selon les axes I et II.

I = milieu ouvert, aride; **II** = biotopes secs; **III** = biotopes plus ou moins inféodés à l'eau; **IV** = biotopes plus ou moins humides.

PDS: Pech Desse; PFY: Pech du Fraysse; POR: Portal; LM: La Milloque; DP: Dieupentale; TH: Thézels, COD: Coderet 3; PAU: Paulhiac; VEL: Venelles; PSN: Plaissan.

Même si, pour certains gisements, l'image obtenue ne semble pas contradictoire avec les informations fournies par les faciès sédimentaires nous voyons bien les limites de la méthode. En effet, les attributions des catégories écologiques ne reposent que sur la seule abondance relative des taxons et *Issiodoromys* joue un rôle prépondérant. Nous en avons une première illustration avec le gisement de Paulhiac pour lequel l'absence d'*Issiodoromys*, marqueur de milieu ouvert, entraîne obligatoirement le classement parmi les milieux fermés. A l'inverse pour les localités de Pech Desse et Portal la prépondérance d'*Issiodoromys* masque toutes les autres informations.

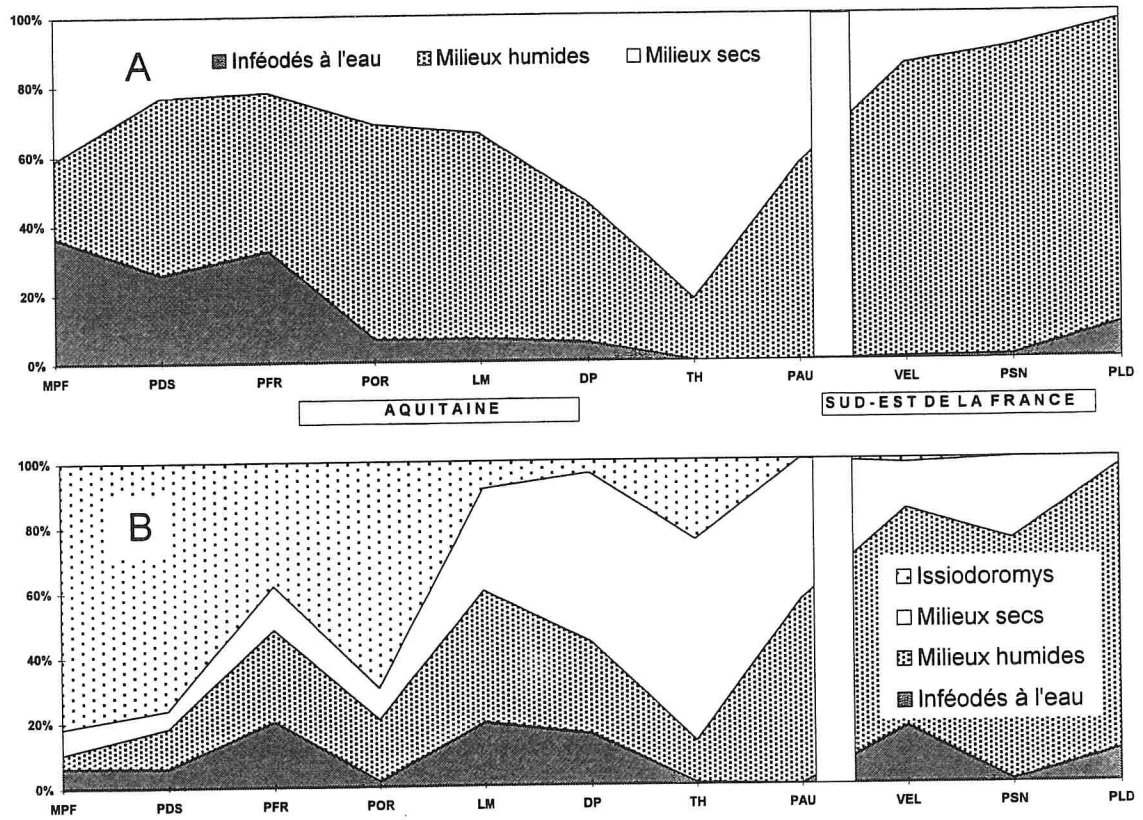


Figure 76.— Abondance des catégories écologiques chez les rongeurs des gisements d'une séquence de gisements du Sud de la France (Quercy-Agenais à gauche, Provence et Languedoc à droite): A) *Issiodoromys* étant exclu des comptages, B) *Issiodoromys* étant pris en compte.

MPF: Mas de Pauffié; PDS: Pech Desse; PFR: Pech du Fraysse; POR: Portal; LM: La Milloque; DP: Dieupentale; TH: Thézels; PAU: Paulhiac; VEL: Venelles; PSN: Plaissan; PLD: La Paillade.

d) Abondance des différentes formes de Gliridae dans les gisements

Daams et Van der Meulen (1983) utilisent une méthode, basée sur l'abondance relative des différentes formes de Gliridae fossiles dans les gisements. Elle intègre les caractéristiques de la morphologie dentaire définies par Van der Meulen & de Bruijn (1982) qui, par référence aux espèces actuelles, permettent d'attribuer aux espèces fossiles un biotope probable. Il nous a semblé intéressant de confronter nos résultats avec ceux obtenus par cette méthode. Pour cela nous avons schématisé (Figure 77), pour une séquence de gisements du Sud de la France, l'évolution de l'environnement fourni par les deux approches (Tableau 34 et 35). Nous nous sommes limités comme précédemment aux gisements du Sud de la France.

Durant l'ensemble de la période *Gliravus* et *Peridyromys*, habitant supposés de milieux plutôt ouverts, dominent dans les gisements. Les Gliridae présumés arboricoles (*Glirudinus* et *Bransatoglis*) deviennent plus abondants dans quelques localités. C'est le cas à La Milloque et Dieupentale dans la molasse d'Aquitaine ainsi qu'à Venelles et Plaissan (Figure 77, A et B), en accord avec la présence de biotopes humides dans ces

localités. Ces résultats concordent grossièrement avec ceux obtenus par la classification classification des rongeurs de différents gisements en catégories climato-écologiques (Figure 77 , B et C).

Biotope			paysage ouvert			Intermédiaire	Broussailles, forêts, Bois		
Habitat			surtout terrestre				arboricole		
	N (rongeurs)	N (Gliridae)	*Peridyromys*	*Gliravus*		*Microdyromys*	*Glirudinus*	*Bransatoglis*	
Paulhiac	1200	469	*98,8*	*0*	**98,8**	*0*	*0,2*	*1*	**1,2**
Thézels	3706	85	*100*	*0*	**100**	*0*	*0*	*0*	**0**
Venelles	1411	156	*82*	*2*	**84**	*0*	*10*	*6*	**16**
Dieupentale	675	31	*55*	*16*	**71**	*0*	*9,7*	*19,3*	**29**
La Milloque	1196	108	*37*	*35*	**72**	*0*	*1*	*27*	**28**
Portal	1111	3	*0*	*0*	**0**	*100*	*0*	*0*	**0**
Pech du Fraysse	2962	28	*0*	*96*	**96**	*4*	*0*	*0*	**0**
Pech Desse	7879	124	*0*	*94*	**94**	*6*	*0*	*0*	**0**
Mas de Pauffié	1001	1	*0*	*100*	**100**	*0*	*0*	*0*	**0**

Tableau 35.— Abondance des gliridés et de leurs biotopes présumés, en fonction des types morphologiques dentaires (d'après Daams et Van der Meulen, 1984), dans les gisements du Sud de la France à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur.

Après avoir été le Gliridae dominant entre les niveaux du Mas de Pauffié et Pech du Fraysse, *Gliravus* se raréfie au niveau de La Milloque, puis disparait à la base du Miocène (MN 0). *Peridyromys* devient au contraire de plus en plus abondant à partir du niveau de La Milloque qui semble donc constituer une période charnière pour ces deux genres. Chronologiquement, cette localité pourrait se situer à la fin d'une importante altération climatique. On peut alors supposer que la raréfaction de *Gliravus* est consécutive à celle de sa niche écologique; au contraire l'environnement deviendrait favorable à *Peridyromys* qui devient prédominant dans les gisements.

A Portal, *Gliravus* disparaît provisoirement et les Gliridae ne sont représentés que par trois dents de *Microdyromys*. Ces faits peuvent être mis en relation avec la diminution globale de diversité faunique dans ce gisement (nombre de dents de rongeurs = 1111 dont 770 d'*Issiodoromys*). Remarquons toutefois que cet effectif est comparable à celui de la Milloque. L'extrême rareté des gliridés à Portal (Tableau 35) pourrait être la conséquence de la crise climatique de l'intervalle MP 28 - MP 29 qui se manifesterait à partir de ce niveau.

Daams et Van der Meulen (1983) émettent l'hypothèse que *Peridyromys*, à l'inverse de *Microdyromys*, préférerait des températures basses. D'après ces auteurs un refroidissement serait responsable de l'absence de *Microdyromys* et de la prédominance de *P. murinus* dans les faunes voisines du niveau MN 1 expliquant ainsi l'appauvrissement des faunes de Plaissan et Paulhiac par rapport aux faunes de Coderet et Dieupentale.

Peridyromys représente 62% des Gliridae à Coderet où il cohabite avec *Microdyromys* (10%), 82% à Venelles où *Microdyromys* est absent et constitue à Thézels, comme à Paulhiac, pratiquement le seul Gliridae de ces deux localités. Ces trois gisements étant contemporains, les différences de fréquence observées ne militent

pas en faveur d'une utilisation de *Peridyromys* comme marqueur de température.

Par contre l'abondance de *Peridyromys murinus* à Thézels (100% des Gliridae), à Paulhiac (99 %) et à un moindre degré à Venelles (82%) pourrait être en relation, en accord avec les cénogrammes (notamment des localités aquitaines), avec un milieu plus ouvert et plus aride qu'à Coderet (62%). L'absence de *Peridyromys* à Fornant 6, Rickenbach, Brochene Fluh 19/20 et Küttigen où la présence de *Steneofiber* indique la présence d'étendues d'eau permanentes serait un autre argument en faveur de cette hypothèse.

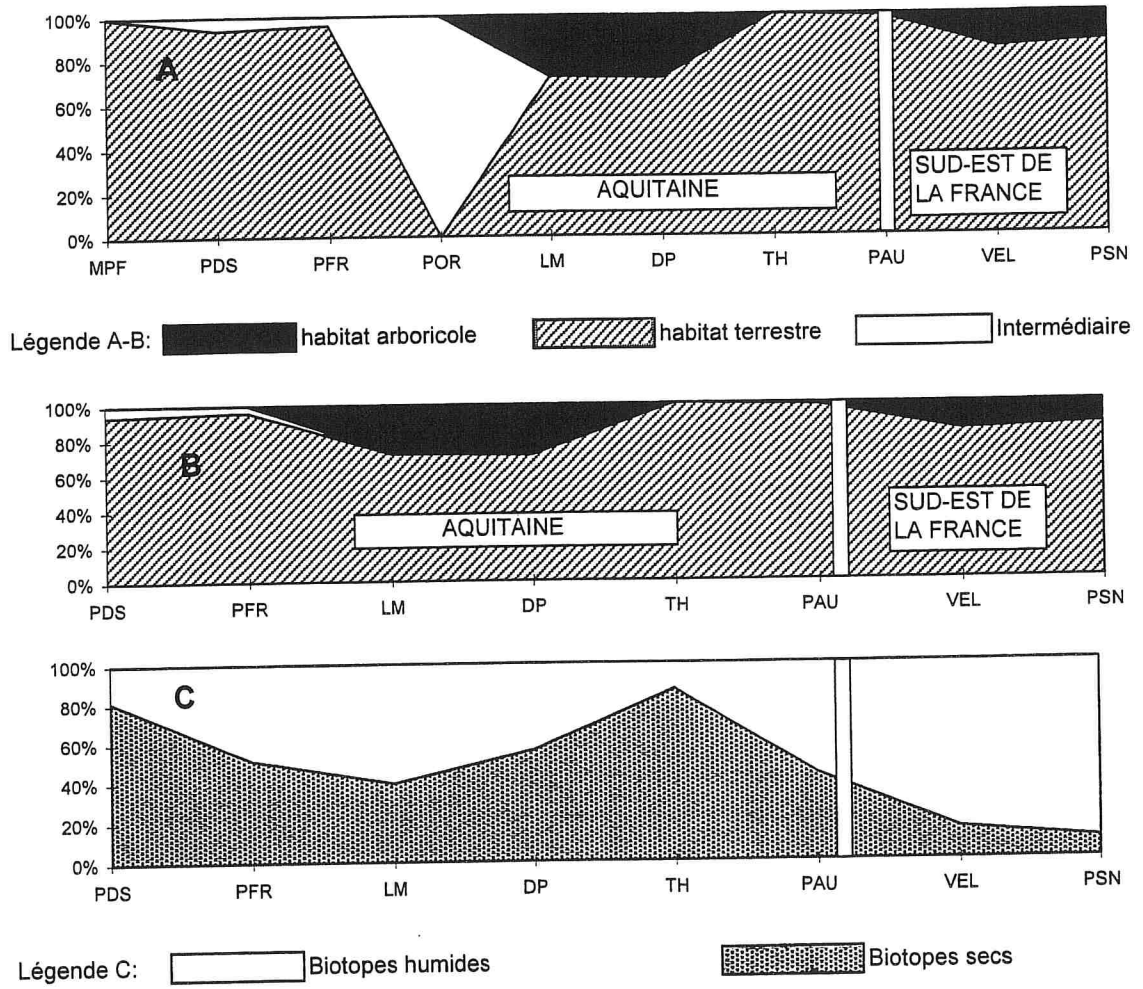


Figure 77.— A: distribution des types de biotopes au cours d'une séquence de gisements du Sud de la France d'après l'abondance relative des types morphologiques de Gliridae. (Daams et Van der Meulen, 1984). B et C: Comparaison de l'évolution de l'environnement obtenu pour une séquence de gisements du Sud de la France à partir de l'étude des Gliridés (B), à partir des groupements écologiques (C) issus des méthodes de classification automatique (ce mémoire, tableau 34).

MPF: Mas de Pauffié; PDS: Pech Desse, PFY: Pech du Fraysse; POR: Portal; LM: La Milloque; DP: Dieupentale; TH: Thézels; PAU: Paulhiac; VEL: Venelles; PSN: Plaissan.

La présence de *Peridyromys* à Boujac et La Milloque considérées comme localités "humides" n'est pas contradictoire avec un statut d'habitant de milieu ouvert

aride. Rappelons en effet que *Issiodoromys,* marqueur de milieu ouvert aride, bien que peu abondant, est également présent dans ces deux localités. Par contre l'absence de *Peridyromys* à Pech Desse et Pech du Fraysse ou abonde *Issiodoromys* est surprenante.

Finalement au terme de cette discussion nous ne savons pas avec certitude dans quel environnement précis vivait *Peridyromys murinus.* Rappelons que l'étude de la morphologie dentaire nous a montré que la forme de Venelles est comparable de celle de Coderet tandis que celle de Thézels semble constituer avec la forme de Paulhiac un groupe biogéographiquement distinct. Or l'abondance de *Peridyromys* est comparable à Thézels et Paulhiac et diffère de celle plus faible observée à Venelles et Coderet. Cette diversification géographique, révélée par l'étude de la morphologie dentaire, n'est sans doute pas indépendante de l'environnement. Peut-être que la sécheresse est moins forte à Coderet et Venelles, ce qui se refléterait dans l'abondance moindre de *Peridyromys* dans ces deux gisements.

Le tableau 36 récapitule les méthodes d'analyse des faunes exploitées au cours de cet essai sur l'évolution paléoenvironnementale de la période étudiée. Les biais rencontrés pour chacune d'elle et les positions adoptées selon les gisements sont précisées.

Méthodes utilisées	Biais rencontrés	Position adoptée	Gisements
Cénogrammes.	Biais de récolte: gisements peu productifs, récoltes limitées, en faible quantité.	non utilisation de la méthode	Findreuse 8
Evolution de la diversité intrafamiliale.		regroupement des gisements contemporains	Chauffours/ Verneuil; Comberatière/Moissac II
Diversité spécifique des grand et petits mammifères.	Récolte en surface des grands mammifères Homogénéité et âge de la faune	utilisation sous réserve	Venelles Cournon (AC)
Analyse de l'abondance des familles ou genres de rongeurs	Biais de récolte: gisements peu productifs, récoltes limitées, en faible quantité. Utilisation exclusive d'*Issiodoromys* comme marqueur de milieu ouvert.	non utilisation en cas d'effectif trop réduit Utilisation sous réserve.	Chauffours, Gannat, Comberatière,... Cournon-les-Souméroux, Mine-des-Rois, Verneuil, Portal...
Analyse de l'abondance des types adaptatifs dentaires	Biais de récolte: gisements peu productifs, récoltes limitées, en faible quantité. Généralisation abusive des biotopes occupés par les différents genres d'une même famille. Utilisation exclusive d'*Issiodoromys* comme marqueur de milieu ouvert.	Non utilisation en cas d'effectif trop réduit Utilisation sous réserve	Chauffours, Gannat, Comberatière... Cournon-les-Souméroux, Mine-des-Rois, Verneuil, Portal...
Classifications automatiques Analyse factorielle des correspondances.	Effectif des rongeurs Utilisation exclusive d'*Issiodoromys* comme marqueur de milieu ouvert.	Sélection des faunes les plus abondantes Utilisation avec réserve Exclusion d'*Issiodoromys*	Portal...
Abondance relative des différentes formes de Gliridae	Effectifs des gisements et des rongeurs, Représentation faible des Gliridae, Aplication de la méthode actualiste à des faunes anciennes	Non utilisation en cas d'effectif trop réduit Utilisation avec réserve	Comberatières, Moissac II... Mas de Pauffié, Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal, Dieupentale...

Tableau 36.— Tableau récapitulatif des méthodes utilisées pour l'étude des paléoenvironnements et leurs difficultés d'application.

3) Existence de différences régionales

Un certain nombre de données issues de la littérature (Hugueney, 1984 ; Engesser et Mödden, 1997) permettent de tenter une comparaison de l'évolution de l'abondance des familles de petits rongeurs (Cricetidae, Eomyidae, Gliridae, Dipodidae) dans différentes régions, Sud de la France, Limagne, Haute Savoie- Suisse, au cours de

l'Oligocène supérieur et de l'Aquitanien.

Dans le Quercy, au cours de la période MP 27 - MP 28 les Cricetidae bien que représentés par six espèces deviennent moins abondants. Leur diversité est réduite à l'Oligocène terminal tandis que leur abondance au sein des petits rongeurs (Figure 72) augmente à nouveau. Nous avons déjà signalé cette contradiction apparente: elle résulte du fait qu'un certain nombre de lignées que nous avons supposées être inféodées à l'eau ou pour le moins à des milieux humides, (*Heterocricetodon*, *Pseudocricetodon*, *Melissiodon*) ont disparu ou ne sont plus documentées dans les gisements. Ainsi l'abondance de la famille des Cricetidae est, du moins dans le Quercy, essentiellement le fait du genre *Eucricetodon* qui semble donc être favorisé au cours des périodes plus sèches. Le genre y est pratiquement le seul représentant de la famille et conserve une fréquence constante parmi les petits rongeurs au cours de la période comprise entre Dieupentale et Paulhiac. L'augmentation de la fréquence des Eomyidae et des Gliridae à Paulhiac indiquerait un milieu un peu plus humide.

Dans l'Aquitanien de Limagne *Eucricetodon longidens* représente environ 23% des petits rongeurs à Coderet. Dans l'Aquitanien basal de Provence, à Venelles, la même lignée ne représente qu'environ 6% des petits animaux. Au même moment *E. thezelensis* nov. sp. représente à Thézels 48 % de ceux-ci. Doit-on en conclure qu'au même moment (MN 0) l'environnement était beaucoup plus aride dans le Quercy (Thézels) qu'à Coderet ou Venelles ? Ce n'est pas improbable compte tenu de ce que nous apprend le reste de la faune (Figures 71, 76, et Tableau 35 à propos de *Peridyromys*).

Eucricetodon longidens présent à Venelles et Coderet n'a jamais été trouvé dans le Quercy où se développe la lignée *E. praecursor - E. thezelensis* nov. sp. Ces lignées occupaient sans doute des niches écologiques distinctes. On peut penser que, dans le Quercy, la lignée *E. praecursor-E. thezelensis* nov. sp. évoluait dans un environnement plus aride et ouvert que celui de *E. longidens* présent dans les localités de Venelles ou Coderet, ou Brochene Fluh 53 dans la Molasse Suisse.

La faible représentation des Cricetidae dans les gisements provençaux de Venelles, Plaissan et la Paillade par rapport au bassin d'Aquitaine (Thézels, Paulhiac) va de pair (Figure 72) avec la rareté des Dipodidae et une augmentation des Gliridae et Eomyidae.

Au sein de la famille des Dipodidae la lignée *P. admyarion* nov. sp.-*P. myarion* qui semble prendre naissance en Aquitaine à côté de la lignée *Eucricetodon praecursor - Eucricetodon quercyi* se serait donc adaptée à un milieu plus aride que les autres lignées du genre. Cette différence semble avoir été avantageuse puisqu'elle lui aurait permis de persister seule durant la phase d'aridification du Miocène inférieur.

L'antagonisme entre Cricetidae et Eomyidae semble se retrouver dans les séquences de Limagne et de Suisse-Haute Savoie. Des différences d'abondance entre familles de petits rongeurs s'observent d'une région à l'autre pour des niveaux biochronologiquement voisins. Cependant les séquences présentées comportent un nombre réduit de gisements séparés par des lacunes temporelles importantes et, pour plusieurs localités, le registre fossile est limité. Une comparaison valable avec le Quercy n'est donc pas possible pour le moment.

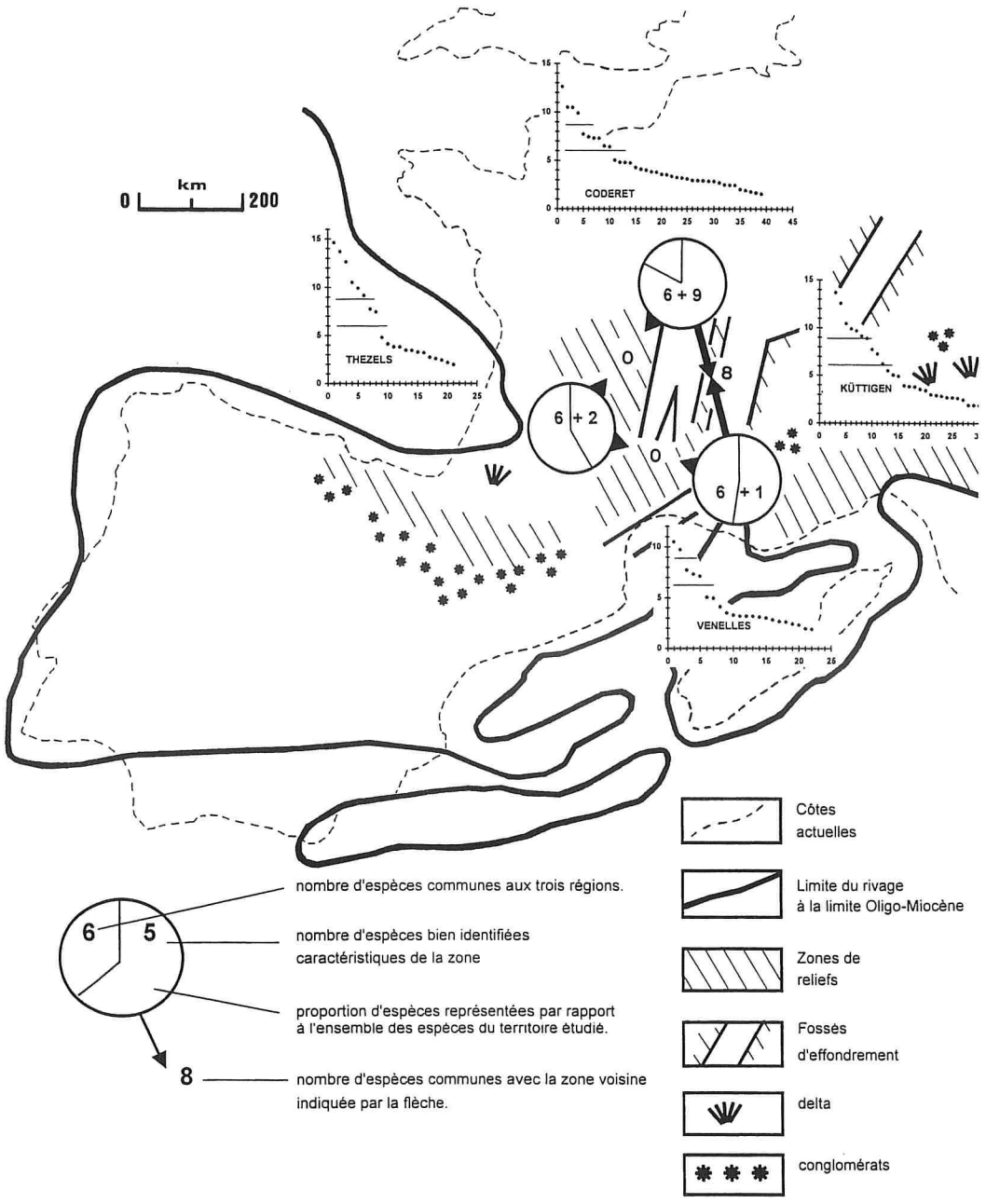


Figure 78.— Représentation de la différenciation géographique présumée entre les populations contemporaines de rongeurs de Coderet 3 (Limagne), Venelles (Provence) et Thézels (Aquitaine), replacées dans leur cadre paléogéographique (d'après Dercourt *et al.*, 1994). La localité de Küttigen, un peu plus ancienne que les trois autres, n'est pas incluse dans la comparaison.

Remarquons enfin que sur un ensemble de dix localités du bassin d'Aquitaine et de six autres en Provence et Languedoc seules deux d'entre elles (Portal et La Paillade) ont livré quelques dents de Castoridae. En Limagne, au cours de la même période,

Steneofiber n'est identifié avec certitude que dans la faune de Cournon (AC) et à Coderet. En Haute Savoie et Suisse cette famille est connue à Fornant 6, Rickenbach, Brochene Fluh 19/20, Küttigen, Brochene Fluh 53, autrement dit durant une grande partie de l'Oligocène supérieur.

En conclusion, lorsque le registre fossile est suffisamment riche pour fournir des fréquences significatives et lorsque les lignées présentes sont bien identifiées, il semble possible, le cas échéant, de mettre en évidence des différences dans la composition faunique de gisements contemporains. C'est le cas à la base du Miocène pour les localités de Thézels, Venelles et Coderet. Ces différences sont probablement la traduction d'une diversité de milieux et de paysages au cours cette période, pour laquelle le bassin d'Aquitaine semble constituer une unité biogéographique distincte.

La figure 78 situe les localités de Coderet, Venelles, Thézels et Küttigen. dans le cadre paléogéographique de la transition Oligo-Miocène (Dercourt *et al.*, 1994, Smith *et al.* 1994). Dans le Bassin aquitain le milieu est franchement marin à l'Ouest, tandis qu'à l'Est "les produits de l'érosion des Pyrénées et du Massif Central s'épandent sur une très vaste surface, dans d'immenses lacs, dans des lagunes ou sur des glacis continentaux". Ces faciès infiniment variés dans le détail forment les célèbres molasses d'Aquitaine. Dans le Massif Central le fossé de la Grande Limagne est bordé durant l'Oligocène de reliefs importants (Gorin, 1975). A l'Oligocène supérieur l'activité volcanique s'intensifie tandis que le comblement des bassins par des dépôts continentaux continue et se prolongera jusqu'au Miocène inférieur (Gorin, 1975; Hugueney, 1984). Dans les Alpes la collision de l'Apulie et de l'Europe se poursuit. L'épaisseur du bourrelet continental s'accroit. Les reliefs qui se forment sont érodés. Des molasses s'accumulent dans les sillons savoyard et suisse dont le dépôt est rarement interrompu par des transgressions marines fugaces. Dans le Sud de la France l'effondrement amorcé au Rupélien entre le bloc Corso-Sarde et le Continent se poursuit. Il évoluera par accrétion en océan provençal au Miocène. La mer arrive en Provence au début de cette période.

Les particularités morphométriques observées chez divers taxons ainsi que les différences de composition des faunes de rongeurs des trois localités de Coderet, Venelles et Thézels (Figure 78, tableau 37) pourraient s'interpréter, notamment pour le Bassin aquitain, par un certain degré d'isolement lié aux reliefs, notamment du Massif Central, ou par des conditions biotopiques différentes en liaison avec ce contexte paléogéographique.

E) Evolution des rongeurs en rapport avec leur environnement

La figure 79 résume les principaux changements fauniques observables, au niveau générique ou spécifique, chez les rongeurs, au cours de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur en France et en Suisse. Elle met nettement en relief leur extraordinaire diversification à la limite Oligo-Miocène (intervalle Dieupentale-Coderet) qui contraste avec celle de l'époque précédente et plus nettement encore avec la faune suivante du Néogène inférieur.

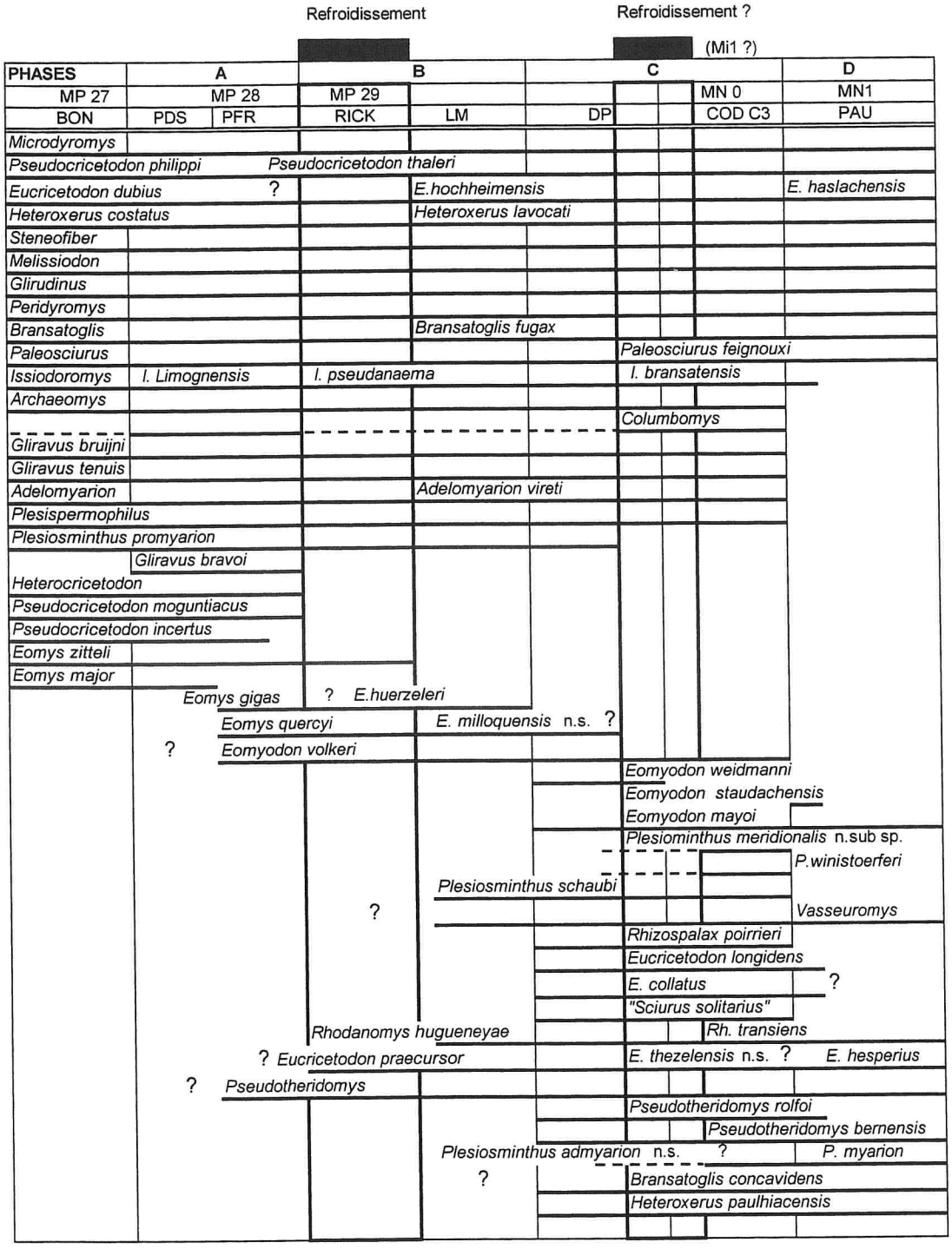


Figure 79.— Principaux changements fauniques (au niveau générique ou spécifique) chez les rongeurs à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène. Les familles ont été dissociées afin de mettre en évidence les différents types d'événements fauniques (fin de lignée, occurrence limitée, apparition, diversification) qui surviennent en relation avec l'évolution de l'environnement (phases A, B, C, D). Les périodes de refroidissement supposé ont été encadrées.

L. Thaler (1966) suppose qu'à l'Oligocène terminal "les conditions étaient telles Europe occidentale qu'en chaque lieu du territoire de nombreuses niches écologiques permettaient la coexistence de ces rongeurs divers...". Il invoque pour cette période une altération climatique qui, ayant entraîné un accroissement du caractère xérophytique de la flore, aurait eu pour conséquence des modifications du régime alimentaire chez les théridomyidés (acquisition de cément) et permis l'arrivée de groupes allogènes venant se mêler à la faune préexistante expliquant ainsi la diversité de la faune résultante.

Ce scénario télescope en réalité deux phases différentes, l'une correspondant à la période MP 26, l'autre, qui nous intéresse ici, se produisant à la transition Oligocène-Miocène (intervalle MP 29 - MN 0). Les travaux des sédimentologues, palynologues et aux autres paléomammalogistes, auxquels L.Thaler propose à l'époque cette hypothèse de travail ont apporté de nouvelles connaissances sur la période qui encadre la limite Oligo-Miocène. Les lignes qui suivent ont pour ambition de proposer un scénario illustrant et développant cette hypothèse, à la lumière des données actuellement notre possession.

Ce que l'on croit connaître de l'évolution de l'environnement au cours de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur peut être résumé dans la succession des quatre phases suivantes.

Phase A: après un maximum de froid et d'aridité au Chattien inférieur (niveau repère MP 26), période où l'on voit apparaître le cément chez les théridomyidés, les niveaux MP 27 et MP 28 correspondent à une amélioration climatique.

Phase B: une nouvelle altération du climat, signalée par une augmentation du rapport $^{18}O/^{16}O$ dans les carbonates des gyrogonites des charophytes de la molasse Suisse, se produirait ensuite. Elle correspondrait à un refroidissement qui atteindrait son maximum au niveau MP 29 (niveau repère de Rickenbach vers -24.4 M.a.). Ce refroidissement, qui semble avoir été enregistré par les faunes de mammifères, provoquerait des modifications importantes de la flore (disparition des Palmiers et Taxo diaceae par exemple).

Phase C: une augmentation des températures se serait ensuite produite au cours de l'Oligocène terminal. En liaison avec la paléogéographie de cette période, des conditions régionales différentes (altitude, bordure de mer transgressive, continentalisation) permettaient une diversité de paysages et de milieux qui est suggérée par l'analyse des faunes.

A la fin de cette période, un peu avant la limite Oligo-Miocène (aux alentours de -23.9 M.a.) une aridification se produirait. Elle pourrait être associée au refroidissement mis en évidence en milieu océanique sous le nom de Mi1 Event.

Phase D: à la base du Miocène, dans un climat à tendance aride ou semi aride, la température moyenne augmente. La flore se transforme, certaines formes disparues (Palmiers) réapparaissent, de nouveaux groupes végétaux apparaissent ou se diversifient (Leguminosae). Au cours de l'Aquitanien le climat deviendrait progressivement un peu moins aride (Berger, 1990).

Les changements fauniques déjà évoqués ainsi que des modifications perceptibles au sein des groupes de rongeurs qui évoluent au cours de cette période doivent pouvoir s'interpréter à la lumière des transformations successives de l'environnement.

Phase A: dans les gisements compris entre les niveaux repères MP 27 à MP

28, le genre *Eomys* se diversifie (Comte & Vianey-Liaud, 1989, Engesser, 1990), son abondance augmente. Ces faits pourraient trouver une explication dans l'apparition de nouvelles niches écologiques en liaison avec un climat devenant progressivement plus chaud et plus humide.

L'accord n'est pas complet entre les schémas évolutifs de la famille des éomyidés tels qu'ils sont déduits des études réalisées dans le Quercy (Comte et Vianey-Liaud, 1989) et dans la molasse Suisse (Engesser, 1990). Il n'est pas impossible qu'une certaine harmonisation (Comte & Vianey-Liaud en préparation) puisse être réalisée. Ainsi, *Eomys* aff. *major* d'Ebnat Kappel semble correspondre à *Eomys quercyi* tandis que *Eomys zitteli* et *Eomys ebnatensis*, dont les types sont très proches, pourraient représenter des variants géographiques d'une même espèce.

La présence en Suisse et en Limagne d'*Eomys huerzeleri* ainsi que du genre *Eomyodon,* genres non documentés dans le Quercy, argumente une différenciation biogéographique entre ces régions. Cette période voit également l'apparition du genre *Pseudotheridomys.*

Phase B: la crise qui affecte les températures et l'humidité est marquée par la disparition de végétaux thermophiles (Berger, 1990). Une conséquence de cette aridification du climat dans les régions étudiées pourrait être la disparition de certaines lignées de *Pseudocricetodon* et de celle d'*Heterocricetodon*, formes supposées de milieux humides. Une lignée rare de rongeurs de grande taille, celle de *Plesispermophilus macrodon,* s'éteint (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979).

Parmi les Eomyidae, la plupart des *Eomys* (*E. zitteli, E. huerzeleri, E. gigas, E. ebnatensis*) vont également disparaître. Cette disparition pourraît être la conséquence de transformations du couvert végétal en relation avec une sécheresse accrue. Ainsi les *Eomys*, faiblement hypsodontes, ont peut-être disparu avec les végétaux qui constituaient leur nourriture habituelle. *Eomys zitteli* qui semble être resté stable dans les niveaux précédents s'éteint avant le niveau de La Milloque. Dans le Quercy *Eomys gigas* n'est représenté que par un seul individu à Portal. Dans la Molasse Suisse il serait présent, à côté d'*Eomys huerzeleri,* à Ebnat-Kappel (MP 28) (Engesser & Mayo, 1978) et rencontré pour la dernière fois à Gösgen-Kanal (MP 28). *Eomys huerzeleri* s'éteint avant le niveau de Rickenbach. Seul *Eomys milloquensis* nov. sp. semble subsister jusqu'au niveau de Dieupentale d'après les quelques dents que nous avons pu observer en provenance de ce gisement.

En effet, au sein de la faune indigène, des lignées réagissent aux modifications de l'environnement. L'une d'elle, celle *d'Eomys quercyi*, qui donnerait naissance à *Eomys milloquensis* n.s., montre avec une augmentation du degré d'usure, une simplification de son schéma dentaire et une ouverture de l'angle occlusal de ses molaires supérieures, des modifications qui pourraient représenter l'adaptation à une nourriture devenant plus abrasive (Figure 80).

En même temps, les nouvelles conditions climatiques permettent l'installation de formes allochthones. *Rhodanomys* pourrait être l'une d'elles. Il apparaît dans le niveau de La Milloque où il présente des adaptations plus poussées (angle occlusal plus ouvert, rapport Hs/Hi plus faible, schéma dentaire simplifié, dimensions plus faibles) que celles d' *Eomys milloquensis* nov. sp. qui va s'éteindre (Figure 80).

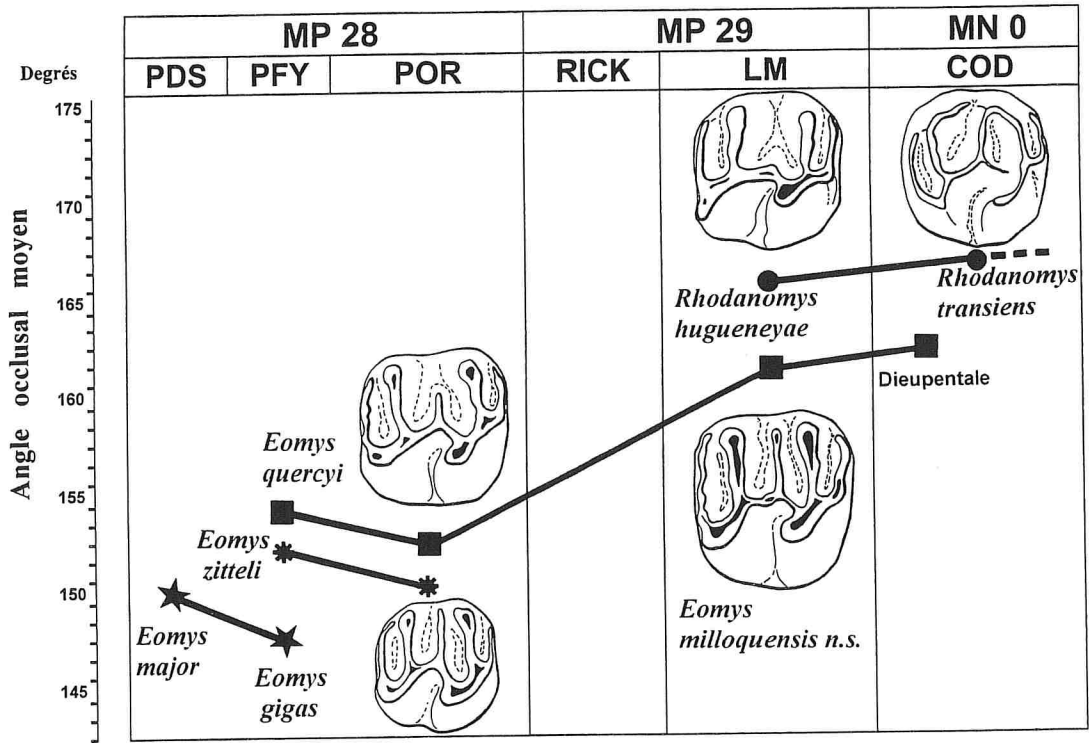


Figure 80.— Valeurs de l'angle occlusal moyen et évolution des Eomyidés (disparition de *Eomys zitteli* et *Eomys gigas*, évolution présumée de *Eomys quercyi* vers *Eomys milloquensis* nov. sp. et apparition du genre *Rhodanomys*) à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène. L'épisode de refroidissement et d'aridification au niveau de Rickenbach (MP 29) apparaît comme une période de transition.

Chez les Dipodidae, une nouvelle espèce, *Plesiosminthus schaubi,* s'individualise avec une augmentation de la taille des M1 et des M2 et quelques modifications du schéma dentaire. C'est peut être dans des transformations de l'environnement qu'il faudrait rechercher la cause de ce phénomène mais nous ne savons rien de la signification écologique des caractères qui se développent à ce moment chez *Plesiosminthus schaubi.*

Plesiosminthus promyarion semble devenir marginal, toutefois cette forme pourrait être présente, encore bien documentée, à Moissac II.

Chez les Cricetidae, *Eucricetodon praecursor* est signalé dans les niveaux de Rickenbach et La Milloque. Ce taxon créé par Schaub (1925), pour une mandibule des Phosphorites du Quercy (AC) n'a jamais été retrouvé dans les localités des fouilles modernes. Nous déjà avons soulevé le problème de l'origine de *E. praecursor* (Comte, 1985). Après l'avoir écarté de la descendance de *E. dubius*, nous l'avions rapproché d'une forme, documentée par une unique mandibule, montrant à Pech Desse des ressemblances avec *E. atavus*. Cependant le lien est très ténu et nous n'avions pas écarté l'hypothèse d'une immigration possible pour cette espèce. C'est cette dernière hypothèse, argumentée par le contexte environnemental, que nous retenons dans ce travail.

Parmi les immigrations, l'arrivée des Lagomorphes constitue un événement par la place qu'ils vont prendre dans les faunes miocènes. Parmi les grands mammifères citons l'arrivée du genre *Diaceratherium*, des tapiridés et celle de l'éphémère *Microbunodon,* tandis que d'autres taxons disparaissent tels *Ronzotherium*, *Lophiomeryx* et *Doliochoerus* (Cabard, 1976; Brunet *et al.* 1987; Blondel, 1996).

Phase C: le climat redevient plus chaud. Cependant, à la suite de l'aridification qui a précédé (phase B) de nombreux taxons végétaux ont disparu, la flore est appauvrie et son caractère xérophytique s'est accru.

De nouveaux rongeurs hypsodontes, *Rhizospalax*, *Columbomys*, apparaissent. *Rhizospalax* aurait été fouisseur (Hugueney, 1969), on ne sait rien de son origine. *Columbomys* est documenté en Espagne, à Vivel del Rio (Hugueney *et al.* 1987) sous un climat peut-être alors plus aride en Espagne que dans les régions plus septentrionales. L'aridification de ces dernières à la fin de l'Oligocène aurait permi la migration du genre *Columbomys*. Cependant les immigrants ne seraient pas seulement des formes hypsodontes puisque *Bransatoglis concavidens* pourraient être l'un d'entre eux (Vianey-Liaud, 1994). Une diminution de taille s'observe chez *Issiodoromys* qui reste cependant localement très abondant (Thézels).

Une concurrence alimentaire avec les Lagomorphes a été envisagée qui aurait ultérieurement abouti à la disparition d'*Issiodoromys*. Toutefois les Lagomorphes sont encore peu abondants et peu diversifiés à cette période. Remarquons également qu'en Suisse *Issiodoromys* a déjà disparu (dernière occurrence à Brochene Fluh 19/20) lorsque les Lagomorphes font leur apparition au niveau de Küttigen. Comme pour les rongeurs insulaires, (Gould, 1993) une raréfaction de sa nourriture habituelle pourrait avoir été à l'origine de la diminution de taille d'*Issiodoromys* à la fin de l'Oligocène. Trop spécialisé pour s'adapter, il aurait été incapable de modifier son régime alimentaire. Une pression de prédation accrue (Gould, 1993) aurait pu aboutir au même résultat.

Cet environnement convient sans doute à *Rhodanomys* puisque sa lignée se poursuit dans l'Aquitanien. Ce n'est pas le cas pour *Eomys milloquensis* nov. sp. avec qui il entre peut-être en concurrence et qui disparaît. Parmi les grands mammifères, *Microbunodon* fait de même avant le niveau de Coderet sans avoir pu évoluer (Cabard, 1976). Le genre s'est-il éteint à ce moment ou est-il reparti avec la dégradation climatique qui l'avait poussé a migrer dans nos régions ?

Le phénomène marquant est cependant l'extraordinaire diversité de la faune de rongeurs de cette période. L'arrivée de quelques formes immigrantes semble de peu de poids dans le foisonnement des lignées nouvelles. En Haute-Savoie et en Suisse, les genres *Eomyodon* et *Pseudotheridomys* se diversifient (Engesser, 1990).

On assiste à une diversification du genre *Eucricetodon,* au sein duquel les espèces *collatus et longidens* apparaissent à côté de la lignée *E. praecursor-E. thezelensis.* De même le genre *Plesiosminthus* se diversifie.

Tout se passe comme si brutalement une multitude de niches écologiques nouvelles s'étaient constituées. Cette diversité globale ne serait en réalité que l'image faussée d'une diversification des milieux à l'échelle régionale. Ainsi, *Eomyodon* présent en Limagne, Haute-Savoie et Suisse, n'est pas documenté dans le sud de la

France. *Heteroxerus* ne semble pas être présent à Boningen, Fornant 6 et 7 et Rickenbach. *Eucricetodon longidens* n'est pas documenté en Aquitaine où l'on trouve par contre *Plesiosminthus admyarion* nov. sp. et *Eucricetodon thezelensis* nov. sp., absents ailleurs.

Les faunes paraissent alors constituées d'un pool d'espèces indigènes communes ayant traversé la crise sans conséquences apparentes auxquelles s'ajoutent, avec quelques formes allogènes, des lignées nouvelles qui seraient adaptées à des conditions locales.

Nous avons représenté la répartition des différents taxons en fonction de leur poids au cours des quatre phases A, B, C et D (Figure 81). Le poids est exprimé par son logarithme calculé à partir des dimensions des M/1.

On constate qu'entre les phases A et B l'équilibre de la faune semble peu modifié, les apparitions ou migrations compensant les apparitions. La représentation utilisée pour la phase C sépare les formes qui vont disparaître à la fin de cette période. Elle met en évidence la diversification des formes de rongeurs, pour toutes les gammes de taille, traduisant probablement la plus grande diversité de milieux au cours de cette période et souligne l'importance de la vague d'extinctions qui va suivre.

Phase D: dans l'Aquitanien inférieur, après les localités contemporaines du niveau repère de Coderet (MN 0), de nombreuses lignées vont disparaître. Les disparitions touchent de manière apparemment indifférente les formes apparues récemment aussi bien que des formes plus anciennes dont plusieurs lignées de taille moyenne à grande comprenant tous les Theridomyidae

Les trois lignées de Théridomyidés qui subsistent encore dans le niveau de Coderet, *Issiodoromys - Archaeomys -Columbomys,* montrent alors la diversité la plus faible de leur histoire. Il s'agit de populations très spécialisées, raréfiées, ayant subi des extinctions locales (Suisse). A cette restriction de leur aire de répartition se surajoutent des modifications de l'écosystème (climat, végétation, immigrations fauniques, concurrences éventuelles) qui vont provoquer leur extinction totale.

Hormis les castoridés lorsqu'ils sont présents, l'absence des rongeurs de grande taille se remarque dans les niveaux suivants de l'Aquitanien.

L'originalité de la faune aquitanienne réside "dans la perte partielle du cachet oligocène, consécutive à l'hécatombe qui marque la fin du Stampien, et à l'absence des immigrants qui caractériseront l'époque suivante" (de Bonis, 1973).

Quelles sont les causes de cette vague d'extinction ? Tout se passe comme si une homogénéisation de l'environnement s'était produite entraînant la disparition de nombreux biotopes. Une possible altération climatique en relation avec le refoidissement des eaux océaniques correspondant au "Mi1 Event" dont le maximum est atteint à la limite Oligocène - Miocène est-elle en cause ? Une certaine aridité, traduite par les faciès, associée à l'augmentation de la température qui semble se produire à la base du Miocène, par leur action sur la végétation sont-elles responsables ? Les lignées qui subsistent sont alors probablement celles qui possédaient les caractères permettant la meilleure adaptation aux nouvelles conditions qui se mettent en place. Les extinctions

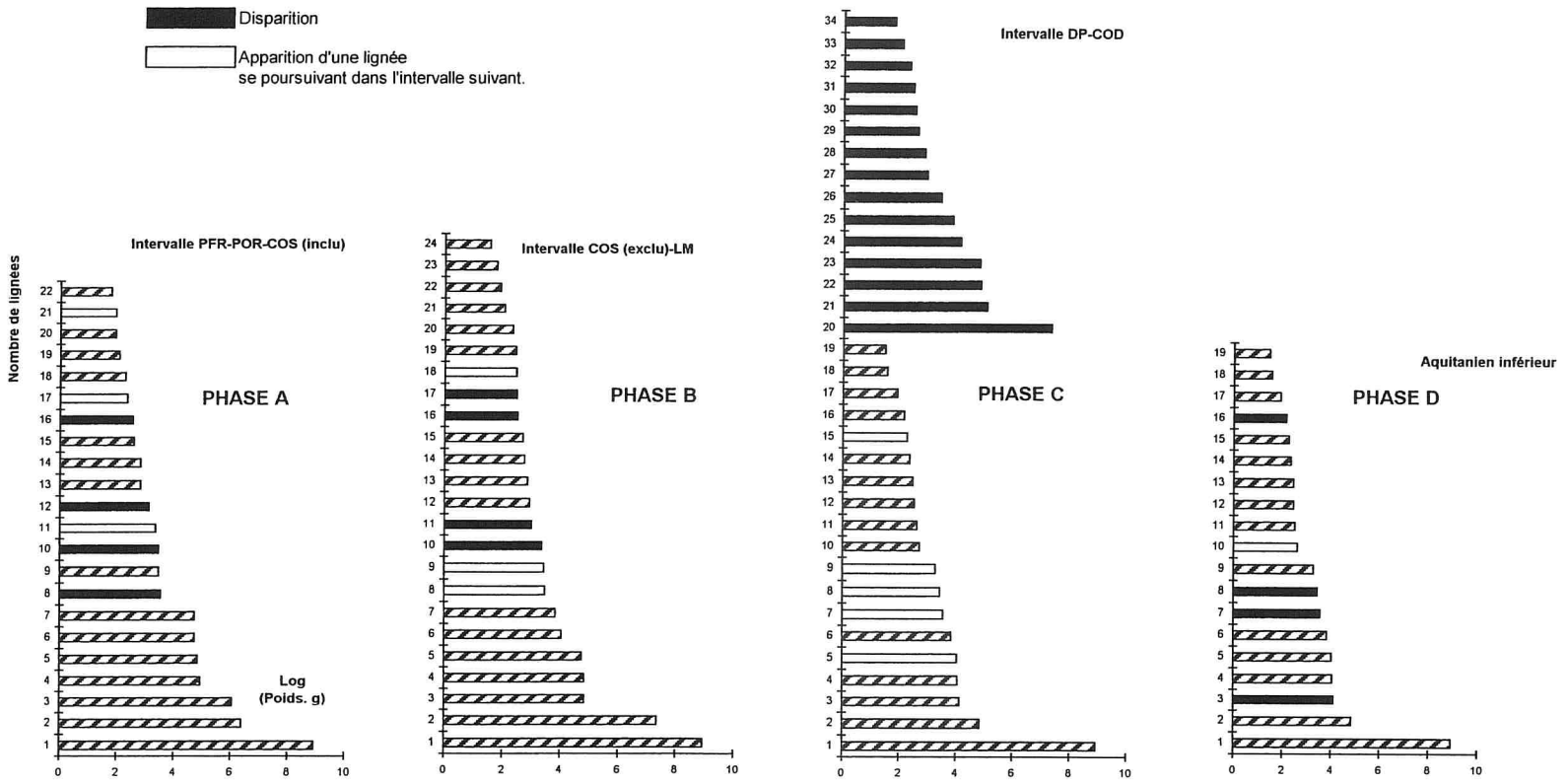


Figure 81.— Evolution des faunes de rongeurs entre le Chattien moyen (niveau repère de Pech du Fraysse, MP 28) et l'Aquitanien inférieur (gisement de Paulhiac, MN 1). Les différentes lignées, présentes dans le Sud de la France, en Limagne et en Suisse, ont été classées en fonction du poids moyen des espèces estimé à partir des dimensions de la M1 inférieure. Les lignées qui disparaissent sont figurées en noir. Elles ont été regroupées pour l'intervalle DP-COD. Les lignées apparues et se poursuivant dans l'interalle suivant sont figurées en blanc. Intervalle PFR-POR-COS: Pech du Fraysse, Portal, Cournon-les-Souméroux; Intervalle COS-LM: Chauffours, Verneuil, Mine-des-Rois, Comberatière, Moissac II, Rickenbach, Brochene Fluh 19/20, La Milloque; Intervalle DP-COD: Dieupentale, Coderet couche 3; Aquitanien inférieur (MN 1): Paulhiac.

pourraient également traduire un retour à l'équilibre des faunes après les immigrations et les diversifications qui ont précédé. Les données sur cette période restent encore trop parcellaires pour mettre en avant l'une ou l'autre de ces hypothèses. Quoiqu'il en soit une importante coupure faunique se produit qui ne semble pas coincider exactement avec la limite Oligo-Miocène en milieu marin. Il est d'ailleurs probablement utopique de croire que ces deux limites aient pu coincider.

CONCLUSION GENERALE

Les modifications fauniques observées au cours de la transition Oligocène-Miocène sont supposées liées aux fluctuations climatiques et aux changements paléogéographiques qui se produisent au cours de cette période. Le but de cette étude était de préciser quelle fut, dans ce contexte, la réponse des rongeurs aux modifications de leur environnement. Dans cette optique l'étude systématique de la faune de rongeurs des deux importants gisements de Venelles et Thézels a été réalisée. Les rongeurs d'autres localités de cette période ont été également étudiés. Les observations réalisées autorisent de nouvelles hypothèses phylogénétiques, suggèrent l'existence d'une différenciation géographique des populations à la limite Oligo-Miocène et apportent des informations d'ordre biochronologique. Etait-il alors possible de relier les modifications et les variations observées chez les faunes avec des changements dans l'environnement? Afin de tenter de répondre à cette question nous avons confronté les faits déduits de l'utilisation de méthodes indépendantes avec ceux issus de l'analyse des faunes. L'ensemble des résultats obtenus apporte de nouvelles informations à la connaissance des phénomènes qui se produisent au cours de cette période. De nouveaux problèmes sont posés, parmi lesquels celui de la corrélation entre les données paléoclimatiques océaniques et continentales.

I/ Systématique, Modalités évolutives et phylogénies

Cette étude systématique a été l'occcasion d'entreprendre une comparaison de diverses populations de rongeurs comprises entre le niveau MP 28 de l'Oligocène supérieur et la biozone MN 2 de l'Aquitanien. L'étude systématique des rongeurs des deux localités de Thézels et Venelles, pour lesquelles nous fournissons des listes fauniques réactualisées en regard de celle du niveau contemporain de Coderet et de celui plus ancien de La Milloque (Tableau 37), a été réalisée. La description des éomyidés de La Milloque, apporte des éléments nouveaux à la connaissance de l'évolution de cette famille au cours de la période étudiée. D'autres données nouvelles ont été recueillies, qui concernent les cricétidés, les dipodidés et les gliridés. Les renseignements obtenus permettent, en précisant leurs modalités évolutives, de compléter ou modifier les scénarios possibles de l'évolution de ces rongeurs au cours de la période étudiée.

Deux groupes bien distincts d'*Eucricetodon* évoluent dans les niveaux de l'Oligocène terminal et du Miocène basal. La lignée constituée par *E. hochheimensis* et *E. haslachensis,* descendants possibles de *Eucricetodon dubius,* conserve des

caractères primitifs (bras postérieur de l'hypoconide très fréquent aux molaires inférieures) et montre une complication de la structure (développement d'un deuxième mésolophe-ide, fréquence importante de l'ectomésolophide).

	La Milloque	Thézels	Venelles	Coderet C3
Eucricetodon praecursor	+			
Eucricetodon longidens			aff.	+
Eucricetodon thezelensis nov. sp.		+*		
Eucricetodon sp.		+		
Pseudocricetodon thaleri	cf.			+
Pseudocricetodon sp.		+		
Adelomyarion vireti	+	+	+	+
Melissiodon quercyi	+		+	+
Eomys milloquensis nov. sp.	+*			
Pseudotheridomys schaubi	+		+	+
Eomyodon volkeri				+
Rodanomys hugueneyae	aff.			
Rhodanomys transiens		aff.	aff.	+
Gliravus bruijni	+		+	+
Bransatoglis fugax			+	+
Bransatoglis concavidens	+			+
Glirudinus glirulus	+		+	+
Microdyromys praemurinus				+
Peridyromys murinus	+	+	+	+
Plesiosminthus schaubi	?+			+
Plesiominthus schaubi meridionalis n.subsp.			+*	
Plesiosminthus admyarion nov. sp.		+*		
Heteroxerus paulhiacensis	?+	+	+	+
Heteroxerus lavocati	+	+	?	+
« Sciurus » solitarius				+
Paleosciurus feignouxi				?
Rhizospalax poirrieri	+		+	+
Parallomys ernii				+
Issiodoromys pseudanaema	+			
Issiodoromys bransatensis		+	+	+
Archaeomys laurillardi	+		+	+
Archaeomys arvernensis				+

Tableau 37.— Rongeurs des localités de La Milloque (MP 29), Thézels, Venelles et Coderet 3 (MN 0). La localité-type des taxons définis dans ce mémoire est indiquée par le signe *.

Parallèlement un autre groupe, qui semble issu de *E. praecursor*, apparaît diversifié au Miocène basal mais étant constitué d'espèces montrant un fort degré de similitude. Ces taxons décrits dans des localités biochronologiquement parfois très proches ne sont distinguables, morphologiquement, que sur la base de différences d'ordre statistique des fréquences de leurs caractères. Celles-ci suggèrent que les caractères ne se modifient pas à la même vitesse au sein des différents rameaux du groupe.

Ainsi on peut imaginer qu'à partir d'une mosaïque de caractères évoluant indépendamment à partir du fonds initial commun représenté par *E. praecursor* la sélection et l'évolution plus rapide de tel ou tel caractère ait pu aboutir à des lignées

voisines évoluant parallèlement. Il semble possible de relier ces développements séparés séparés à un isolement géographique relatif et/ou à des conditions environnementales différentes.

Ainsi dans le bassin d'Aquitaine *E. praecursor* présent à La Milloque (MP 29) semble évoluer sur place en donnant *E. thezelensis* nov. sp. qui pourrait conduire, dans le même bassin, à *E. hesperius*. Plus à l'Est c'est la lignée de *E. longidens* qui semble pouvoir être suivie, peut être depuis le niveau de Saint-Victor-La-Coste (MP 29), jusqu'aux niveaux de Coderet (MN 0) et Boudry 2 (? MN 1).

A côté de *E. longidens, E. collatus* de Küttigen, représente dans la molasse Suisse un autre rameau. Une documentation plus abondante permettrait peut être de mettre en évidence, comme dans le bassin d'Aquitaine, des affinités particulières avec les populations rapportées à *E. praecursor* dans plusieurs gisements de la molasse Suisse (Rances, Rickenbach).

La proximité morphologique des divers *Eucricetodon* au cours de la période étudiée et le parallélisme hétérochrone de l'évolution des différents caractères de ces lignées, posent le problème de leur utilisation efficace à des fins biochronologiques. Celle-ci devrait reposer sur l'étude de populations suffisamment abondantes, décrites à l'aide de critères morphologiques clairement définis, et sur leurs comparaisons testées statistiquement. Par ailleurs la prise en compte concomitante des stades évolutifs successifs de plusieurs lignées devrait contribuer à atteindre ce but.

En France et en Suisse le genre *Adelomyarion* n'est représenté que par un seule espèce *A. vireti*. La comparaison des caractères morphologiques et biométriques des populations de La Milloque et Coderet couche 3 permet de penser que la disparition de l'ectolophide et du mésoconide des molaires inférieures, ainsi qu'une augmentation de la surface occlusale des molaires antérieures, constituent les tendances évolutives les plus visibles de cette lignée.

D'autre part nous montrons que la population de Venelles présente, par rapport à celle de La Milloque, la persistance de caractères ancestraux à côté de caractères progressifs tandis que par la fréquence d'autres caractères elle s'individualise par rapport aux formes de Coderet et La Milloque. Nous observons donc chez cette espèce un phénomène d'évolution en mosaïque similaire à celui observé chez les *Eucricetodon*.

S'il est possible de distinguer les deux populations de Venelles et Coderet, les différences ne semblent pas toutefois suffisantes pour établir une coupure taxonomique. Elles suggèrent cependant l'existence, au cours du Miocène inférieur, d'un certain degré de différenciation géographique qui pourrait être en relation avec des environnements distincts

Dans les localités étudiées dans ce mémoire le genre *Melissiodon* n'est rapporté qu'à l'espèce *quercyi*. Ce genre est souvent très mal représenté dans les rares gisements où il est présent. Peut-être doit-on voir là les conséquences de l'occupation d'un biotope particulier pour cette espèce qui pourrait être inféodée à un milieu aquatique.

Les molaires supérieures, longtemps méconnues dans le Quercy, permettent outre une meilleure comparaison des formes des différents niveaux, de compléter la connaissance des tendances évolutives de cette lignée. Du fait de l'indigence du

matériel, les informations biochronologiques obtenues restent malgré tout succintes. Nous pouvons conclure tout au plus que la population de Venelles serait proche de celle de Coderet.

Les Eomyidae sont souvent bien représentés dans les gisements de la période étudiée. Parmi eux certains ont été définis par leur brachyodontie, d'autres par une certaine hypsodontie. Celle ci a été quantifié à l'aide du rapport H/L et du coefficient d'hypsodontie CHY (Vianey-Liaud, 1985) chez vingt populations d'Eomyidae comprenant diverses espèces des genres *Eomys* et *Rhodanomys* et chez *Ritteneria molinae* de Caunelles. Si l'on constate une faible augmentation de l'hypsodontie entre *Eomys antiquus* du niveau de Montalban (MP 23) et *Eomys zitteli* de Pech Desse (MP 28), il n'y a plus ensuite d'augmentation nette et significative de ce paramètre, chez les populations d'Eomyidae étudiées, jusqu'à la zone MN 2a de l'Aquitanien. Les éomyidés de la période étudiée sont donc tous des formes peu hypsodontes.

L'étude du taux d'abrasion des dents mesuré par le rapport Hs/Hi (hauteur du sinus/hauteur de la couronne au dessous du sinus) a été réalisée pour les mêmes populations. Ce rapport est indépendant des dimensions dentaires (Lxl) de la population considérée. On constate que, relativement à la taille, ce paramètre semble caractériser les lignées définies par ailleurs sur la bases d'autres critères, morphologiques ou biométriques. Ainsi les lignées d'*Eomys zitteli* et d'*Eomys major-gigas* (Comte & Vianey-Liaud, 1989) se séparent nettement de la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens*. Ce résultat repose le problème de l'origine des *Rhodanomys*. De même, le rapport Hs/Hi sépare *Rhodanomys transiens* de *Rhodanomys schlosseri* et ce dernier de *Ritteneria* ce qui constitue un argument pour reconsidérer les relations entre ces lignées.

Rhodanomys a été défini comme un genre lophodonte à table d'usure plane et opposé à *Eomys* bunodonte, dont les tubercules internes dominent nettement les externes, même après usure. La mesure de l'angle occlusal fait par les deux plans occlusaux (interne oblique et externe horizontal) sur les M1-2 supérieures de diverses populations d'Eomyidae échelonnées entre les niveaux MP 28 et MN 1 montre d'abord que la table d'usure des *Rhodanomys* est rarement véritablement plane (6 % des dents seulement de *Rhodanomys transiens* de Paulhiac ont un angle occlusal de 180°). Par contre toutes les formes rapportées à *Rhodanomys transiens* des niveaux MN 0 et MN 1 ont un angle occlusal de 169° ± 2° et exceptée une dent de Paulhiac, cet angle est toujours supérieur à 160°.

Par ces caractères, *Rhodanomys*, à tubercules peu ou à peine dominants, se distingue des *Eomys* des niveaux de Pech Desse et Pech du Fraysse (MP 28) chez qui l'angle occlusal est significativement plus faible, voisin de 150°.

Dans le niveau de La Milloque (MP 29), pour lequel les Eomyidae n'avaient jamais été décrits, deux espèces se côtoient. L'une d'elle avec un angle occlusal moyen de 166° et seulement cinq spécimens ayant un angle inférieur à 160° est référable au genre *Rhodanomys*. Elle en représente, pour ce caractère, une espèce significativement plus primitive que *Rhodanomys transiens*: il s'agit de *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* qui semble différer de la population type de Küttigen par ses dimensions et quelques caractères morphologiques.

L'autre forme de La Milloque, *Eomys milloquensis* nov. sp. montre un angle occlusal de 162° intermédiaire entre le type *Rhodanomys* et le type *Eomys*. En raison de ses dimensions et de divers caractères morphologiques on peut penser qu'*Eomys milloquensis* nov. sp. dérive d'*Eomys quercyi*.

L'hypsodontie a été jugée responsable de la disparition, du fait de l'usure, de structures dentaires (anticlinaux I et V) des dents jugales de *Rhodanomys* tandis que les dents d'*Eomys*, non hypsodontes, conservent cinq anticlinaux. Une mesure de l'angle entre la surface occlusale et l'ouverture des synclinaux I et IV a été réalisée afin de quantifier ces variations. Les résultats des observations sur les M1-2 supérieures montrent que chez les *Eomys* le premier anticlinal est toujours présent tandis que le cinquième anticlinal est rarement absent et toujours ouvert du côté labial. Les *Rhodanomys* se distinguent par la fréquente disparition des anticlinaux I et V, le synclinal IV pouvant être fermé du côté labial. Pour ces caractères *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque apparaît moins progressif que *Rhodanomys transiens*.

Ici encore *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque occupe une place intermédiaire entre les autres *Eomys* et les *Rhodanomys*.

Le degré d'abrasion des dents, mesuré par Hs et Hs/Hi indique une usure nettement plus forte chez les *Rhodanomys* que chez les *Eomys*. Cependant nous montrons qu'il n'y a pas corrélation entre l'usure plus forte et les caractéristiques de la couronne établies précédemment (angle occlusal, disparition des anticlinaux I et V). Les caractéristiques du schéma occlusal des *Rhodanomys* ne sont donc pas la conséquence du régime plus abrasif de ces rongeurs.

Les caractères particuliers qui se développent au sein de la lignée conduisant *à Eomys milloquensis* nov. sp. constituent un argument pour rechercher l'origine du genre *Rhodanomys* au sein du genre *Eomys*. Par ses caractères biométriques et morphologiques, qui annoncent la simplification des *Rhodanomys*, *Eomys quercyi* pouvait représenter un ancêtre possible des *Rhodanomys*. Une étude biométrique des mandibules montre que *Eomys quercyi* possède une mandibule nettement plus haute que *Rhodanomys transiens* ce qui constitue un obstacle à cette filiation. La stabilité morphologique d'*Eomys zitteli* à l'Oligocène supérieur n'annonce pas quant-à elle le genre *Rhodanomys* (Comte & Vianey-Liaud, 1989).

Ce dernier apparaît donc, en Europe occidentale, parfaitement réalisé dans les niveaux voisins du niveau repère MP 29 de l'Oligocène supérieur, sans qu'il ait été possible de relier directement, sur ce territoire, le genre *Eomys* au genre *Rhodanomys*.

La lignée supposée reliant *Eomys quercyi* à *Eomys milloquensis* nov. sp. montrerait donc pendant la période MP 28 - MP 29 une évolution parallèle à celle qui aurait conduit au genre *Rhodanomys*. Cette évolution (simplification morphologique, augmentation de l'angle occlusal) correspondrait à une adaptation à un régime plus abrasif.

Ainsi au cours de l'Oligocène terminal, sous la poussée de contraintes environnementales, certains *Eomys* amorcent une évolution (lignée *quercyi* - *milloquensis* nov. sp.) ou disparaissent (lignée *zitteli*), mis peut être en concurrence avec de nouveaux arrivants mieux adaptés: les *Rhodanomys*.

Dans la lignée *Rhodanomys hugueneyae* - *Rhodanomys transiens*, et pour les

caractères pour lesquels nous disposons d'informations suffisantes, les tendances évolutives qui se manifestent vont dans le sens d'une simplification du schéma dentaire par la perte progressive de crêtes: mésolophe de plus en plus court, en voie de disparition aux P4/; antérolophe de plus en plus court, en voie de disparition aux M1-2/; disparition du mésolophide des M/1-2.

La simplification du schéma dentaire semble s'accélérer au niveau de Coderet. Cependant ce phénomène n'apparaît significatif que pour la seule disparition du mésolophide des M/1-2.

Sur le plan biométrique, les dimensions dentaires restent voisines entre *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque et *Rhodanomys transiens* de Coderet. Une réduction des longueurs des P4/, M/1-2 et M/3 devient sensible au niveau de Paulhiac.

Dans les niveaux immédiatement plus récents, *Rhodanomys schlosseri* se signale par une diminution marquée des dimensions et une simplification morphologique brusquement accrue. Cette coupure avec l'évolution jusque là progressive de la lignée *hugueneyae-transiens* s'ajoute à la séparation de ces formes par la comparaison de leurs Hs/Hi respectifs. Ces faits argumenteraient l'hypothèse d'un genre *Rhodanomys* polyphylétique. Cependant, pour le moment, *Rhodanomys transiens* et *Rhodanomys schlosseri* ne semblent pas avoir été identifiés dans le même niveau

La comparaison statistique des fréquences de divers caractères, dont ceux informatifs des tendances évolutives, montre qu'il existe très peu de différences significatives entre les populations de Venelles, Thézels et Coderet. De plus la disparité des différences significatives d'une population à l'autre ne permet aucun classement chronologique de celle-ci. Pour la plupart des catégories dentaires, les formes de Thézels et Venelles montrent des dimensions plus fortes que celles de l'espèce de Coderet. Compte tenu du fait que la variation de taille paraît de faible importance et limitée à quelques catégories dentaires entre La Milloque et Coderet on ne peut tirer argument des dimensions des populations de Thézels et Venelles pour conclure à leur antériorité.

L'analyse de la fréquence d'autres caractères fournit une explication possible de ces différences. Elle montre en effet qu'un certain degré de différenciation géographique existerait chez *Rhodanomys transiens* au cours du Miocène basal. Compte tenu des fréquences voisines de nombreux caractères ces variants géographiques, non isolés génétiquement, devaient cependant constituer un ensemble relativement homogène. Une convergence vers un type commun pourrait s'être produite au niveau de Paulhiac.

L'existence d'une variation géographique, qui pourrait être de type clinale, complique donc l'utilisation de cette lignée à des fins biochronologiques. Cette utilisation implique en effet que ne soient pris en compte que les seuls caractères informatifs des tendances évolutives globales qui doivent donc être distingués des caractères variants avec la géographie. Nous proposons une liste de ces différents caractères, non exhaustive en raison d'une documentation insuffisante pour certaines catégories dentaires.

Les trois populations de *Plesiosminthus* de Coderet, Venelles et Thézels

possèdent des caractères communs qui avaient fait rapporter les formes de ces deux derniers gisements à l'espèce *P. schaubi* décrite à Coderet. Pourtant pour plusieurs caractères il est possible de conclure à la non identité de ces populations.

Bien que montrant une réduction marquée des mésolophides et des dimensions plus faibles que l'espèce type de Coderet, la forme de Venelles montre avec cette dernière de très nombreux caractères communs. Il ne nous semble pas opportun d'élever cette forme au rang de nouvelle espèce. Nous considérons qu'elle représente une sous-espèce géographique de l'espèce type: *P. schaubi meridionalis* nov. subsp.

Il en est tout autrement de la forme de Thézels, élevée au rang d'espèce sous le nom de *P. admyarion*, car elle semble constituer un jalon important dans l'histoire de ce genre. En effet, dans le même niveau que *P. schaubi,* elle se distingue nettement de celui-ci, tout en annonçant les caractéristiques morphologiques de *P. myarion*. Dans la même région géographique mais dans un niveau plus ancien, la population de Moissac II, attribuée à *P. schaubi* (Baudelot et Olivier, 1978), montre des caractères qui évoquent *P. promyarion* et des proportions dentaires qui ont un air de parenté avec celle de *P. admyarion* nov. sp. Elle pourrait représenter un stade intermédiaire entre ces deux taxons. Il pourrait en être de même pour la population de La Milloque chez laquelle on peut observer un métalophulide II sur quelques M/2 inférieures.

Au cours du Miocène basal, la situation apparaît donc pour cette famille beaucoup plus complexe qu'on ne le supposait jusqu'à présent. *P. schaubi* y côtoie en effet plusieurs autres lignées, dont celle de *P. admyarion* n. s. qui conduit probablement à *P. myarion*. Remarquons que cette lignée, qui semble bien prendre naissance dans le bassin d'Aquitaine, sera seule survivante dans le niveau suivant de Paulhiac. Cette survivance pourrait être mise en relation avec de nouvelles conditions de l'environnement qui se développaient à cette époque.

Le rôle d'unité biogéographique tenu par le bassin d'Aquitaine au cours de l'Oligocène terminal et du Miocène basal est également argumenté par l'étude des populations de *Peridyromys murinus* de Thézels et Venelles. Cette dernière est morphologiquement comparable à la forme de Coderet, tandis que celle de Thézels s'en distingue nettement et forme avec les populations de Paulhiac et Laugnac un ensemble apparemment homogène. Les caractéristiques de la population de Relais des Cathares dont la position géographique est intermédiaire entre Venelles et Thézels suggèrent que l'isolement des domaines biogéographiques à cette époque n'était que partiel. Ce relatif isolement disparaîtrait au cours de l'Aquitanien supérieur (zone MN 2) ou l'on semble assister à une homogénéisation des fréquences des caractères chez les *Peridyromys* (Tableau 30).

D'autres groupes, Sciuridae (mêmes si quelques indices semblent exister chez *Heteroxerus*), Melissiodontinae, certains Gliridae, sont trop mal documentés pour apporter des informations précises sur cette période.

Le genre *Issiodoromys*, dont la présence et l'abondance dans les gisements sont sans doute liées à un environnement ouvert et aride, ne semble pas montrer, quant-à lui, de variation d'ordre géographique. Encore extrêmement abondant à Thézels, dans un environnement lui convenant sans doute encore parfaitement, il s'éteint seulement au cours de l'Aquitanien inférieur, l'espèce étant encore représentée à Plaissan. Sa

disparition paraît beaucoup plus précoce en Suisse où il n'est plus documenté, dès l'Oligocène supérieur, postérieurement au niveau de Brochene Fluh 19/20 (MP 29).

L'ensemble de ces faits suggère l'existence, au cours de la période de transition entre l'Oligocène et le Miocène, de variations ou de modifications des conditions environnementales ayant conduit à l'individualisation de régions biogéographiques plus ou moins séparées. Notre objectif devint donc de confronter les données concernant l'environnement avec celles fournies par les faunes afin de rechercher une concordance entre elles.

II/ Modifications fauniques en rapport avec l'environnement

Il existe actuellement diverses données concordantes (Miller *et al.*, 1991; Zachos *et al.*, 1997 par exemple) concernant les variations du rapport isotopique de l'oxygène (O^{18}/O^{16}) des carbonates des tests des foraminifères qui documentent un refroidissement des eaux océaniques qui traduirait l'existence d'une crise climatique à la limite Oligocène-Miocène (aux alentours de -23.8 M.a.). Les variations isotopiques mesurées dans différents niveaux de la molasse Suisse, à partir des gyrogonites de charophytes (Berger, 1990), qui ont l'avantage d'être bien repérées chronologiquement par magnétostratigraphie (Schlunegger *et al.* 1996), permettent d'identifier un événement climatique interprété comme un refroidissement (Berger, 1990) et dont le maximum se situerait aux environs de -24.4 M.a. (niveau repère MP 29, Rickenbach). Différents arguments suggèrent qu'il s'agit bien de deux évènements climatiques distincts. En effet si un seul événement important semble enregistré dans la molasse Suisse, les séquences sédimentaires provenant de certains sites de forage océaniques (sites 529, 703, 667) ont fourni des variations du rapport isotopique qui indiqueraient l'existence de deux phases de refroidissement. Remarquons cependant que les courbes établies à partir des foraminifères benthiques expriment une variation de la température des masses d'eau profondes et qu'il est délicat d'extrapoler au continent. L'existence de deux épisodes d'altération climatique semble toutefois suggérée par les résultats de l'analyse de la diversité spécifique chez les mammifères (Figures 68, 69 et 79).

Ces résultats confrontés aux informations fournies par la géologie, la palynologie et la paléobotanique permettent de tracer à grands traits les phases de l'évolution climatique au cours de la période étudiée. Après un épisode de refroidissement maximal autour de -29 Ma, un réchauffement rapide se serait produit entre le niveau du Mas de Pauffié (MP 26) et celui de Bonigen (MP 27). Une dégradation climatique débuterait ensuite, peut être dès le niveau de Portal, le maximum du refroidissement étant atteint autour de 24,4 Ma (niveau de Rickenbach). Cette dégradation se traduit au niveau floristique par l'envahissement des conifères et la disparition d'espèces thermophiles. Une remontée des températures est amorcée avant la limite Oligocène-Miocène. Une aridification se produit ensuite, attestée par la flore et la lithologie, et suggérée par les cénogrammes. Cette aridification pourrait être associée à la phase de refroidissement des eaux océaniques signalée par l'augmentation du rapport O^{18}/O^{16} des carbonates des foraminifères qui débute un peu avant la limite Oligo-Miocène et atteint son maximum au niveau de celle-ci (-23.8 M.a.) (Mi1 Event; Miller *et al.* 1991). Au début du Miocène la température et l'humidité augmenteraient progressivement (Berger, 1990).

Afin de mettre en évidence un possible impact sur la faune, différentes méthodes

ont été utilisées. Du fait de lacunes dans la documentation paléontologique la méthode méthode des cénogrammes ne permet pas de mettre nettement en évidence les conséquences d'une dégradation climatique entre les niveaux MP 28 et MP 29. Par contre elle met en évidence (au moins en Aquitaine) l'aridification de l'Oligocène terminal et du Miocène basal. La comparaison des cénogrammes de diverses localités au cours de cette même période suggère l'existence d'environnements différents.

L'évolution de la diversité intrafamiliale des faunes mammaliennes semble constituer un indicateur de paléotempératures (Legendre 1987 b). L'application de cette méthode à deux séquences de gisements fournit des courbes qui montrent approximativement les variations que la courbe du rapport isotopique de l'oxygène observées dans la molasse Suisse.

L'analyse de la diversité spécifique des mammifères apporte des informations complémentaires. Dans deux séquences bien documentées de gisements, une baisse de la diversité faunique des petits mammifères entre les niveaux MP 28 et MP 29 de l'Oligocène supérieur, traduit la réaction de la faune au refroidissement identifié dans la molasse Suisse. Le réchauffement climatique permet une diversification des milieux et des faunes qui s'amorce à l'Oligocène terminal et s'observe encore au tout début du Miocène (Figure 78). L'installation d'un climat plus aride (et/ou plus froid ?) un peu avant la limite Oligo-Miocène serait signalée par une diminution de la diversité des mammifères. Un réchauffement se produirait à la base du Miocène. Ces nouvelles conditions, provoquant une certaine homogénéisation de l'environnement, auraient été, avec un retour à l'équilibre des faunes faisant suite aux migrations et diversifications qui ont précédé, responsables de la disparition de nombreuses lignées de rongeurs à l'Aquitanien inférieur.

Une analyse de la répartition et de l'abondance des rongeurs dans trois séquences de gisements montre des variations notables des spectres fauniques d'un gisement et d'une région à l'autre. Chaque faune traduit donc d'abord les conditions de son environnement immédiat, se dernier subissant l'influence du climat régional, variante du climat général.

III/ Biochronologie

Dans les niveaux situés à proximité de la limite Oligocène-Miocène l'utilisation biochronologique des lignées de rongeurs doit donc prendre en compte l'existence de variations morphologiques et dimensionnelles liées à une différenciation géographique. La comparaison statistique des caractéristiques des populations de *Rhodanomys* de Venelles, Thézels et Coderet autorise à les élever au rang de races géographiques mais ne permet pas de les séparer biochronologiquement. Les informations fournies par les autres lignées de rongeurs, notamment celle des *Issiodoromys*, conduisent aux même conclusions. Nous considérons donc que les trois localités sont contemporaines.

Un autre problème est celui de leur position par rapport à la limite Oligocène-Miocène. Le niveau correspondant à ces localités est-il le dernier de l'Oligocène ou le premier du Miocène ?

Une proposition de point stratotype global (Steininger *et al.* 1995, in Odin *et al.*, 1997) pour la base du néogène, dans la section de Carrosio-Lemme en Italie du Nord,

place la limite Paléogène-Néogène à la limite des magnétozones C6Cn2r et C6Cn2n datée de -23,8 Ma (Berggren *et al.* 1995). Un augmentation du $\delta^{18}O$ est observé entre la base de la section stratotypique (65 m) et le niveau 15 m, la limite Oligo-Miocène (GSSP) se situant au niveau 35 m. Ce phénomène correspondrait à la tendance au refroidissement identifiée sous le nom de Mi-1 Event par Miller *et al.* (1991). Le $\delta^{18}O$ diminue ensuite dans la partie supérieure de la section.

Le Mi1 Event est défini (Miller *et al.* 1991) par un maximum de refroidissement (-23.8 M.a.) qui marquerait approximativement la limite Oligo-Miocène et correspond à la base de la zone Mi-1. Le début du refroidissement se produirait vers -24 M.a.. Une diminution du $\delta^{18}O$ durant la zone Mi-1 (base du Miocène) correspondrait à une remontée des températures.

Dans la Molasse Suisse, l'analyse isotopique des gyrogonites des charophytes indique un maximum de refroidissement au niveau de Rickenbach (MP 29 de l'Oligocène supérieur) daté autour de -24,4 soit 0.6 million d'années plus tôt. Ce refroidissement semble enregistré par une chute de la diversité faunique des mammifères de cette période (Figure 69). La croissance de la diversité faunique observée dans les niveaux postérieurs (La Milloque, Küttigen) traduirait une augmentation de température.

On observe une nouvelle diminution de la diversité des mammifères (Figure 69), enregistrée un peu avant la limite Oligo-Miocène (localités de Dieupentale et Brochene Fluh 53, aux alentours de -23.9 M.a.). Elle signalerait le refroidissement lié au Mi1 Event.

Les localités de Coderet, Venelles et Thézels, plus récentes, seraient postérieures à la base du Mi-1 Event (Miller *et al.*, 1991) et appartiendraient donc à la base du Miocène.

Dans la molasse Suisse, la localité de Boudry 2 a été placé en équivalence avec le niveau de Paulhiac (MN 1) et donc à la base de l'Agénien. La liste faunique de Boudry 2 (Mojon *et al.*, 1985) comprend sept espèces dont deux rongeurs (*Rhodanomys transiens* et *Eucricetodon longidens*) et un lagomorphe (*Piezodus tomerdingensis*).

* *P. tomerdingensis* étudié par Tobien (1975, p. 132-134) possède une morphologie des dents jugales supérieures nettement moins évoluée que celle de Paulhiac. Les racines externes bien que faibles sont individualisées alors qu'elles sont soudées à la racine interne à Paulhiac. La population de Paulhiac correspond à " une forme assurément plus progressive que celle de Boudry 2), (Mojon *et al.*, 1985).

* Le matériel rapporté à *Rhodanomys transiens* (3 dents) ne permet pas de dire si cette population se rattache à la forme de Coderet 3 ou à celle de Paulhiac.

* L'absence complète de formes oligocènes typiques (Theridomyidae, *Gliravus* et *Adelomyarion*) n'est pas probante dans la mesure ou il s'agit d'une faune sélectionnée (Mojon *et al.* 1985, p. 651).

* Ce sont donc avant tout les *Eucricetodon* qui permettent de déterminer l'âge du gisement.

D'après la comparaison des domaines de variations des dimensions des dents jugales (données de Engesser, 1985, p. 674-679 et de Hugueney, 1969, p. 36) les deux

formes semblent biométriquement très proches. Nous avons montré que sur le plan morphologique il est également difficile de séparer les deux populations.

Ces faits conduirait à placer les localités de Coderet 3 et Boudry 2 dans le même niveau biostratigraphique. L'âge numérique de Boudry 2 est situé autour de -23,4 M.a., ce qui placerait ces deux gisements au dessus de la limite Oligocène-Miocène située, dans le stratotype Italien de Carrosio-Lemme Section, autour de -23,8 Ma. (Steininger *et al.* in Montanari *et al.* 1997). Coderet couche 3, et avec lui les localités de Thézels et Venelles, serait donc situé à la base du Néogène et deviendrait le niveau repère MN 0 de l'Aquitanien défini par la zone M1 de Berggren *et al.* (1985). Le choix d'un nouveau niveau repère MP 30 à la fin de l'Oligocène est du ressort d'une instance internationale. La localité de Küttigen dont la faune est plus évoluée que celle de Rickenbach (MP 29) et moins évoluée que celle de Coderet (MN 0) semble la mieux indiquée pour remplir ce rôle.

IV/Essai de paléoécologie

Différentes méthodes ont été proposées pour tenter d'établir la signification écologique des différentes espèces de rongeurs présents dans une localité.

L'étude du schéma dentaire (Vianey-Liaud, 1990) permet de définir pour les rongeurs paléogènes des catégories grossièrement liées au régime alimentaire et au milieu environnant possible. Cette méthode revient à opposer un marqueur de milieu ouvert, *Issiodoromys*, à la quasi totalité des autres rongeurs présents dans les gisements qui deviennent, par voie de conséquence, marqueurs de milieux fermés. Les données anatomiques ou fonctionnelles qui pourraient apporter des informations sur le mode de vie de ces rongeurs manquent. Seule une confrontation des résultats fournis par des approches différentes peut, pour le moment, fournir quelques éléments de réponses à ces questions.

Une analyse de l'abondance des petits rongeurs (Cricetidae, Eomyidae, Dipodidae, Gliridae) dans trois séquences parallèles de gisements semble mettre en évidence un antagonisme entre les Cricetidae et les Eomyidae d'une part, entre ces derniers et les Dipodidae d'autre part. Compte tenu de ce que l'on suppose de l'évolution climatique de cette période, les Cricetidae et les Dipodidae seraient des formes de milieux plutôt ouverts et secs, les Eomyidae des formes de milieux fermés et/ou plutôt humides. Dans le Miocène inférieur les Gliridae deviennent abondants en même temps que les Eomyidae. Nous avons vu en effet que certains Gliridae (*Glirudinus*, *Bransatoglis*) pourraient avoir des exigences comparables aux Eomyidae.

Toutefois des différences importantes dans la représentation des familles existent entre les localités et entre les différentes régions étudiées. D'autre part la lecture des listes fauniques nous montre que, d'un gisement à l'autre, une même famille n'est pas représentée par les même taxons. Cette approche globalisante est donc critiquable car elle attribue abusivement le même habitat et le même mode de vie à tous les taxons d'une même famille.

Nous avons tenté, au moyen des méthodes de classification automatique, de mettre en évidence parmi les faunes de rongeurs des gisements des regroupements pouvant être représentatifs de catégories climato-écologiques. Une séparation des genres

de la famille des Cricetidae qui se répartissent dans des ensembles différents est obtenue. Elle peut être interprétée par l'analyse comparative de l'abondance des taxons dans diverses localités. Certains d'entre eux (*Melissiodon*, *Pseudocricetodon*, *Heterocricetodon*) pourraient être liés à des habitats de bord des eaux. *Eucricetodon* qui se regroupe avec *Plesiosminthus*, serait au contraire comme ce dernier, une forme de milieux secs. Compte tenu de l'abondance du genre *Eucricetodon* dans les gisements l'antagonisme observé entre les Cricetidae et les Eomyidae apparaît en réalité comme un antagonisme entre ces derniers et *Eucricetodon*. Les Eomyidae dans leur ensemble, ce qui n'est pas prouvé, devraient être alors considérés comme des formes de milieux plutôt humides.

Une classification des rongeurs en quatre catégories écologiques étant établie, une analyse factorielle des correspondances permet de positionner les différents gisements par rapport à celles-ci. Même si, pour certains gisements l'image obtenue ne semble pas contradictoire avec les informations fournies par la flore et les faciès sédimentaires, il existe pour d'autres un décalage entre l'image fournie à partir des rongeurs et celle suggérée par l'ensemble de la faune. Nous voyons les limites de ces méthodes: les rongeurs considérés séparément ne donnent qu'une vision partielle de l'environnement d'un gisement. Pour la période considérée, *Issiodoromys* joue, comme seul marqueur clairement identifié d'un milieu ouvert et aride, un rôle prépondérant. Son extrême abondance ou, à contrario, son absence entraînent une vision déformée de l'environnement des gisements. Dans la nature actuelle l'espèce *Pedetes capensis* FORSTER, 1778, des zones arides d'Afrique du Sud creuse son terrier dans les sols sableux. On constate que dans cette région sa répartition s'élargit aux savanes herbeuses et boisées ainsi que le long des rivières, et dans toutes les zones où il y a intrusion d'alluvions sableuses (Skinner et Smithers, 1990).

L'étude de l'abondance des différentes formes de Gliridae fossiles et leur attribution à un biotope probable en fonction de leurs caractéristiques dentaires (Van der Meulen & de Bruijn, 1982) semble mettre en évidence au niveau de Portal (Tableau 35) les conséquences d'une dégradation climatique. La comparaison de l'abondance de *Peridyromys murinus* dans les trois localités contemporaines de Thézels, Venelles et Coderet rend contestable l'utilisation de ce rongeur comme marqueur de température. Il ne semble pas possible d'attribuer avec certitude un biotope à ce rongeur. La diversification géographique observée chez cette espèce n'est sans doute pas indépendante de l'environnement. Sa plus grande abondance à Thézels par rapport à Coderet et Venelles pourrait traduire un environnement plus sec de la localité quercynoise.

Quelques réflexions et perspectives surgissent au terme de ce travail. S'il semble possible de retracer à grands traits l'évolution du climat et de la flore à la fin de l'Oligocène et à la base du Miocène, de nombreuses lacunes et imprécisions subsistent. L'augmentation du degré de résolution des méthodes utilisées et une précision accrue des corrélations devraient permettre d'améliorer la précision de ces reconstitutions. L'étude des faunes nous a montré que la mise en évidence de variations géographiques entre populations contemporaines n'a été possible que parce que nous disposions de populations suffisamment abondantes. Lors de notre tentative de reconstitution des paléoenvironnements nous nous sommes, au contraire, heurtés, pour certaines localités,

à des difficultés liées à l'indigence du registre fossile. Une meilleure connaissance de l'évolution des faunes et de leur environnement passe donc, ce n'est pas une nouveauté de le dire, par une exploitation efficace des gisements existants et par la recherche de nouvelles localités. Nous avons constaté les limites des approches paléoécologiques basées sur la représentation et l'abondance des taxons dans les gisements.

L'étude anatomo-fonctionnelle des rongeurs, qui permettrait de progresser dans ce domaine, est tributaire des découvertes paléontologiques et reste pour le moment malheureusement très limitée. Nous envisageons, dans cet optique, de mettre à profit le matériel squelettique existant pour les Theridomyidae qui n' a été exploité jusqu'ici que de façon très partielle. D'autres approches permettent d'expliquer les capacités des organismes d'un point de vue structurel et fonctionnel (Schmidt-Kittler et Vogel, 1991). Ainsi les données fournies par des études biogéochimiques des dents de rongeurs, l'étude de leur émail en rapport avec la mécanique masticatrice ou l'analyse des micro-usures des facettes dentaires, pourraient apporter des informations complémentaires sur les environnements de cette période, qui voit sans doute, à côté des transformations de sa faune, d'importantes modifications du climat et de la flore.

BIBLIOGRAPHIE

AGUILAR, J.-P., 1974. — Les Rongeurs du Miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marine et continentale. *Geobios,* 7 (4): 345-398.

AGUILAR, J.-P., 1977. — Les gisements continentaux de Plaissan et de la Nouvelle Faculté de Médecine (Hérault), leur position stratigraphique. *Geobios*, 10 (1): 81-101, 6 fig., 2 pl.

AGUILAR, J.-P., 1977. — Données nouvelles sur l'âge des formations lacustres des bassins de Narbonne, Sigean et Leucate (Aude) à l'aide des micromammifères. *Geobios*, 10 (4): 643-645, 1 fig.

AGUILAR, J.-P., 1977. — Principaux résultats biostratigraphiques de l'étude des rongeurs miocènes du Languedoc. *C. R. Acad. Sc.,* Paris, D, 288: 473-476, 1 tabl.

AGUILAR, J.-P., 1982. — Biozonation du Miocène d'Europe occidentale à l'aide des Rongeurs et corrélations avec l'échelle stratigraphique marine. *C. R. Acad. Sc.,* Paris, II, 294: 49-54.

AGUILAR, J.-P., MICHAUX, J., NURY, D., SUDRE, J., TOURAINE, F., VIANEY-LIAUD, M., 1978. — Découverte d'un gisement très riche (Mammifères et Mollusques principalement) à Venelles (Bouches-du-Rhône), premier niveau repère important dans la série du " Gypse d'Aix ". *C. R. Acad. Sc.*, Paris, D, 287: 439-442.

AGUILAR, J.-P. & MICHAUX, J.-J., 1995. — Chronologie mammalienne et grade-datations dans le Miocène inférieur et moyen français: une revue. *Géol. France*, 1: 69-76, 5 fig.

AGUILAR, J.-P., ESCARGUEL, G. & MICHAUX, J., 1998. — Karstic rodent assemblages in southern France from the late Lower Miocene to the Upper Miocene. Paleoenvironmental interpretation and comparaison with Central Spain. *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol.,* 145: 215-230, 7 fig.

AGUILAR, J.-P., ESCARGUEL, G., CROCHET, J.-Y., SIGE, B., SUDRE, J., 1997. — Nouveaux sites d'âges variés dans les remplissages karstiques du Miocène inférieur de Bouzigues (Hérault, Sud de la France). *Geobios*, M.S. 20 (1): 477-483, (2): 485-491.

ALVAREZ-SIERRA, M.A., 1987. — Estudio systematico y bioestratigrafico de los Eomyidae (Rodentia)

del Oligoceno superior y Mioceno inferior espanol. *Scripta geol.*, 86 :1- 207 , 33 pl.

ALVAREZ-SIERRA, M.A., DAAMS, R., LACOMBA ANDUEZA, J.I., 1996. — The rodents of the Upper Oligocene of Sayaton 1, Madrid Basin (Guadalajara, Spain). *Kon. Nederl. Akad. Wetensch.*, 99 (1-2): 1-23.

ANGLADA, R., 1972. — Etude des petits Foraminifères - contribution à l'étude de l'Aquitanien. La coupe de Carry-le-Rouet (Bouches-du-Rhône, France) - Ve Congrès du Neogène méditerranéen, Vol III, *Bull. B.R.G.M.*, (2), I, 4: 29-35, 4 pl.

AUBRY, M.-P., 1995. — From chronology to stratigraphy: interpreting the lower and middle Eocene stratigraphic record in the Atlantic ocean. In: W.A. BERGGREN, D.V. KENT, M.-P. AUBRY & J. HARDENBOL (Eds.), Geochronology, Timescales and Global Stratigraphic Correlations: A unified Framework for an Historical Geology. *S.E.P.M (Society for Sedimentary Geology)*, Spec. Publ. 54: 1-122.

BAUDELOT, S. & OLIVIER, P., 1978. — Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène terminal de Dieupentale (Sud-Ouest de la France: Tarn-et-Garonne). *Geobios*, 11 (1): 5-19, 11 fig.

BELLAIR, P., POMEROL, Ch. & PROST, A., 1962. — Les hamadas tertiaires du Bassin de Paris. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 255: 2479-2480.

BENZECRI, J.-P. & BENZECRI, F., 1980. — La pratique de l'analyse des données: l'analyse des correspondances, exposé élémentaire. Dunod, Paris, t.I: 1-456.

BERGER, J.-P., 1988. — Le rôle des environnements de dépôt pour les reconstitutions climatiques: les gisements à végétaux de la molasse grise de Lausanne (Miocène inférieur, Suisse occidentale). *Paléobiol. Cont.*, 1990, 17: 345-353.

BERGER, J.-P., 1990. — Floral changes in the Molasse of Western Switzerland (Oligo-Miocène). Paleoclimatic implications. *Proceed. Sympos.* "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary ", 1989. 189-194, 10 fig.

BERGGREN, W.A., 1969. — Cenozoic Chronostratigraphy, Planktonic Foraminiferal Zonation and the Radiometric Time Scale. *Nature*, 224: 1072-1075.

BERGGREN, W.A., KENT, D.V., FLYNN, J.J, VAN COUVERING, J.A., 1985. — Cenozoic geochronology. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 96: 1407-1418, 6 fig., 3 tabl.

BERGGREN, W.A., KENT, D.V., FLYNN, J.-J. & VAN COUVERING, J.A., 1985. — Cenozoic geochronology. *Bull. geol. Soc. Amer.* 96: 1407-1418. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed) International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene, Mayence, 1987. *Münchner Geowiss Abh.*, (A) 10: 169-188, 1 fig., 4 tabl.

BERGGREN, W.A., KENT, D.V., SWISCHER, C.C. III & AUBRY, M.P., 1995. — A revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. In: W.A. BERGGREN, D.V. KENT, M.-P. AUBRY & J. HARDENBOL (Eds.), Geochronology, Timescales and Global Stratigraphic Correlations: A unified Framework for an Historical Geology. *S.E.P.M (Society for Sedimentary Geology)*, Spec. Publ. 54: 129-212.

BESSEDIK, M., 1980. — La flore pollinique d'un niveau gypseux de la série de Portel (Aude, France), Oligocène terminal. In: Palynologie et Climats. *Mem. Mus. Hist. Nat.*, B, 27: 196-202.

BESSEDIK, M., 1983. — The early Aquitanian and upper Langhian-Lower Serravallian environments in the Northwestern mediterranean region. *Paléobiol. Cont.*, 14 (2): 153-179, 1 fig., 2 tabl.

BESSEDIK, M., AGUILAR, J.-P., CAPPETTA, H., MICHAUX, J., 1984. — Le climat du Néogène dans le Sud de la France (Provence, Languedoc, Roussillon) d'après l'analyse des faunes (Rongeurs, Sélaciens) et les flores polliniques. *Paléobiol. Cont.*, 14 (2): 181-190.

BLACK, C.C., 1965. — New species of *Heteroxerus* (Rodentia, Sciuridae) in the French Tertiary. *Verhandl. Naturforsch. Ges.* , Bd. 76, 1: 185-196, 5 fig., 1 tabl.

BLONDEL, C., 1996. — Les ongulés à la limite Eocène/Oligocène et au cours de l'Oligocène en Europe occidentale: analyses faunistiques, morpho-anatomiques et biogéochimiques (d13C, d18O). Implications sur la reconstitution des paléoenvironnements. *Thèse*. Univ. Sci. Languedoc, Montpellier: 1-119, 40 fig. 34 tabl. 9 pl.

BLOW, W.H., 1969. — Late Middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. In Bronnimann, P. and Renz, H.H., eds., *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils* (Geneva, 1967), E.J., Brill, Leiden, 1: 199-421.

BONIS, L. de, 1972. — Découverte d'un nouveau gisement de mammifères dans la " molasse de l'Agenais ". Son intérêt pour la stratigraphie de l'Oligocène supérieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Acad. Sc.* Paris, 275, (D): 2323-2326.

BONIS, L. de, 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitanien de l'Agenais. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, nouv. sér. C, 28: 1-192, 50 fig., 14 pl.

BONIS L. de & GUINOT, Y., 1987. — Le gisement de Vertébrés de Thézels (Lot) et la limite Oligo-Miocène dans les formations continentales du bassin d'Aquitaine. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed) International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene. *Münchner Geowiss Abh.*, 1987 (A) 10: 49-58, 4 fig. 1 pl.

BRUIJN, H. de, 1966. — Some new Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Catalayud area (Prov. Zaragosa, Spain). *Proc. K. Nederl. Akad. Wetensch.*, sér. B, 69 (1) :1-21, 2 pl.

BRUNET, M., 1970. — Nouvelles découvertes concernant la faune et la position stratigraphique du gisement de vertébrés de Comberatière (Lot-et-Garonne). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 270: 2776-2779.

BRUNET, M., 1979. — Les Cricetidae (Rodentia, Mammalia) de La Milloque (Bassin d'Aquitaine): Horizon repère de l'Oligocène supérieur. *Geobios*, 12 (15): 653-673, 4 fig., 7 tabl., 2 diag.

BRUNET, M., HUGUENEY, M. & JEHENNE, Y. 1981. — Cournon-les-Souméroux: un nouveau site à Vertébrés d'Auvergne; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. *Geobios*, 14 (3): 323-359.

BRUNET, M., de BONIS, L., MICHEL, P., 1981. — Les grands Rhinocerotidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe occidentale: intérêt biostratigraphique. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed) International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene, Mayence, 1987. *Münchner Geowiss Abh.*, (A) 10: 59-66, 1 fig. 1 pl.

BURBANK, D.W., ENGESSER, B., MATTER, A. & WEIDMANN, M., 1992 - Magnetostratigraphic chronology, mammalian faunas, and stratigraphic evolution of the Lower Freshwater Molasse, Haute-Savoie, France. *Eclogae Geol. Helv.*, 85 (2): 399-431.

CABARD, P., 1976 - Monographie du genre *Microbunodon* DEPERET 1908. (Mammalia, Artiodactyla, Anthracotheriidae) de l'Oligocène supérieur de l'Europe de l'Ouest. *Thèse*. Poitiers: 1-150, 72 fig. 2 pl.

CHATEAUNEUF, J.-J., 1972 - Etude palynologique de l'Aquitanien de la coupe de Carry-le-Rouet (Bouches-du-Rhône, France). Ve Congr. Néogène méditerranéen. *Bull. B.R.G.M.*, 2 (4): 59-65.

CHATEAUNEUF, J.-J. & NURY, D., 1995. — La flore de l'Oligocène de Provence méridionale: implications stratigraphiques, environnementales et climatiques. *Géol. France*, 2: 43-55, 2 fig., 4 tabl.

CANDE, S.C. & KENT, D.V., 1992. — A new geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *J. Geophys. Res.*, 97: 13.917 – 13.951.

CANDE, S.C. & KENT, D.V., 1995. — Revised calibration of the geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *J. Geophys. Res.*, 100: 6093 - 6095.

CATZIGRAS, F., 1943. — l'Aquitanien marin de Carry-le-Rouet - *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 25 (2): 1-133, 31 fig., 4 pl.

CHALINE, J., 1972. — Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cahiers Paléont.*, 1-

410.

CHALINE, J., & BROCHET, G., 1989. — Les rongeurs, leurs significations paléoécologiques et paléoclimatiques. In: CAMPY, M., CHALINE, J. & VUILLEMEY, M., (Eds.), La Baume de Gigny (Jura).*Gallia préhist.*, 17 suppl.

COMTE, B., 1985. — Eléments nouveaux sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Eucricetodontinae, Rodentia, Mammalia) de l'Oligocène d'Europe Occidentale. *Palaeovertebrata,* 15 (1): 1-69, 18 fig.

COMTE, B. & VIANEY-LIAUD, M., 1987. — Nouveaux Eomyidae du Paléogène d'Europe occidentale. *C. R. Acad. Sci.,* Paris, 304 (2), 15: 951-954, 1 fig., 1 pl.

COMTE, B. & VIANEY-LIAUD, M., 1989. — Eomyidae (Rodentia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. *Palaeontographica*, A, 209 (1-4): 33-91, 49 fig., 2 pl., 15 tabl.

CROCHET, J.-Y. 1975. — Diversité des insectivores Soricidés du Miocène inférieur de France. In: Problèmes actuels de Paléontologie - Evolution des Vertébrés. *Coll. Intern. C.N.R.S*, Juin 1973, Paris, 218: 631-652, 20 fig. 4 tabl.

CROCHET, J.-Y. 1979. — Diversité systématique des *Didelphidae* (*Marsupialia*) Européens tertiaires. *Geobios*, 12 (3): 365-378, 16 fig.

CUENCA, G. & CANUDO, J.I., 1994. — Les micromammifères de l'Oligocène supérieur des calcaires de Hinojosa de Jarque (Montalban-Aliaga, Teruel, Espagne). *Geobios*, 27 (3): 353-384, 35 fig.

DAAMS, R. 1981. — The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdyromys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleont. Bull.*, Spéc. Publ., 1-3, 42 fig. 5 pl.

DAAMS, R. 1989. — The micromammal fauna from the upper Oligocène of Sayaton 6, Madrid Basin, prov. of Guadalajara, Spain. *Scripta Geol.*, 89: 57-69.

DAAMS, R. & MEULEN, A.J. VAN DER 1983. — Paleoecological interpretation of micromammal faunal succession in the Upper Oligocene and Miocene of Spain. Medit. Neogene Continental paleoenvironments and paleoclimatic evolution. — R.C.M.N.S. Interim Colloquium, *Paléobiol. Cont.*, 14, 2: 241-257.

DERCOURT, J., 1995. — Géologie et géodynamique de la France Outre-mer et européenne. Dunod, Paris.

DIENEMANN, A., 1987. — Die Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. *Abh. Bayer. Akad. Wiss.*, N. F., 165: 1-158, 52 fig. 13 tabl., 6 pl.

DUPERON, J., 1975. — Contribution à l'étude des flores fossiles de l'Agenais. Thèse de Doctorat de 3ème cycle. Université de Paris VI. 1-174, 7 cartes, 20 pl.

ENGESSER, B., 1985. — Die gattung *Eucricetodon (*Mammalia, Rodentia) im Grensbereich Oligozän/Miozän. *Eclogae Geol. Helv.*, 78 (3): 669-692, 20 fig., 1 tabl.

ENGESSER, B., 1987. — New Eomyidae, Dipodidae, and Cricetidae (Rodentia, Mammalia) of the Lower Freshwater Molasse of Switzerland and Savoy. *Eclogae Geol. Helv.*, 80: 943-994, 28 fig.

ENGESSER, B., 1990. — Die Eomyidae (Rodentia, Mammalia) der Molasse der Schweiz und Savoyens. Systematik und Biostratigraphie. *Mém. Suisses Paléont.*, 112: 1-144, 114 fig.

ENGESSER, B. & HUGUENEY, M. 1982 . — Les mammifères de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur des profils de la Findreuse et du Fornant en Haute-Savoie et de la Paudèze près de Lausanne. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, h.s., 7: 59-75.

ENGESSER, B. & MAYO, N., 1987. — A biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocène and Agenian) of Switzerland and Savoy on the basis of fossil mammals. *Münchner Geowiss. Abh., (A: Geol. und Paläont.)*, 10: 67-84.

ENGESSER, B. & MÖDDEN, C., 1997. — A biozonation of the Lower Freshwater Molasse of Switzerland and Savoy on the basis of fossil mammals. In: J.-P. AGUILAR, S. LEGENDRE, & J.

MICHAUX (Eds.), Actes du Congrès BiochroM'97. *Mém. Trav. l'E.P.H.E.*, 21: 475-500.

ESCARGUEL, G., 1995. — Les Eomyidés *Pseudotheridomys* et *Ligerimys* (Rodentia, Mammalia) du Miocène inférieur du Sud de la France. Evolution et biostratigraphie. *D.E.A.*, Montpellier: 1-29, 7 fig. 4 tabl. 2 pl.

ESCARGUEL, G. & AGUILAR, J.-P., 1997. — Les éomyidés *Pseudotheridomys* et *Ligerimys* (Rodentia, Mammalia) du Miocène inférieur du Sud de la France. Evolution et biostratigraphie. *Palaeontographica*, A, 247 (1-4): 25-58.

FASEL, J.M., 1986. — Sédimentologie de la Molasse d'eau douce subalpine entre le Léman et la Gruyère. Ph.D. *Thèse*, Univ. Fribourg, 907: 1-142.

GAYET, J., 1985. — L'ensemble des environnements oligocènes Nord-Aquitains; un modène de plate-forme marine stable à sédimentation carbonatée. *Mém. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, num. spéc., (2): 1-571, 143 fig., 26 pl. 8 pl. hors texte.

GIOT, D., 1976 . — Notice Carte géol. Fr. à 1/50000: St-Pourçain-sur-Sioule, XXVI-28. *B.R.G.M.*, Orléans.

GORIN, G., 1975. — Etude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la grande Limagne (Massif Central). *Bull. B.R.G.M.*, (2) 1, 3: 147-181.

GOULD, S. J., ANDREWS, P., BENTON, M., JANIS, C., SEPKOSKI, J. J., STRINGER, C., 1993. — Le livre de la vie (sous la direction de S. J. GOULD). Science ouverte. Editions du Seuil (traduction française), Paris, 1-256.

GOURINARD, Y. & MAGNE, J., 1987. — Les anciens étages Aquitanien (Mayer 1857), Burdigalien (Depéret 1892) et Helvétien (Mayer 1857) correspondent aux cycles eustatiques de Vail, TB 1.5., TB 2.1. et TB 2.2. Usage possible en nomenclature stratigraphique. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 305 (2): 1105-1108.

GOURINARD, Y. & MAGNE, J., RINGEADE, M., WALLEZ, M.-J., 1987. — Application de la méthode paléontologique de " grade datation " à l'étage Aquitanien (Miocène inférieur). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 304 (2), 13: 729-732.

HAQ, B.U., HARDENBOL, J. & VAIL, P., 1987. — Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.

HERSHKOVITZ, P., 1962. — Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with spécial reference to the Phyllotine group. *Fieldiana, Zool.*, 46: 1-524, 123 fig.

HRUBESH, K., 1957. — Zanhstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte. Eine Revison der gattung *Melissiodon*. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math-naturw.*, K1.N.F., 83: 1-101, 125 fig., 5 pl.

HUGUENEY, M., 1968. — Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Saint-Victor-La-Coste (Gard). *Palaeovertebrata*, 2: 1-16, 3 pl.

HUGUENEY, M., 1969. — Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). Thèse Lyon et *Docum. Labo. Géol. Lyon*, 34: 1-227, 116 fig., 5 pl.

HUGUENEY, M., 1974. — Gisements de petits mammifères dans la région de Saint-Gérand-le-Puy (Allier) (stratigraphie relative). *Rev. Scient. du Bourbonnais,* 52-68, 11 fig.

HUGUENEY, M., 1980. — La faune de mammifères de l'Oligocène moyen de Saint-Menoux (Allier). 1ère partie: rongeurs. *Rev. Scient. du Bourbonnais,* 57-72, 15 fig.

HUGUENEY M, 1984. — Verneuil (Allier), gisement de petits mammifères de l'Oligocène supérieur. *Rev. Scient. du Bourbonnais*, 128-140, 21 fig.

HUGUENEY M, 1984. — Evolution du paléoenvironnement dans le Tertiaire de Limagne (Massif Central, France) à partir des faunes de Mammifères. *Geobios*, M.S. 8: 385-391, 6 fig.

HUGUENEY M, 1997. — Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur de

centre de la France: synthèse réactualisée. In: AGUILAR J.-P., LEGENDRE S., & MICHAUX J. (Eds.), Actes du Congrès BiochroM'97. *Mém. Trav. E.P.H.E.*, 21: 475-500.

HUGUENEY, M. & TRUC, G., 1976. — Découvertes récentes de mammifères et de mollusques dans des formations d'âge Oligocène terminal et Aquitanien du Sud de la France ; comparaison avec les gisements déjà connus dans la même région. *Geobios,* 9 (3): 359-362.

HUGUENEY, M. & TRUC, G., 1976. — Corrélations stratigraphiques et paléogéographie des formations marines et continentales à la limite Oligocène - Miocène dans le S E de la France. région. *Geobios,* 9 (3): 363-365.

HUGUENEY, M. , JONET, P., MATHIS, C., 1982. — La position biostratigraphique du gisement de Gannat (Allier) au sein de l'Oligocène supérieur: données nouvelles obtenues par la découverte de petits mammifères. *Act. Sympos. paléont. Georges Cuvier*, Montbéliard: 301-309, 3 fig.

HUGUENEY, M., ADROVER, R., MOISSENET, E., & SCHMIDT-KITTLER, N., 1987. — Les mammifères de Vivel del Rio (prov. de Teruel, Espagne; Oligocène supérieur): un riche gisement stratifié en comparaison avec des faunes karstiques. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed) International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene - Mayence, 1987. *Münchner Geowiss. Abh.*, (A) 10: 117-130, 7 fig., 4 tabl., 1 pl.

HUGUENEY, M., BERGER J.-P., WEIDMANN M., 1987. — Présence de mammifères oligocènes dans le parastratotype de l'Aquitanien. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, 76 (1/2): 129-135, 3 fig.

HUGUENEY, M. & RINGEADE, M., 1990. — Synthesis on the " Aquitanian " Lagomorph and Rodent faunas of the Aquitaine Basin (France). In: European Neogene Mammal Chronology. *Plenum Press*, E.H. LINDSAY *et al.*, New York: 139-156, 6 fig.

HORACEK, I., 1985. — Quaternary morphoclines and changes of community structure in European shrews (Mammalian: Soricidae). In: MLIKOVSKY, J. & NOVAK, V.J.A. (Eds.), *Evolution and morphogenesis*. Praha Academia, Prague, 799-810.

JEHENNE, Y., 1985. — Les Ruminants primitifs du Paléogène et du Néogène inférieur de l'Ancien Monde: systématique, phylogénie, biostratigraphie. *Thèse*, Poitiers, 1-283, 40 fig., 7 pl., 20 tabl.

KATZ, M.E. & MILLER, K.G., 1996. — Eocene to Miocene oceanographic and provenance changes in a sequence stratigraphic framework: benthic Foraminifers of the New Jersey margin. In: *Proc. ODP, Scient. Res.*, 150: 65-95.

KEMPF, O., BOLLIGER, T., KÄLIN, D., ENGESSER, B., MATTER, A., 1997. — New magnetostratigraphic calibration of early to middle Miocene mammals biozones of the North Alpine foreland basin. Actes du Congrès BiochroM'97, AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (Eds.), *Mém. Trav. E.P.H.E.,* 21: 547-561, 10 fig.

LAVOCAT, R., 1951. — Révision de la faune de mammifères oligocène d'Auvergne et du Velay. *Sci. Av.*, Paris, 1-53, 26 pl., 1 carte.

LEGENDRE, S., 1985. — Liste révisée des mammifères de quelques riches gisements du Paléogène moyen et supérieur du Sud de la France. *Géol. France*, 3: 287-292, 2 tabl.

LEGENDRE, S., 1986. — Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of Southern France. *Palaeovertebrata*, 16 (4): 191-212.

LEGENDRE, S., 1987a. — Mammalian faunas as paleotemperature indicators: concordance between oceanic and terrestrial paleontological evidence. *Evol. Theory*. Chicago, 8: 77-86. Actes du Congrès BiochroM'97, AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (Eds.), *Mém. Trav. E.P.H.E., **21***: 547-561, 10 fig.

LEGENDRE, S., 1987b. — Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène. *Rev. Paléobiol.*, 6 (2): 183-188, 3 fig.

LEGENDRE, S., 1988. — Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structure, milieux et évolution. *Thèse d'Etat*, Montpellier: 1-265,

49 fig., 6 tabl., 6 annexes.

LEGENDRE, S. & HARTENBERGER, J-L., 1992. — Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene. In: PROTHERO, D.R. & BERGGREN, W.A. (Eds.), Eocene/Oligocene climatic and biotic evolution. *Princeton University Press,* 516-528, 6 fig., 2 tabl.

LEGENDRE, S. & LEVEQUE, F., 1997. — Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale: vers une intégration à l'échelle globale. Actes du Congrès BiochroM'97, AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (Eds.), *Mém. Trav. E.P.H.E.*, 21: 461-473, 10 fig.

LEVEQUE, F., 1992. — Confrontation des données biochronologiques et magnétostratigraphiques dans les gisements continentaux du Paléogène européen. Etalonnage temporel de l'échelle biochronologique mammalienne. *Thèse*, Université Montpellier II - Sci. et Techn. du Languedoc, Montpellier, 1-249, 62 fig., 10 tabl., (non publiée).

MAGNE, J., GOURINARD, Y., WALLEZ, M.-J., 1987. — Comparaison des étages du Miocène inférieur définis par stratotypes ou par zones paléontologiques. *Strata*, 1 (3): 95-107, 2 tab.

MARTINI, E., 1971. — Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. in Farinacci, A., Ed., *Proc. Second Plankt. Conf.*, Roma 1970. Tecnoscienza, p. 739-785.

MEIN, P., 1984 . — Néogène: échelles biostratigraphiques. In " Synthèse géologique du Sud-Est de la France ". *Mém. B.R.G.M.*, 125: 479.

MEIN, P., FREUDENTHAL, M., 1971. — Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire d'Europe. *Scripta Geol.*, 2: 1-37, 1 fig., 2 pl.

MEIN, P., TRUC, G. et DEMARCQ, G., 1971. — Micromammifères et Gastéropodes continentaux des biozones de Paulhiac et de la Romieu dans le Miocène de la Bastidonne et de Mirabeau (Vaucluse, Sud-Est de la France), *C. R. Acad. Sci.*, Paris, (D) 273: 566-568.

MEULEN, A.J., Van der, & BRUIJN, H. De, 1982 . — The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2. The Gliridae. *Proc. K. Nederl. Akad. Wetensch.*, B, 85 (4): 485-524.

MILLER, K.G. & FAIRBANKS, R.G., 1985. — Cainozoic d18O record of climate and sea level. *S. Afr. J. Sci.*, 81: 248-249.

MILLER, K.G. & FAIRBANKS, R.G., 1985. — Oligocene to Miocene carbon isotope cycles and abyssal circulation changes. In: The Carbon Cycle and Atmospheric CO2: Natural variations Archean to Present, *Geophys. Monogr. Ser.*, E. Sundquist and W.S. Broecker Edts., AGU, Washington, D.C., 32: 469-486.

MILLER, K.G., MOUNTAIN, G.S. and TUCHOLKE, B.E., 1985. — Oligocene glacio-eustasy and erosion on the margin of the North Atlantic. *Geology,* 13: 10-13.

MILLER, K.G. et FAIRBANKS, R.G., and THOMAS, E., 1986. — Benthic foraminiferal carbon isotope records and the development of abyssal circulation in the eastern North Atlantic., *Init. Rep. DSDP*, 94: 981-996.

MILLER, K.G., WRIGHT, J.D, BROWER, A.N., 1988. — Oligocene to Miocene stable isotope stratigraphy and planktonic foraminiferal biostratigraphy of the Sierra Leone rise (sites 366 and 667), *Proc. O. D. P. Sci. Results*, 1989, 108: 279-294.

MILLER, K.G., WRIGHT, J.D., FAIRBANKS, R.G., 1991. — Unlocking the Ice House: Oligocène-Miocène Oxygen Isotopes, Eustasy, and Margin Erosion. *J. Geophysic. Res.*, 96: 6829-6848.

MILLER, K.G., 1992. — Middle Eocene to Oligocene stable isotopes, climate and deep-water history: the Terminal Eocene Event. In: Prothero D.R & Berggren W.A. (eds.) *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*, Princeton University Press, 8: 160-176.

MILLER, K.G., MOUNTAIN, G.S., 1996. — Drilling and dating New Jersey Oligocene-Miocene Sequences: Ice Volume, Global Sea Level, and Exxon Records. *Science*, 271: 1092-1095.

MILLER, K.G., LIU, C. & FEIGENSON, M.D., 1996. — Oligocene to Middle Miocene Sr-Isotopic stratigraphy of the New Jersey continental slope. In: *Proc. O. D. P. Sci. Results*, 150: 97-114. 10 fig., 2 tabl.

MODDEN, C., 1993. — Revision der Archaeomyni SCHLOSSER (Rodentia, Mammalia) des europäischen Oberoligozän. *Mém. Suisses Paléont.*, 115: 1-83, 46 fig.

MOJON, P.O., ENGESSER, B., BERGER, J.P., BUCHER, H. & WEIDMANN, M.,1985. — sur l'âge de la Molasse d'Eau douce inférieure de Boudry N.E. *Eclogae Geol. Helv.*, 78 (3): 631-667, 18 fig.

MONTUIRE, S., 1994. — Communautés de mammifères et environnements: l'apport des faunes aux reconstitutions des milieux en Europe depuis le Pliocène et l'impact des changements climatiques sur la diversité. *Thèse*, Montpellier, 1-128, 40 fig. 10 tabl.

MONTUIRE, S., 1995. — Evolution climatique et diversité chez les mammifères en Europe centrale depuis le Pliocène. *Geobios*, M.S. 18: 313-327.

NEL, A. et PAPAZIAN, M., 1983. — Description d'une nouvelle espèce d'Odonate fossile du Stampien d'Aix -en-Provence (*Odonata Aeschnidae*). *L'entomologiste*, 39 (3): 119-122, 3 fig., 1 tab.

NEL, A. et PAPAZIAN, M., 1985. — Description d'une nouvelle espèce d'Odonate fossile du Stampien d'Aix -en-Provence (*Odonata Libellulidae*). *L'entomologiste*, 41 (2): 55-59, 5 fig.

NOWAK, R.M, PARADISO, J.L., 1983. — Walker's Mammals of the World. 4th edition. The *John Hopkins Univ. Press*, Baltimore and London, (1): 1-567, (2): 569-1307

NURY, D., 1984. — Basse-Provence, Oligocène, in DEBRAND-PASSARD, S. *et al.*, Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mém. B.R.G.M.*, 94: 41-68.

NURY, D., 1988. — l'Oligocène de Provence méridionale. stratigraphie - dynamique sédimentaire, reconstitutions paléogéographiques. *Doc. B.R.G.M.*, 163: 1-410, 120 fig., 37 tabl., 7 pl.

ODIN, G.S. et ODIN, C., 1990. — Echelle numérique des temps géologiques: *Géochron*, 35: 12-21.

ODIN, G.S., 1997. — Chronostratigraphic units: historical stratotypes and global stratotypes. In MONTANARI, A., ODIN, G.S., et COCCIONI, R., Eds. (1997): *Miocene Stratigraphy: An Integrated Approach*, Elsevier Science, Amsterdam, 1-8.

ODIN, G.S., MONTANARI, A. et COCCIONI, R., 1997. — Chronostratigraphy of Miocene stages: a proposal for the definition of precise boundaries. In MONTANARI, A., ODIN, G.S., et COCCIONI, R., eds. (1997): *Miocene Stratigraphy: An Integrated Approach*, Elsevier Science, Amsterdam, 597-629, 7 fig. 1 tabl.

POIGNANT, A., PUJOL, C., RINGEADE, M. et LONDEIX, L, 1994. — The Aquitanian historical stratotype. In MONTANARI, A., ODIN, G.S., et COCCIONI, R., eds. (1997): *Miocene Stratigraphy: An Integrated Approach*, Elsevier Science, Amsterdam, 9-16.

REMY, J.A., CROCHET, J.Y., SIGE, B., SUDRE, J., L.de BONIS, L., VIANEY-LIAUD, M., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., LANGE-BADRE, B., COMTE, B., 1987. — Biochronologie des phosphorites du Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed) International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene - Mayence, 1987. *Münchner Geowiss. Abh., (A: Geol. und Paläont.)*, 10: 169-188, 1 fig. 4 tabl.

RICHARD, M., 1948. — Les gisements de mammifères tertiaires d'Aquitaine, Thèse, *Soc. Géol. France*, Paris, 24 (52): 1-380, 52 fig.

SAPORTA, G. de, 1863-1866. — Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque Tertiaire, Paris, 1863: (1), 1866: (2): 1-244.

SAPORTA, G. de, 1889. — Notions stratigraphiques et paléontologiques appliquées à l'étude du gisement de plantes fossiles d'Aix-en-Provence. *Ann. Sci. Géol.*, 20 (3): 1-60.

SCHLUNEGGER, F., BURBANK, D.W., MATTER, A., ENGESSER, B. & MÖDDEN, C., 1996. —

Magnetostratigraphic calibration of the Oligocene to Middle Miocene (30-15 Ma.) mammal biozones and depositional sequences of the Swiss Molasse Basin. *Eclogae Geol. Helv.*, 89 (2): 753-788.

SCHMIDT-KITTLER, N. & VIANEY-LIAUD, M., 1979. — Evolution des Aplodontidae oligocènes Européens. *Palaeovertebrata*, 9 (2): 33-82, 19 fig. 4 pl.

SCHMIDT-KITTLER, N. & VIANEY-LIAUD, M., 1987. — Morphometric analysis and evolution of the dental pattern of the genus *Issiodoromys* (Theridomyidae, Rodentia) of the European Oligocene as a key to its evolution. *Proc. K. Nederl. Akad. Wetensch.*, Ser. B, 90 (3), 281-306, 15 fig.

SCHMIDT-KITTLER, N. & VOGEL, K. (Eds), 1991- Constructional Morphology and Evolution. *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg, 1-409.

SCHMIDT-KITTLER, N., VIANEY-LIAUD, M., MÖDDEN, C. & COMTE, B., 1997. — New data for the correlation of mammal localities in the European Oligocene: biochronological relevance of the Theridomyidae. *In*: AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S, & MICHAUX, J. (Eds.). Actes du Congrès BiochroM'97. *Mém. Trav. l'E.P.H.E.*, 21: 375-395.

SCHULER, M., 1988. — Environnements et paléoclimats Paléogènes. Palynologie et biostratigraphie de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur dans les fossés rhénan, rhodanien et de Bresse. Thèse. Univ. Louis Pasteur, Stasbourg, 1-500, (non publiée).

SCHULER, M. & SITTLER, C., 1976. — Données paléoclimatiques à l'aube des temps néogènes en Haute-Provence (France). *Géol. méditerr.*, 3 (3): 155-160.

SIGE, B. & AGUILAR, J.-P., 1987. — L'extension stratigraphique des mégachiroptères dans le Miocène d'Europe méridionale. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, II, 304 (2), 9: 469-474, 1 pl.

SIMON-COINCON, R., et ASTRUC, J. G., 1991. — Les pièges karstiques en Quercy: rôle et signification dans l'évolution des paysages. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 162 (3): 595-605, 12 fig.

SIMPSON, G.G., ROE, A. & LEWONTIN, R.C., 1960. — Quantitative zoology. — (Harcourt, Brace and Co.), New York, 1-440, 64 fig., 5 tabl.

SITTLER, C., 1965. — Le Paleogène des fossés rhénan et rhodanien. Etude sédimentologique et paléoclimatique. *Thèse*, Univ. Strasbourg, 1-392.

SITTLER, C., 1984. — Essai de zonation palynologique des dépôts paléogènes des bassins tributaires de la vallée du Rhône et du Midi méditerranéen. *Géol. France*, 1-2: 85-90.

SITTLER, C., et MILLOT, G., 1964. — Les climats du Paléogène français reconstitués par les argiles néoformées et les microflores. *Geol. Rundsch.*, 54: 333-343.

SKINNER, J.D., SMITHERS, R.H.N., 1990. — The mammals of the South African subregion (new edition). *Univ. Pretoria*, Republ. South Africa, 1-771, 338 fig., 38 pl.

SMITH, A.G., SMITH, D.G., FUNNEL, B.M., 1994. — Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. *Cambridge Univ. Press,* 1-99, 31 cartes, 2 fig. 3 tabl.

STEININGER, F.F., BERNOR, R.L. & FALBUSCH, V., 1990. — European Neogene marine/ continental chronologic correlations. In: *European Neogene Mammal Chronology*, Lindsay, Falbusch & Mein eds., *NATO ASI* , Série A, 180: 15-46.

STEININGER, F.F. *et al.*, 1994. — Proposal for the global stratotype section and point (GSSP) for the base of the Néogène (the Paléogène/Néogène boundary). *Intern. Comm. Stratigr., Subcomm. Neogene stratigr. Working group on the Paleogene/Neogene boundary)*, Inst. Paleont. Univ. of Vienna, 1-41.

STEININGER, F.F. *et al.*, 1997. — Proposal for the global stratotype section and point (GSSP) for the base of the Néogène (the Paléogène/Néogène boundary). In Montanari, A., Odin, G.S., and Coccioni, R., Eds. 1997. Miocène Stratigraphy, An Integrated Approach. *Developments in Paleontology and Stratigraphy*, Eselvier Science, Amsterdam, 15: 125-147.

STORCH, G., ENGESSER, B. & WUTTKE, M., 1996. — Oldest fossil record on gliding in rodents.

Nature. 379: 439-441, 4 fig.

THALER L., 1966. — Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc. *Mem. Mus. nat. Hist. nat.Paris*, C, 17: 1-295., 25 fig., 15 tabl., 27 pl.

THEOBALD, N., 1937. — Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. Thomas, Nancy, 1-473.

TOBIEN, H., 1975. — Zur Gebibstruktur, Systematik und Evolution des Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jügeren Tertïar Mittel- und Westeuropas. *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, 103: 103-186, 101 fig., 5 tabl.

VIANEY-LIAUD, M., 1972. — Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata*, 5 (1): 1-44, 12 fig., 15 pl.

VIANEY-LIAUD, M., 1976. — Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale. *Palaeovertebrata*, 7 (1-2): 1-115, 60 fig., 25 tabl.

VIANEY-LIAUD, M., 1979. — Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe Occidentale. *Palaeontographica*, A, 166 (4 - 6): 136-160, 64 fig., 17 tabl.

VIANEY-LIAUD, M., 1991. — Les rongeurs de l'Eocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 85 :15-28, 7 fig. 5 tabl.

VIANEY-LIAUD, M., 1994. — La radiation des Gliridae (Rodentia) à L'Eocène supérieur en Europe Occidentale et sa descendance oligocène. *Münchner Geowiss. Abh., (A: Geol. und Paläont.)*, 26: 117-160, 33 fig. 2 tabl.

VIANEY-LIAUD, M. & SCHMIDT-KITTLER, N., 1987. — Biostratigraphie de l'Oligocène d'Europe: importance des lignées guides de rongeurs Theridomyidae, et particulièrement des Issiodoromyinae. *Münchner Geowiss. Abh., (A: Geol. und Paläont.)*, 10: 211-216, 2 fig.

VIANEY-LIAUD, M., COMTE, B. et LEVEQUE, M., 1995. — Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 13. Les Rongeurs. *Palaeontographica*, A, 236 (1-6): 257-326, 47 fig., 7 pl., 21 tabl.

VIANEY-LIAUD, M., de BONIS, L., BRUNET, M., SUDRE, J., 1994. — Biochronologie mammalienne du Paléogène continental d'Europe occidentale. *Paléovox*, 2: 45-55.

WERNER, J.W., 1994. — Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süsswasser-Molasse Süddeustchlands - Rodentia un Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 200: 1-263.

ZACHOS, J. C., FLOWER, B. P. & PAUL, H., 1997. — Orbitally paced climate oscillations accross the Oligocene/Miocene boundary, *Nature*, 388: 567-570, 3 fig. 1 tabl.

ANNEXE 1
EUCRICETODON

M^1	n	Insertion du protolophe: sur l'arrière du protocône.	Insertion du protolophe: sur le bras postérieur du protocône.	Mésolophe atteignant le bord labial (long)	Insertion du métalophe: sur le bras antérieur de l'hypocône	Insertion du métalophe: sur l'hypocône lui-même	Insertion du métalophe: en arrière de l'hypocône
(Engesser, 1985) ***E. hesperius*** **. Paulhiac**	*31* 53-57	4/57 *7* 0,02-0,17	55/57 *93* 0,88-1,00	11/57 *19* 0,10-0,32	14/50 *13* *28* 0,16-0,43	32/50 *74* *64* 0,49-0,77	4/50 *8* 0,02-0,19
E. longidens **Boudry 2**	*34* 28-32	4/30 *13* 0,04-0,31	26/30 *87* 0,69-0,96	9/32 *28* 0,14-0,46	13/28 *38* *46* 0,28-0,66	15/28 *62* *54* 0,34-0,72	0/28 *0* 0,00-0,12
(Werner, 1994) ***E. longidens*** **. Coderet.C3**	*47* 16-24	5/18 *28* 0,10-0,53	13/18 *72* 0,47-0,90	8/24 *33* 0,16-0,55	2/16 *12* *13* 0,02-0,38	8/16 *82* *50* 0,25-0,72	6/16 *4* *37* 0,15-0,63
E. aff. longidens **.Venelles**	12	2/14 *14* 0,02-0,42	12/14 *86* 0,58-0,98	6/12 *50* 0,21-0,77	3/12 *25* 0,06-0,56	7/12 *58* 0,28-0,82	2/12 *17* 0,02-0,48
E. collatus **. Küttigen**	14				3/14 *21* 0,05-0,50	11/14 *79* 0,50-0,95	0/14 *0* 0,00-0,23
E. thezelensis **. Thézels**	88	29/88 *33* 0,23-0,44	57/88 *65* 0,54-0,75	32/88 *36* 0,26-0,47	35/88 *40* 0,30-0,50	47/88 *53* 0,43-0,64	6/88 *7* 0,03-0,14
(Brunet, 1979) ***E. praecursor*** **. La Milloque**	*30* 31-32	5/31 *15* *16* 0,05-0,34	26/31 *85* *84* 0,63-0,95	16/32 *69* *50* 0,33-0,70	10/31 *10* *32* 0,17-0,51	20/31 *87* *65* 0,45-0,81	1/31 *3* *3* 0,00-0,17
E. dubius **. Pech du Fraysse**	30	4/30 *13* 0,04-0,31	26/30 *87* 0,69-0,96	4/30 *13* 0,04-0,31	19/30 *64* 0,44-0,80	10/30 *33* 0,17-0,53	1/30 *3* 0,00-0,17

M^2	n	Absence du cingulum antéro-lingual.	Insertion du protolophe: sur le bras antérieur du protocône.	Insertion du protolophe: sur le protocône lui-même.	Mésolophe court à mi-long	Mésolophe trois-quarts long à long.	Insertion du métalophe sur ou en arrière ( ) de l'hypocône.
(Engesser, 1985) ***E. hesperius*** **. Paulhiac**	*36* 26	4/25 *25* *16* 0,05-0,36	22/25 *71* *88* 0,69-0,97	3/25 *20* *12* 0,03-0,31	25/27 *93* *93* 0,76-0,99	2/27 *7* *7* 0,01-0,24	1/22 *28* *5 + (0)* 0,00-0,19
(Engesser,1985) ***E. longidens*** **. Boudry 2**	18-24	7/20 *31* *35* 0,15-0,59	15/18 *42* *83* 0,59-0,96	3/18 *58* *17* 0,04-0,41	17/24 *81* *71* 0,49-0,87	7/24 *19* *29* 0,13-0,51	3/19 *25 + 4* *11 + (5)* 0,03-0,39
(Werner, 1994) ***E. longidens*** **. Coderet.C3**	*43-45* 19	7/19 *44* *37* 0,16-0,61	17/19 *67* *89* 0,67-0,99	2/19 *33* *11* 0,01-0,33	20/25 *88* *80* 0,60-0,93	5/25 *12* *20* 0,07-0,41	4/19 *33 + (0)* *21 + (0)* 0,06-0,45
E. aff. longidens **.Venelles**	13	1/13 *8* 0,00-0,35	13/14 *93* 0,67-1,00	0/13 *0* 0,00-0,24	7/14 *50* 0,24-0,74	7/14 *50* 0,24-0,74	4/12 *33 + (0)* 0,10-0,64
E. collatus **. Küttigen**	*16*	3/16 *19* 0,04-0,45	12/16 *74* 0,49-0,93	4/16 *26* 0,07-0,51	7/16 *42* 0,20-0,68	9/16 *58* 0,32-0,80	2/16 *12* 0,02-0,38
E. thezelensis **. Thézels**	143	36/143 *25* 0,16-0,35	136/143 *95* 0,90-1,00	7/143 *5* 0,00-010	107/143 *75* 0,65-0,84	36/143 *25* 0,16-0,35	23/143 *16 + (0)* 0,08-0,24
(Brunet, 1979) ***E. praecursor*** **. La Milloque**	*52* 47-55	16/47 *39* *34* 0,21-0,49	43/52 *90* *83* 0,70-0,92	9/52 *10* *17* 0,08-0,30	24/55 *48* *44* 0,30-0,57	31/55 *52* *56* 0,43-0,70	13/53 *30 + (1)* *23 + (1)* 0,14-0,38
E. dubius **. Pech du Fraysse**	45-46	4/45 *9* 0,02-0,21	6/46 *87* 0,05-0,24	6/46 *13* 0,05-0,24	44/46 *96* 0,85-0,99	2/46 *4* 0,01-0,15	2/46 *2 + (2)* 0,01-0,15

Tableau 38.— Fréquence de quelques caractères des molaires supérieures chez diverses populations d'*Eucricetodon*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage est fourni en caractères gras. Il surmonte les limites de son intervalle de confiance. Les données relatives à *E. collatus* de Küttigen sont tirées de Engesser (1985). Tous les autres résultats résultent de nos propres observations. A titre de comparaison sont fournies (italiques en haut et à droite des cases) les données relatives à *E. praecursor* (Brunet, 1979), celles concernant *E. hesperius* de Paulhiac et *E. longidens* de Boudry 2 (Engesser, 1985) ainsi que *E. longidens* de Coderet (Werner, 1994).

M_1	n	Liaison protoconide antéroconide.	Présence du métalophide.	Bras postérieur du protoconide relié au métaconide	Mésolophide présent.	Ectomésolophide présent.	présence du bras postérieur de l'hypoconide.
(Engesser, 1985) *E. hesperius*. Paulhiac	*30* 50	21/50 **46** 0,28-0,57	23/50 **46** 0,32-0,61	39/50 **78** 0,64-0,89	29/50 *52* **56** 0,43-0,72	7/50 **14** 0,06-0,29	25/50 *13* **50** 0,36-0,64
(Engesser, 1985) *E. longidens*. Boudry 2	*32-33* 25-28	16/27 **59** 0,39-0,78	15/26 **58** 0,37-0,77	20/25 **80** 0,60-0,93	18/28 *64* **64** 0,44-0,81	6/28 **21** 0,08-0,41	13/27 *63* **48** 0,29-0,67
(Werner, 1994) *E. longidens*. Coderet.C3	*60-61* 17	7/18 **39** 0,18-0,63	12/19 **63** 0,16-0,61	13/18 **72** 0,47-0,90	9/17 *55* **53** 0,30-0,76	4/18 **22** 0,07-0,47	9/16 *56* **56** 0,32-0,80
E. aff. *longidens*.Venelles	9-11	2/10 **20** 0,03-0,56	4/9 **44** 0,14-0,79	9/11 **82** 0,49-0,98	9/10 **90** 0,56-1,00	2/9 **22** 0,03-0,60	7/9 **78** 0,40-0,97
E. collatus. Küttigen	17	9/17 ***53*** 0,30-0,76	4/17 ***24*** 0,07-0,49	17/17 ***100*** 0,81-1,00	15/17 ***(53) - 88*** 0,64-0,99	14/17 ***82*** 0,57-0,96	12/17 ***71 - (88)*** 0,45-0,90
E. thezelensis. Thézels	95	50/96 **52** 0,42-0,62	11/95 **11** 0,06-0,20	89/103 **87** 0,77-0,95	59/104 **57** 0,44-0,69	26/104 **25** 0,14-0,36	91/108 **84** 0,75-0,93
(Brunet, 1979) *E. praecursor*. La Milloque	*35* 29-32	7/29 *26* **24** 0,10-0,43	2/29 *6* **7** 0,00-0,18	22/29 *85* **76**	11/29 *75* **38** 0,21-0,58	6/29 *25* **21** 0,08-0,40	29/35 *85* **83** 0,66-0,93
E. dubius. Pech du Fraysse	61	11/61 **18** 0,09-0,30	1/61 **2** 0,00-0,09	58/61 **95** 0,86-0,99	50/61 **82** 0,70-0,91	8/61 **13** 0,06-0,24	61/61 **100** 0,94-1,00

M_2	n	Métalophide inséré sur l'antéroconide.	Métalophide inséré sur le bras antérieur du protoconide.	Bras post du protoconide relié nettement au métaconide.	Mésolophide présent.	Ectomésolophide présent.	Présence du bras postérieur de l'hypoconide.
(Engesser, 1985) *E. hesperius*. Paulhiac	*43* 34	26/34 **76** 0,59-0,89	8/34 **24** 0,11-0,41	8/34 **24** 0,11-0,41	18/34 *51* **53** 0,35-0,71	2/34 **6** 0,01-0,19	8/34 *10* **24** 0,11-0,41
(Engesser,1985) *E. longidens. Boudry 2*	*38-49* 30-33	24/31 **77** 0,59-0,90	7/31 **23** 0,15-0,57	2/30 **7** 0,01-0,22	14/30 *63* **47** 0,28-0,66	2/29 **7** 0,00-0,18	10/33 *39* **30** 0,16-0,49
(Werner, 1994) *E. longidens*. Coderet.C3	59 24	13/21 **62** 0,39-0,82	8/21 **38** 0,18-0,61	2/25 **8** 0,01-0,26	21/26 *60* **81** 0,61-0,93	2/24 **8** 0,01-0,27	2/24 *24* **8** 0,01-0,27
E. aff. *longidens*.Venelles	14	9/13 **69** 0,40-0,91	4/13 **31** 0,09-0,60	1/14 **7** 0,00-0,33	10/14 **71** 0,45-0,84	3/14 **21** 0,05-0,50	2/13 **15** 0,02-0,45
E. collatus. Küttigen	*20-(23)*			3/20 ***15*** 0,03-0,38	16/20 ***80 - (70)*** 0,56-0,94	12/20 ***60*** 0,36-0,81	5/20 ***25 - (38)*** 0,09-0,49
E. thezelensis. Thézels	159	121/151 **80** 0,72-0,88	26/151 **17** 0,09-0,25	15/151 **10** 0,04-0,16	93/157 **59** 0,49-0,69	15/159 **9** 0,03-0,15	65/159 **41** 0,31-0,51
(Brunet,1979) *E. praecursor*. La Milloque	*50* 47	35/45 *91* **78** 0,63-0,89	10/45 *9* **22** 0,11-0,37	4/47 **9** 0,49-0,76	31/52 *75* **60** 0,45-0,73	4/47 *6* **8** 0,02-0,20	19/47 *44* **40** 0,26-0,56
E. dubius. Pech du Fraysse	57 - 60	11/57 **19** 0,10-0,32	38/57 **67** 0,53-0,79	12/57 **21** 0,11-0,34	43/57 **76** 0,62-0,86	14/60 **23** 0,13-0,36	56/60 **93** 0,84-0,98

M_3	n	Métalophide inséré sur le cingulum antéro-interne.	Métalophide inséré sur l'antéroconide.	Métalophide inséré sur le bras antérieur du protoconide.	Mésolophide présent.	Ectomésolophide présent.	Présence du bras postérieur de l'hypoconide.
(Engesser, 1985) *E. hesperius*. Paulhiac	*33* 25	13/25 *53* **52** 0,32-0,71	11/25 *41* **44** 0,25-0,65	1/25 *6* **4** 0,00-0,20	2 /25 *9* **8** 0,01-0,26	1/25 **4** 0,00-0,20	1/25 **4** 0,00-0,20
(Engesser,1985) *E. longidens*. Boudry 2	25-26 14-18	8/14 *72* **57** 0,30-0,78	6/14 *28* **43** 0,22-0,70	0/14 *0* **0** 0,00-0,23	5/16 *38* **31** 0,11-0,57	3/16 **19** 0,04-0,45	1/18 **6** 0,00
(Werner, 1994) *E. longidens*. Coderet.C3	15	8/13 **62** 0,24-0,86	5/13 **38** 0,14-0,76	0/13 **0** 0,00-0,24	4/15 **27** 0,08-0,54	2/15 **13** 0,02-0,40	0/15 **0** 0,00-0,21
E. aff. *longidens*.Venelles	17	8/17 **47** 0,24-0,70	6/17 **35** 0,14-0,60	3/17 **18** 0,04-0,43	3/17 **18** 0,04-0,43	1/17 **6** 0,00-0,30	0/17 **0** 0,00-0,19
E. collatus. Küttigen	10-11	5/11 ***(46)*** 0,17-0,75	3/11 ***(27)*** 0,06-0,60	3/11 ***(27)*** 0,06-0,60	5/10 ***(45)- 50*** 0,19-0,81	2/10 ***20*** 0,03-0,56	1/10 ***10*** 0,00-0,45
E. thezelensis. Thézels	121	19/121 **16** 0,07-0,24	95/121 **78** 0,69-0,88	7/121 **6** 0,00-0,11	25/121 **21** 0,11-0,30	5/121 **4** 0,00-0,09	17/121 **14** 0,06-0,22
E. praecursor. La Milloque	*48* 43	2/43 *2* **5** 0,00-0,16	40/43 *96* **93** 0,81-0,99	1/43 *2* **2** 0,00-0,12	9/43 *36* **21** 0,10-0,36	1/43 **2** 0,00-0,12	1/43 *2* **2** 0,00-0,12
E. dubius. Pech du Fraysse	55	7/55 **13** 0,05-0,25	13/55 **24** 0,13-0,37	28/55 **51** 0,37-0,65	11/55 **18** 0,10-0,33	0/55 **0** 0,00-0,07	5/55 **9** 0,03-0,20

Tableau 39.— Fréquence de quelques caractères des molaires inférieures chez diverses populations d'*Eucricetodon*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage est fourni en caractères gras. Il surmonte les limites de son intervalle de confiance. Les données relatives à *E. collatus* de Küttigen sont tirées de Engesser (1985) (italiques entre parenthèses) et Dienemann (1987). Tous les autres résultats résultent de nos propres observations. A titre de comparaison sont fournies (italiques en haut et à droite des cases) les données relatives à *E. praecursor* (Brunet, 1979), celles concernant *E. hesperius* de Paulhiac et *E. longidens* de Boudry 2 (Engesser, 1985) ainsi que *E. longidens* de Coderet (Werner, 1994).

ANNEXE 2

ADELOMYARION

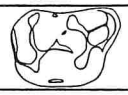
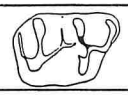
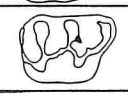
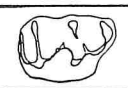
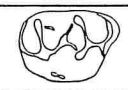
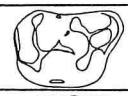
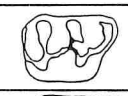
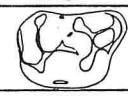
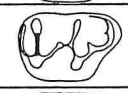
M^1		La Milloque	Venelles inf.	Venelles sup.	Venelles S+I	Coderet C 3
	Antérocône dédoublé.	1/23 **4** 0,00 - 0,22	1/9 **(11)** 0,00 - 0,48	1/24 **4** 0,00 - 0,21	2/33 **6** 0,01 - 0,20	4/48 **8** 0,02 - 0,20
	Crête entre antérocône et paralophe / paracône.	6/26 **23** 0,09 - 0,43	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34	2/24 **8** 0,01 - 0,27	2/33 **6** 0,01 - 0,20	9/48 **19** 0,09 - 0,33
	Crête courte en arrière de l'antérocône	3/26 **12** 0,02 - 0,30	1/9 **(11)** 0,00 - 0,48	1/24 **4** 0,00 - 0,21	2/33 **6** 0,00 - 0,20	5/48 **10** 0,03 - 0,23
	Bras antérieur du paracône relié au bras antérieur du protocône	27/31 **87** 0,70 - 0,96	7/9 **(78)** 0,40 - 0,97	16/24 **67** 0,45 - 0,84	23/33 **70** 0,80 - 0,99	37/48 **77** 0,63 - 0,88
	Bras antérieur du paracône incomplet, non relié au protocône.	4/31 **13** 0,04 - 0,30	2/9 **(22)** 0,03 - 0,60	8/24 **33** 0,16 - 0,55	10/33 **30** 0,16 - 0,49	7/48 **15** 0,06 - 0,29
	Absence du bras postérieur du paracône.	6/31 **19** 0,07 - 0,38	2/9 **(22)** 0,03 - 0,60	2/25 **8** 0,01 - 0,27	4/33 **12** 0,03 - 0,28	13/48 **27** 0,15 - 0,42
	Bras post. du paracône relié au mésocône ou l'endolophe.	25/31 **81** 0,63 - 0,93	7/9 **(78)** 0,40 - 0,97	21/25 **84** 0,64 - 0,95	28/34 **82** 0,54 - 0,93	35/48 **73** 0,58 - 0,85
	Bras post du paracône présent mais terminé librement.	0/31 **0** 0,00 - 0,11	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34	2/25 **8** 0,01 - 0,26	2/34 **6** 0,01 - 0,20	0/48 **0** 0,00 - 0,07
	Bras postérieur du protocône relié au mésocône.	19/31 **61** 0,42 - 0,78	6/9 **(67)** 0,30 - 0,93	23/25 **92** 0,74 - 0,99	29/34 **85** 0,69 - 0,95	44/48 **92** 0,80 - 0,98
	Bras post. des para et protocône se reliant en avant du mésocône	17/31 **55** 0,50 - 0,73	4/9 **(44)** 0,14 - 0,79	20/25 **80** 0,60 - 0,93	24/34 **71** 0,53 - 0,85	32/48 **67** 0,52 - 0,80
	Présence du mésolophe	7/29 **24** 0,10 - 0,44	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34	3/25 **12** 0,03 - 0,31	3/34 **9** 0,02 - 0,24	6/48 **13** 0,05 - 0,23
	Métalophe inséré à l'avant de l'hypocône.	23/33 **100** 0,75 - 1,00	9/9 **(100)** 0,66 - 1,00	23/25 **92** 0,74 - 0,99	32/34 **94** 0,80 - 0,99	44/45 **98** 0,88 - 1,00
	Métalophe inséré sur l'hypocône.	0/23 **0** 0,00 - 0,15	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34	2/25 **8** 0,01 - 0,26	2/34 **6** 0,01 - 0,20	1/45 **2** 0,00 - 0,12
	Présence d'un mésostyle.	14/27 **52** 0,33 - 071	3/9 **(33)** 0,08 - 0,70	12/24 **50** 0,29 - 0,70	15/33 **45** 0,28 - 0,63	21/48 **44** 0,30 - 0,59

Tableau 40.— Variation de la fréquence des caractères des M1/ de quelques populations d'*Adelomyarion vireti*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant, en caractères gras (il est entre parenthèses lorsque l'effectif est inférieur à 10), surmonte les limites de son intervalle de confiance. Le figuré noir signale les caractères de Venelles dont la fréquence se distingue de celles des gisements de La Milloque et Coderet 3. Le figuré encadré marque les différences importantes (non forcément significatives) entre ces deux niveaux repères. La colonne S + I regroupe les observations réalisées dans les deux niveaux stratigraphiquement très voisins de Venelles supérieur et inférieur.

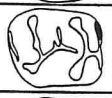
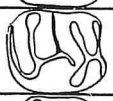
M^2		La Milloque	Venelles inf.	Venelles sup.	Venelles S+I	Coderet C 3
	Branche externe du cingulum formant un petit tubercule labial.	3/31 **10** 0,02 - 0,26	1/13 **8** 0,00 - 0,35	4/31 **13** 0,04 - 0,30	5/44 **11** 0,04 - 0,25	3/21 **14** 0,03 - 0,36
	Branche externe du cingulum seulement renflée.	23/31 **74** 0,55 - 0,88	11/13 **85** 0,55 - 0,98	25/31 **81** 0,63 - 0,93	36/44 **82** 0,67 - 0,92	17/21 **81** 0,58 - 0,95
	Branche externe du cingulum non renflée.	5/31 **16** 0,05 - 0,34	2/13 **15** 0,02 - 0,45	2/31 **6** 0,07 - 0,21	4/44 **9** 0,03 - 0,22	1/21 **5** 0,00 - 0,24
	Branche interne du cingulum bien développée	27/32 **84** 0,67 - 0,95	12/12 **100** 0,74 - 1,00	24/30 **80** 0,69 - 0,96	36/42 **86** 0,72 - 0,95	15/21 **71** 0,48 - 0,89
	Branche interne du cingulum nettement réduite ou absente.	5/32 **16** 0,05 - 0,33	0/12 **0** 0,00 - 0,26	6/30 **20** 0,08 - 0,39	6/42 **14** 0,05 - 0,28	6/21 **29** 0,11 - 0,52
	Endolophe non relié aux tubercules antérieurs.	11/37 **30** 0,16 - 0,47	1/14 **7** 0,00 - 0,33	1/32 **3** 0,00 - 0,16	2/46 **4** 0,01 - 0,15	3/21 **14** 0,03 - 0,36
	Double liaison de l'endolophe avec les tubercules antérieurs.	10/37 **27** 0,14 - 0,44	3/14 **21** 0,05 - 0,50	13/32 **41** 0,24 - 0,59	16/46 **35** 0,50 - 0,79	6/21 **29** 0,11 - 0,52
	Endolophe relié seulement au protocône.	10/37 **27** 0,14 - 0,44	9/14 **64** 0,37 - 0,87	14/32 **44** 0,26 - 0,53	23/46 **50** 0,35 - 0,64	7/21 **33** 0,14 - 0,57
	Endolophe relié seulement aux paracône/protolophe	4/37 **14** 0,03 - 0,25	1/14 **7** 0,00 - 0,33	3/32 **9** 0,02 - 0,25	4/46 **9** 0,02 - 0,21	1/21 **5** 0,00 - 0,24
	Endolophe relié à la jonction protocône/protolophe	1/37 **3** 0,00 - 0,14	0/14 **0** 0,00 - 0,23	1/32 **3** 0,00 - 0,16	1/46 **2** 0,00 - 0,08	5/21 **24** 0,08 - 0,47
	Présence du mésolophe	3/37 **8** 0,01 - 0,22	2/14 **14** 0,02 - 0,42	1/32 **3** 0,00 - 0,16	3/46 **7** 0,01 - 0,18	2/21 **10** 0,01 - 0,30
	Branche interne, libre, de l'endolophe: (pseudomésolophe)	8/37 **22** 0,08 - 0,35	8/14 **57** 0,30 - 0,78	10/32 **31** 0,16 - 0,50	18/46 **39** 0,25 - 0,54	9/21 **28** 0,22 - 0,66
	Présence d'un mésostyle.	12/27 **44** 0,26 - 0,64	3/12 **25** 0,06 - 0,56	5/31 **16** 0,05 - 0,34	7/43 **16** 0,07 - 0,31	9/21 **43** 0,22 - 0,66

Tableau 41.— Variation de la fréquence des caractères des M2/ de quelques populations d'*Adelomyarion vireti*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant, en caractères gras, surmonte les limites de son intervalle de confiance. Le figuré noir signale les caractères de Venelles dont la fréquence se distingue de celles des gisements de La Milloque et Coderet 3. Le figuré encadré marque les différences importantes (non forcément significatives) entre ces deux niveaux repères. La colonne S + I regroupe les observations réalisées dans les deux niveaux stratigraphiquement très voisins de Venelles supérieur et inférieur.

M^3		La Milloque	Venelles inf.	Venelles sup	Coderet C3			La Milloque	Venelles inf	Venelles sup	Coderet C3
Branche externe du cingulum longue (1/2 ou plus de la largeur de la dent)		7/10 **70** 0,35-0,93	3/12 **25** 0,06-0,56	7/23 **30** 0,13-0,53	5/9 **55** 0,14-0,79	Branche externe liée au paracône, interne liée à l'antérocône. Mésolophe absent.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche externe du cingulum courte (env. 1/3 de la largeur de la dent)		3/10 **30** 0,07-0,65	9/12 **75** 0,44-0,94	14/23 **61** 0,39-0,80	3/9 **33** 0,08-0,70	Branche interne liée au protocône, branche externe libre. Mésolophe absent.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	0/23 **0** 0,00-0,15	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche externe du cingulum très courte		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	2/23 **9** 0,01-0,28	0/9 **0** 0,00-0,34	Branche interne de l'endolophe liée au paracône, mésolophe court à mi-long.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche interne du cingulum forte.		4/10 **40** 0,12-0,74	2/12 **17** 0,02-0,48	4/22 **18** 0,05-0,40	0/9 **0** 0,00-0,34	Branche interne de l'endolophe libre, mésolophe court à mi-long.		1/10 **10** 0,00-0,45	1/12 **8** 0,00-0,38	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche interne du cingulum réduite, faible, tendant à s'effacer.		3/10 **30** 0,07-0,65	7/12 **58** 0,28-0,82	12/22 **54** 0,34-0,75	3/9 **33** 0,08-0,70	Br. interne liée au protocône, externe libre et mésolophe court à mi-long.		0/10 **0** 0,00-0,31	2/12 **17** 0,02-0,48	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche interne du cingulum absente		3/10 **30** 0,07-0,65	3/12 **25** 0,06-0,56	6/22 **27** 0,11-0,50	5/9 **56** 0,14-0,79	Br.interne liée au protocône, externe libre et mésolophe long.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Absence totale du cingulum antérieur		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	0/22 **0** 0,00-0,15	1/9 **11** 0,00-0,48	Branch.externe seule présente, liée au para cône; mésolophe long.		2/10 **20** 0,03-0,56	1/12 **8** 0,00-0,38	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Endolophe totalement absent		1/10 **10** 0,00-0,45	0/12 **0** 0,00-0,26	0/22 **0** 0,00-0,15	0/9 **0** 0,00-0,34	Branch. externe seule présente, non reliée au paracône; mésolophe long.		0/10 **0** 0,00-0,31	1/12 **8** 0,00-0,38	0/23 **0** 0,00-0,15	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche externe de l'endolophe non relié au paracône. Br. interne et mésolophe absents.		3/10 **30** 0,07-0,65	2/12 **17** 0,02-0,48	7/23 **30** 0,13-0,53	6/9 **67** 0,30-0,93	Mésolophe long. Endolophe absent en avant du mésolophe.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	1/23 **4** 0,00-0,22	0/9 **0** 0,00-0,34
Branche externe de l'endolophe reliée au paracône. Br. interne et mésolophe absents.		3/9 **30** 0,07-0,65	5/12 **42** 0,18-0,72	5/23 **22** 0,07-0,43	3/9 **33** 0,08-0,70	Métalophe absent ou incomplet.		2/10 **20** 0,03-0,56	0/12 **0** 0,00-0,26	6/23 **26** 0,10-0,48	1/9 **11** 0,00-0,48
Branches externe et interne de l'endolophe libres. Mésolophe absent.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	2/23 **9** 0,01-0,28	0/9 **0** 0,00-0,34	Cingulum postérieur séparé du métacone		3/10 **30** 0,07-0,65	4/11 **36** 0,11-0,68	6/20 **30** 0,12-0,54	2/9 **22** 0,03-0,60
Branche externe de l'endolophe liée au paralophe, br. interne libre Mésolophe absent.		0/10 **0** 0,00-0,31	0/12 **0** 0,00-0,26	2/23 **9** 0,01-0,28	0/9 **0** 0,00-0,34	Protocône et hypocône fusionnés.		6/10 **60** 0,26-0,88	12/12 **100** 0,69-1,00	22/22 **100** 0,28-0,71	9/9 **100** 0,85-1,00

Tableau 42.— Variation de la fréquence des caractères morphologiques des M3/ de quatre populations d'*Adelomyarion vireti*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant, en caractères gras (il est entre parenthèses lorsque l'effectif est inférieur à 10) surmonte les limites de son intervalle de confiance.

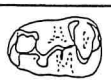
M_1		La Milloque	Venelles inf.	Venelles sup.	Venelles S+I	Coderet C 3
	Ectolophide interrompu.	0/34 **0** 0,00 - 0,10	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34	0/28 **0** 0,00 - 0,12	0/37 **0** 0,00 - 0,09	3/30 **10** 0,02 - 0,27
	Mésolophide présent.	6/31 **19** 0,07 - 0,38	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34	2/28 **7** 0,01 - 0,23	2/37 **5** 0,01 - 0,18	6/30 **20** 0,08 - 0,39
	Mésoconide nettement individualisé	22/31 **71** 0,52 - 0,86	4/7 **(57)** 0,18 - 0,90	3/26 **12** 0,02 - 0,30	7/33 **21** 0,09 -0,38	10/30 **33** 0,17 - 0,53
	Métalophide présent.	10/30 **33** 0,17 - 0,53	3/9 **(33)** 0,08 - 0,70	10/28 **36** 0,19 - 0,56	13/37 **35** 0,30 - 0,63	14/30 **47** 0,28 - 0,66
	Métalophide relié au bras antérieur du protoconide.	6/10 **60** 0,26 - 0,88	2/3 **(22)**	5/10 **50** 0,19 - 0,81	7/13 **54** 0,26 - 0,78	7/14 **50** 0,24 - 0,74
	Métalophide relié au bras postérieur du protoconide.	2/10 **20** 0,03 - 0,56	1/3 **(33)**	0/10 **0** 0,00 - 0,31	1/13 **8** 0,00 - 0,35	2/14 **14** 0,18 - 0,42
	Bras antérieur du protoconide présent.	27/31 **87** 0,70 - 0,96	9/9 **(100)** 0,66 - 1,00	28/28 **100** 0,88 - 1,00	37/37 **100** 0,91 - 1,00	30/30 **100** 0,88 - 1,00
	Bras antérieur du protoconide relié à l'antéroconide.	26/27 **96** 0,81 - 1,00	5/9 **(56)** 0,21 - 0,86	15/28 **54** 0,34 - 0,72	20/37 **54** 0,37 - 0,70	24/30 **80** 0,61 - 0,92
	Bras antérieur du protoconide lié au métaconide.	1/27 **4** 0,00 - 0,19	2/9 **(22)** 0,03 - 0,60	2/28 **7** 0,01 - 0,23	4/37 **11** 0,03 - 0,25	2/30 **7** 0,01 - 0,22
	Ectomésolophide présent.	2/31 **6** 0,07 - 0,21	1/9 **(11)** 0,00 - 0,48	4/28 **14** 0,04 - 0,33	5/37 **14** 0,05 - 0,29	5/30 **17** 0,06 - 0,35

Tableau 43.— Variation de la fréquence des caractères des M/1 de quelques populations d'*Adelomyarion vireti*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant, en caractères gras, surmonte les limites de son intervalle de confiance. Le figuré noir signale les caractères de Venelles dont la fréquence se distingue de celles des gisements de La Milloque et Coderet 3. Le figuré encadré marque les tendances évolutives possibles (mais non forcément significatives) entre ces deux niveaux repères. La colonne S + I regroupe les observations réalisées dans les deux niveaux stratigraphiquement très voisins de Venelles supérieur et inférieur.

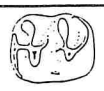
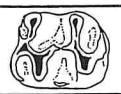
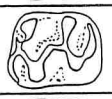
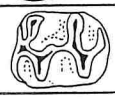
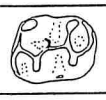
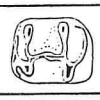
M_2		La Milloque	Venelles inf.	Venelles sup.	Venelles S+I	Coderet C 3
	Ectolophide interrompu.	4/47 **9** 0,02 - 0,20	0/7 **(0)** 0,00 - 0,41	0/30 **0** 0,00 - 0,12	0/37 **0** 0,00 - 0,09	2/21 **10** 0,01 - 0,30
	Ectolophide incisé.	3/47 **6** 0,01 - 0,18	0/7 **(0)** 0,00 - 0,41	2/30 **7** 0,01 - 0,22	2/37 **5** 0,01 - 0,18	6/21 **29** 0,11 - 0,52
	Mésolophide présent.	5/47 **11** 0,04 - 0,23	0/7 **(0)** 0,00 - 0,41	0/30 **0** 0,00 - 0,12	0/37 **0** 0,00 - 0,09	0/21 **0** 0,00 - 0,16
	Métalophide présent	32/36 **89** 0,74 - 0,97	4/5 **(80)** 0,28 - 1,00	19/26 **73** 0,52 - 0,88	23/31 **74** 0,55 - 0,88	15/17 **88** 0,64 - 0,99
	Métalophide court.	5/32 **16** 0,05 - 0,33	2/4 **(50)** 0,07 - 0,93	4/19 **21** 0,06 - 0,45	6/23 **26** 0,10 - 0,48	3/15 **20** 0,04 - 0,47
	Métalophide relié au cingulum antérieur.	1/32 **3** 0,00 - 0,16	1/4 **(25)** 0,01 - 0,81	0/19 **0** 0,00 - 0,18	1/23 **4** 0,00 - 0,15	0/15 **0** 0,00 - 0,21
	Métalophide relié à l'antéroconulide.	8/32 **25** 0,11 - 0,44	0/4 **(0)** 0,00 - 0,60	2/19 **11** 0,01 - 0,33	2/23 **9** 0,01 - 0,28	3/15 **20** 0,04 - 0,47
	Métalophide relié au bras antérieur du protoconide.	17/32 **53** 0,35 - 0,71	1/4 **(25)** 0,01 - 0,81	13/19 **68** 0,44 - 0,87	14/23 **61** 0,39 - 0,80	9/15 **60** 0,35 - 0,83
	Métalophide inséré sur l'arrière du protoconide.	1/32 **3** 0,00 - 0,16	0/4 **(0)** 0,00 - 0,60	0/19 **0** 0,00 - 0,18	0/23 **0** 0,00 - 0,15	0/15 **0** 0,00 - 0,21
	Bras postérieur du protoconide présent/	33/46 **72** 0,57 - 0,84	2/6 **(33)** 0,04 - 0,78	17/30 **57** 0,38 - 0,75	19/36 **53** 0,36 - 0,70	11/21 **52** 0,30 - 0,74
	Mésoconide individualisé.	13/43 **30** 0,38 - 0,69	1/7 **(14)** 0,00 - 0,58	1/29 **3** 0,00 - 0,18	2/36 **6** 0,01 - 0,19	0/19 **0** 0,00 - 0,18
	Ectomésolophide présent.	1/47 **2** 0,00 - 0,11	0/7 **(0)** 0,00 - 0,41	0/30 **0** 0,00 - 0,12	0/37 **0** 0,00 - 0,09	1/21 **5** 0,00 - 0,24
	Hypoconulide bien individualisé.	13/44 **30** 0,17 - 0,45	4/5 **(80)** 0,28 - 1,00	19/27 **70** 0,50 - 0,86	23/32 **72** 0,54 - 0,86	13/19 **63** 0,44 - 0,87

Tableau 44.— Variation de la fréquence des M/2 de quelques populations d'*Adelomyarion vireti*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant, en caractères gras (il est entre parenthèses lorsque l'effectif est inférieur à 10), surmonte les limites de son intervalle de confiance. Le figuré noir signale les caractères de Venelles dont la fréquence se distingue de celles des gisements de La Milloque et Coderet 3. Le figuré encadré marque les tendances évolutives possibles (mais non forcément significatives) entre ces deux niveaux repères. La colonne S + I regroupe les observations réalisées dans les deux niveaux stratigraphiquement très voisins de Venelles supérieur.

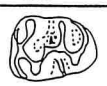
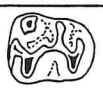
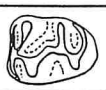
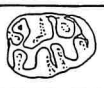
M_3		La Milloque	Venelles inf.	Venelles sup.	Venelles S+I	Coderet C 3
	Ectolophide interrompu	1/22 **5** 0,00 - 0,23	3/10 **30** 0,07 - 0,65	3/15 **20** 0,04 - 0,47	6/25 **24** 0,09 - 0,45	0/12 **0** 0,00 - 0,26
	Ectolophide incisé ou aminci.	5/22 **23** 0,08 - 0,45	0/10 **0** 0,00 - 0,31	6/15 **40** 0,17 - 0,66	6/25 **24** 0,09 - 0,45	3/12 **25** 0,06 - 0,56
	Mésolophide présent.	0/22 **0** 0,00 - 0,15	0/10 **0** 0,00 - 0,31	1/15 **7** 0,00 - 0,31	1/25 **4** 0,00 - 0,20	0/9 **(0)** 0,00 - 0,34
	Branche interne du cingulum absente.	7/20 **35** 0,15 - 0,59	1/9 **(11)** 0,00 - 0,48	10/13 **77** 0,47 - 0,95	11/22 **50** 0,28 - 0,71	2/8 **(25)** 0,03 - 0,65
	Métalophide présent	17/20 **85** 0,62 - 0,97	8/10 **80** 0,44 - 0,98	13/13 **100** 0,76 - 1,00	21/23 **91** 0,72 - 0,99	10/10 **100** 0,69 - 1,00
	Le métalophide forme le bord antérieur de la dent.	7/17 **41** 0,19 - 0,65	4/8 **(50)** 0,16 - 0,84	10/13 **77** 0,47 - 0,95	14/21 **67** 0,43 - 0,85	3/10 **30** 0,07 - 0,65
	Métalophide relié au cingulum antérieur.	4/17 **24** 0,07 - 0,49	3/8 **(38)** 0,09 - 0,76	0/13 **0** 0,00 - 0,24	3/21 **14** 0,03 - 0,36	4/10 **40** 0,12 - 0,74
	Métalophide relié à l'antéroconulide.	4/17 **24** 0,07 - 0,49	1/8 **(12)** 0,00 - 0,53	3/13 **23** 0,05 - 0,53	4/21 **19** 0,05 - 0,42	2/10 **20** 0,03 - 0,56
	Métalophide relié à l'avant du protoconide.	0/17 **0** 0,00 - 0,19	0/8 **(0)** 0,00 - 0,37	0/13 **0** 0,00 - 0,24	0/21 **0** 0,00 - 0,16	1/10 **10** 0,00 - 0,45
	Métalophide relié à l'arrière du protoconide.	2/17 **12** 0,01 - 0,36	0/8 **(0)** 0,00 - 0,37	0/13 **0** 0,00 - 0,24	0/21 **0** 0,00 - 0,16	0/10 **0** 0,00 - 0,31
	Bras postérieur du protoconide présent.	13/22 **59** 0,37 - 0,79	5/10 **50** 0,19 - 0,81	9/13 **69** 0,40 - 0,91	14/23 **61** 0,36 - 0,80	3/10 **30** 0,07 - 0,65
	Bras postérieur du protoconide relié au métaconide.	3/22 **14** 0,03 - 0,35	0/10 **0** 0,00 - 0,31	1/13 **8** 0,00 - 0,35	1/23 **4** 0,00 - 0,15	0/10 **0** 0,00 - 0,31
	Cingulum postérieur fermant le postérosynclinide.	17/23 **74** 0,52 - 0,90	4/10 **40** 0,12 - 0,74	12/14 **86** 0,28 - 0,69	16/24 **67** 0,45 - 0,84	4/10 **40** 0,12 - 0,74

Tableau 45.— Variation de la fréquence des caractères des M/3 de quelques populations d'*Adelomyarion vireti*. Le rapport en haut et à gauche des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant, en caractères gras (il est entre parenthèses lorsque l'effectif est inférieur à 10), surmonte les limites de son intervalle de confiance. Le figuré noir signale les caractères de Venelles dont la fréquence se distingue de celles des gisements de La Milloque et Coderet 3. Le figuré encadré marque les tendances évolutives possibles (mais non forcément significatives) entre ces deux niveaux repères. La colonne S + I regroupe les observations réalisées dans les deux niveaux stratigraphiquement très voisins de Venelles supérieur

	Espèces	*A.alberti*	*A. vireti*					
	Gisements	Sayaton 6	La Milloque	Dieupentale	Venelles inf.	Venelles sup	Coderet C1	Coderet C3
M^1	N	*12*	*25*	*18*	*8*	*27*	*28*	*53*
	L.min.	1,74	1,47	1,46	1,60	1,66	1,47	1,58
	L.moy.	**1,94**	**1,74**	**1,60**	**1,73**	**1,78**	**1,67**	**1,79**
	L.max	2,01	2,07	1,73	1,81	1,91	1,88	2,11
	D.S		0,1529			0,0675	0,1039	0,0979
	variance		0,0233			0,0045	0,0108	0,0096
M^2	N	*15*	*33*	*19*	*14*	*33*	*17*	*34*
	L.min.	1,44	1,14	1,23	1,38	1,25	1,26	1,42
	L.moy.	**1,51**	**1,40**	**1,33**	**1,50**	**1,46**	**1,42**	**1,52**
	L.max	1,58	1,59	1,42	1,58	1,59	1,53	1,69
	D.S.		0,1195			0,0732	0,0824	0,0624
	variance		0,0142			0,0054	0,0068	0,0039
M^3	N	*12*	*10*	*2*	*12*	*24*	*10*	*10*
	L.min.	1,22	0,93	1,10	1,08	1,01	1,06	1,11
	L.moy.	**1,28**	**1,14**	**1,10**	**1,18**	**1,16**	**1,19**	**1,21**
	L.max.	1,34	1,29	1,10	1,26	1,32	1,38	1,32
	D.S.		0,1058			0,0746	0,0916	0,0591
	variance.		0,0112			0,0056	0,0084	0,0035

	Espèces	*A.alberti*	*A.vireti*					
	Gisements	Sayaton 6	La Milloque	Dieupentale	Venelles inf.	Venelles sup	Coderet C1	Coderet C3
M^1	N	*20*	*25*	*18*	*8*	*27*	*28*	*53*
	l.min.	1,24	0,96	1,07	1,17	1,15	1,08	1,13
	l.moy.	**1,31**	**1,20**	**1,16**	**1,21**	**1,26**	**1,21**	**1,33**
	l.max.	1,37	1,38	1,25	1,24	1,37	1,43	1,49
	D.S.		0,1051			0,0604	0,0754	0,0806
	variance		0,011			0,0036	0,0057	0,0065
M^2	N	*16*	*33*	*19*	*12*	*32*	*17*	*34*
	l.min.	1,34	1,14	1,21	1,27	1,22	1,25	1,29
	l.moy.	**1,42**	**1,35**	**1,29**	**1,36**	**1,39**	**1,36**	**1,45**
	l.max.	1,47	1,56	1,37	1,51	1,52	1,5	1,58
	D.S.		0,1168			0,0680	0,0728	0,0728
	variance		0,0136			0,0046	0,0053	0,0053
M^3	N	*11*	*10*	*2*	*12*	*22*	*10*	*10*
	l.min.	1,27	1,11	1,00	1,14	1,13	1,13	1,21
	l.moy.	**1,34**	**1,21**	**1,07**	**1,24**	**1,25**	**1,25**	**1,29**
	l.max.	1,45	1,38	1,14	1,32	1,40	1,42	1,39
	D.S.		0,0932			0,581	0,0663	0,0624
	variance		0,0086			0,0034	0,0044	0,0039

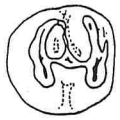
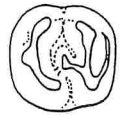
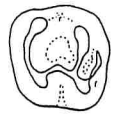
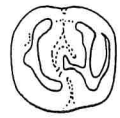
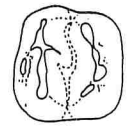
Tableau 46.— Mensurations des molaires supérieures de diverses populations d'*Adelomyarion vireti* (mesures de Coderet d'après Hugueney, 1969; de La Milloque d'après Brunet, 1979; mesures de Dieupentale d'après Baudelot et Olivier, 1978) et d'*Adelomyarion alberti* (dimensions d'après Daams, 1989).

	Espèces	*A.alberti*	*A. vireti*					
	Gisements	Sayaton 6	La Milloque	Dieupentale	Venelles inf	Venelles sup.	Coderet C1	Coderet C3
M_1	N	*21*	*34*	*8*	*7*	*26*	*18*	*35*
	L.min.	1,55	1,29	1,35	1,49	1,32	1,37	1,38
	L.moy.	**1,68**	**1,49**	**1,42**	**1,53**	**1,54**	**1,50**	**1,53**
	L.max	1,83	1,71	1,47	1,58	1,71	1,62	1,73
	D.S		0,1026			0,086	0,0818	0,0768
	variance		0,0105			0,074	0,0067	0,0059
M_2	N	*16*	*38*	*21*	*7*	*30*	*17*	*25*
	L.min.	1,46	1,14	1,22	1,40	1,35	1,36	1,34
	L.moy.	**1,58**	**1,40**	**1,34**	**1,47**	**1,47**	**1,44**	**1,45**
	L.max	1,67	1,71	1,45	1,59	1,59	1,55	1,65
	D.S.		0,1057			0,0608	0,0538	0,0734
	variance		0,0111			0,0037	0,0029	0,0054
M_3	N	*8*	*22*	*3*	*10*	*15*	*21*	*13*
	L.min.	1,34	1,11	1,12	1,15	1,17	1,17	1,18
	L.moy.	**1,40**	**1,32**	**1,22**	**1,30**	**1,32**	**1,29**	**1,30**
	L.max.	1,47	1,56	1,32	1,41	1,49	1,46	1,42
	D.S.		0,1029			0,0921	0,0721	0,0700
	variance.		0,0105			0,0085	0,0052	0,0049

	Espèces	*A. alberti*	*A.vireti*					
	Gisements	Sayaton 6	La Milloque	Dieupentale	Venelles inf.	Venelles sup.	Coderet C1	Coderet C3
M_1	N	*26*	*34*	*8*	*8*	*29*	*18*	*35*
	l.min.	1,01	0,81	0,83	0,98	0,94	0,83	0,88
	l.moy.	**1,11**	**0,97**	**0,92**	**1,02**	**1,03**	**0,96**	**1,01**
	l.max.	1,27	1,14	1,01	1,06	1,18	1,07	1,12
	D.S.		0,0757			0,0582	0,0624	0,0574
	variance		0,0057			0,0034	0,0039	0,0033
M_2	N	*21*	*38*	*21*	*7*	*25*	*17*	*25*
	l.min.	1,20	0,99	1,02	1,17	1,09	1,06	1,01
	l.moy.	**1,30**	**1,16**	**1,12**	**1,21**	**1,19**	**1,17**	**1,18**
	l.max.	1,39	1,32	1,22	1,31	1,26	1,26	1,42
	D.S.		0,0993			0,0417	0,0600	0,0921
	variance		0,0098			0,0017	0,0036	0,0085
M_3	N	*9*	*22*	*3*	*10*	*15*	*21*	*13*
	l.min.	1,14	0,96	1,00	0,92	0,99	0,66	0,99
	l.moy.	**1,21**	**1,14**	**1,05**	**1,09**	**1,11**	**1,10**	**1,15**
	l.max.	1,28	1,32	0,10	1,19	1,22	1,26	1,26
	D.S.		0,0840			0,0600	0,0818	0,0793
	variance		0,0070			0,0036	0,0067	0,0063

Tableau 47.— Mensurations des molaires inférieures de diverses populations d'*Adelomyarion vireti* (mesures de Coderet d'après Hugueney, 1969; de La Milloque d'après Brunet, 1979; mesures de Dieupentale d'après Baudelot et Olivier, 1978) et d'*Adelomyarion alberti* (dimensions d'après Daams, 1989).

ANNEXE 3
RHODANOMYS

Morphotypes P^4	Mésolophe				Endolophe	
						
	long	mi-long	court	absent	incisé	interrompu
CODERET	3/24 **12** *0,03-0,32*	2/24 **8** *0,01-0,27*	9/24 **38** *0,19-0,59*	10/24 **42** *0,22-0,63*	1/24 **4** *0,00-0,21*	1/24 **4** *0,00-0,21*
THEZELS	7/32 **22** *0,09-0,39*	4/32 **13** *0,04-0,29*	11/32 **34** *0,19-0,53*	10/32 **31** *0,16-0,50*	6/32 **19** *0,07-0,36*	3/32 **9** *0,02-0,25*
VENELLES	32/57 **56** *0,42-0,69*	9/57 **16** *0,07-0,28*	7/57 **12** *0,05-0,24*	9/57 **16** *0,07-0,28*	12/51 **24** *0,13-0,38*	6/51 **12** *0,04-0,21*
LA MILLOQUE	8/17 **47** *0,24-0,70*	7/17 **41** *0,19-0,65*	1/17 **6** *0,00-0,30*	1/17 **6** *0,00-0,30*	6/17 **35** *0,14-0,60*	1/17 **6** *0,00-0,30*

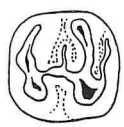
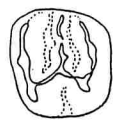
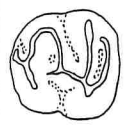
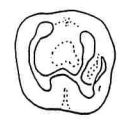
morphotypes P^4	Quatrième synclinal externe			Antérolophe		
						
	ouvert	fermé	absent	présent	vestigial	absent
CODERET	8/19 **42** *0,20-0,66*	10/19 **53** *0,29-0,74*	1/19 **5** *0,00-0,26*	0/23 **0** *0,00-0,15*	3/23 **13**	20/23 **87** *0,67-0,97*
THEZELS	22/28 **79** *0,59-0,92*	6/28 **22** *0,08-0,41*	0/28 **0** *0,00-0,12*	6/32 **19** *0,07-0,36*	10/32 **31** *0,16-0,50*	16/32 **50** *0,32-0,68*
VENELLES	30/46 **65** *0,21-0,50*	14/46 **30** *0,18-0,46*	2/46 **4** *0,00-0,15*	7/49 **14** *0,06-0,29*	15/49 **31** *0,18-0,45*	27/49 **55** *0,31-0,60*
LA MILLOQUE	13/16 **81** *0,55-0,96*	3/16 **19** *0,04-0,45*	0/16 **0** *0,00-0,18*	1/17 **6** *0,00-0,30*	1/17 **6** *0,00-0,30*	15/17 **88** *0,64-0,99*

Tableau 48.— Variation de la fréquence de différents caractères des prémolaires supérieures chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque, *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles et Thézels et *Rhodanomys transiens* de Coderet couche 3. Pour Venelles, les données des deux niveaux, inférieur et supérieur, ont été réunies. Le chiffre en haut et à droite des cases est la fréquence des observations. Leur pourcentage figure en caractères gras et surmonte les limites de son intervalle de confiance (en italiques).

Morphotypes P_4	Antérolophide			Crête post-métaconide		Postérolophide
	 développé	 réduit	 absent	 renflement	 crête	 absent
THEZELS	12/33 **36** ***0,20-0,55***	13/33 **39** ***0,23-0,58***	8/33 **24** ***0,11-0,41***	5/34 **15** ***0,05-0,31***	19/34 **56** ***0,38-0,78***	22/34 **65** ***0,47-0,80***
VENELLES SUP.	4/24 **17** ***0,05-0,37***	5/24 **21** ***0,07-0,42***	15/24 **63** ***0,41-0,81***	2/26 **8** ***0,01-0,25***	9/26 **35** ***0,09-0,43***	16/25 **64** ***0,55-0,91***
VENELLES INF.	3/23 **13** ***0,03-0,33***	11/23 **48** ***0,27-0,69***	9/23 **39** ***0,20-0,61***	2/24 **8** ***0,01-0,27***	12/24 **50** ***0,29-0,70***	13/20 **65** ***0,41-0,85***
LA MILLOQUE	7/16 **44** ***0,20-0,68***	7/16 **44** ***0,20-0,68***	2/16 **13** ***0,02-0,38***	0/16 **0** ***0,00-0,18***	1/16 **6** ***0,00-0,30***	14/18 **78** ***0,53-0,94***

Morphotypes P_4	Mésolophide libre				Lié à l'hypolophide	
	 absent	 court	 mi-long	 long	 par une crête	 directement
THEZELS	1/35 **3** ***0,00-0,15***	11/35 **31** ***0,17-0,49***	6/35 **17** ***0,06-0,34***	0/35 **0** ***0,00-0,10***	3/35 **9** ***0,02-0,23***	14/35 **40** ***0,24-0,58***
VENELLES SUP.	5/33 **15** ***0,05-0,31***	8/33 **24** ***0,11-0,41***	11/33 **33** ***0,18-0,52***	4/33 **12** ***0,03-0,28***	4/33 **12** ***0,03-0,28***	1/33 **3** ***0,00-0,16***
VENELLES INF.	3/22 **14** ***0,03-0,35***	2/22 **9** ***0,01-0,29***	9/22 **41** ***0,21-0,63***	2/22 **9** ***0,01-0,29***	4/22 **18** ***0,05-0,40***	2/22 **9** ***0,21-0,63***
LA MILLOQUE	1/20 **5** ***0,00-0,17***	1/20 **5** ***0,00-0,17***	15/20 **75** ***0,51-0,91***	1/20 **5** ***0,00-0,17***	1/20 **5** ***0,00-0,17***	1/20 **5** ***0,00-0,17***

Tableau 49.— Variation de la fréquence de différents caractères des prémolaires inférieures chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque et *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles et Thézels. Le chiffre en haut et à droite des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant figure en caractères gras et surmonte les limites de son intervalle de confiance (en italiques).

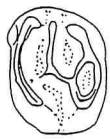
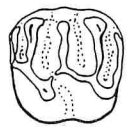
Molaires supérieures Morphotypes		Longueur du mésolophe			Endolophe	
						
		absent	1/2 à 3/4 long	long	incisé	interrompu
M^1	CODERET	0/20 **0** *0,00-0,17*	0/20 **0** *0,00-0,17*	20/20 **100** *0,83-1,00*	4/20 **20** *0,06-0,44*	1/20 **5** *0,00-0,25*
	THEZELS	0/37 **0** *0,00-0,09*	0/37 **0** *0,00-0,09*	37/37 **100** *0,91-1,00*	13/35 **37** *0,22-0,55*	5/35 **14** *0,05-0,30*
	VENELLES	0/69 **0** *0,00-0,05*	0/69 **0** *0,00-0,05*	69/69 **100** *0,95-1,00*	28/71 **39** *0,28-0,52*	7/71 **10** *0,04-0,19*
	LA MILLOQUE	1/18 **5** *0,00-0,34*	0/18 **0** *0,00-0,18*	17/18 **95** *0,66-1,00*	6/18 **33** *0,14-0,58*	4/18 **22** *0,06-0,47*
M^2	CODERET	0/19 **0** *0,00-0,18*	0/19 **0** *0,00-0,18*	19/19 **100** *0,83-1,00*	7/17 **41** *0,19-0,65*	4/17 **24** *0,07-0,49*
	THEZELS	0/34 **0** *0,00-0,10*	4/34 **12** *0,03-0,27*	30/34 **88** *0,73-0,97*	9/35 **26** *0,13-0,43*	7/35 **20** *0,09-0,37*
	VENELLES	0/64 **0** *0,00-0,06*	1/64 **2** *0,00-0,08*	63/64 **98** *0,92-1,00*	24/65 **37** *0,25-0,50*	16/65 **25** *0,15-0,37*
	LA MILLOQUE	0/22 **0** *0,00-0,15*	1/22 **5** *0,00-0,23*	21/22 **95** *0,77-1,00*	7/20 **35** *0,15-0,59*	9/20 **45** *0,23-0,69*
M^{1-2}	CODERET	0/39 **0** *0,00-0,09*	0/39 **0** *0,00-0,09*	39/39 **100** *0,91-1,00*	11/37 **30** *0,16-0,47*	5/37 **14** *0,05-0,29*
	THEZELS	0/71 **0** *0,00-0,05*	4/71 **6** *0,03-0,17*	67/71 **94** *0,86-0,96*	22/70 **33** *0,21-0,44*	12/70 **17** *0,09-0,28*
	VENELLES	0/133 **0** *0,00-0,02*	1/133 **1** *0,00-0,03*	132/133 **99** *0,97-1,00*	52/136 **38** *0,27-0,49*	23/136 **17** *0,09-0,25*
	LA MILLOQUE	absent:1/45 **2** *0,00-0,12*	2/45 **4** *0,01-0,15*	42/45 **93** *0,82-0,99*	14/41 **34** *0,20-0,50*	13/41 **32** *0,18-0,48*

Tableau 50.— Variation de la longueur du mésolophe et de la structure de l'endolophe des M1-2/ supérieures chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque, *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles et Thézels et *Rhodanomys transiens* de Coderet couche 3. Pour Venelles les données des deux niveaux, inférieur et supérieur, ont été regroupées.

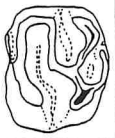
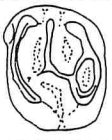
Molaires supérieures morphotypes		Premier synclinal externe				Quatrième synclinal externe		
								
		Long	Court	Vestigial	Absent	Ouvert	Fermé	Absent
M^1	CODERET	10/16 **63** *0,37-0,85*	6/16 **37** *0,15-0,63*	0/16 **0** *0,00-0,18*	0/16 **0** *0,00-0,18*	3/15 **20** *0,04-0,47*	12/15 **80** *0,53-0,96*	0/15 **0** *0,00-0,21*
	THEZELS	26/35 **74** *0,57-0,88*	7/35 **20** *0,09-0,37*	2/35 **6** *0,01-0,19*	0/35 **0** *0,00-0,10*	29/37 **78** *0,65-0,92*	7/37 **19** *0,08-0,35*	1/37 **3** *0,00-0,14*
	VENELLES	44/70 **63** *0,51-0,74*	15/70 **21** *0,13-0,33*	10/70 **14** *0,07-0,25*	1/70 **1** *0,00-0,08*	29/70 **41** *0,30-0,54*	41/70 **59** *0,46-0,70*	0/70 **0** *0,00-0,05*
	LA MILLOQUE	15/16 **94** *0,70-1,00*	0/16 **0** *0,00-0,20*	1/16 **6** *0,00-0,30*	0/16 **0** *0,00-0,20*	13/16 **81** *0,55-0,96*	3/16 **19** *0,04-0,45*	0/16 **0** *0,00-0,20*
M^2	CODERET	0/14 **0** *0,00-0,23*	2/14 **14** *0,18-0,42*	5/14 **36** *0,13-0,63*	7/14 **50** *0,24-0,74*	1/13 **8** *0,00-0,35*	11/13 **85** *0,56-0,98*	1/13 **8** *0,00-0,35*
	THEZELS	5/35 **14** *0,05-0,30*	13/35 **37** *0,22-0,55*	7/35 **20** *0,09-0,37*	10/35 **29** *0,15-0,46*	14/32 **44** *0,26-0,53*	17/32 **53** *0,35-0,71*	1/32 **3** *0,00-0,16*
	VENELLES	12/61 **20** *0,11-0,32*	17/61 **28** *0,17-0,41*	18/61 **30** *0,19-0,43*	14/61 **23** *0,13-0,35*	13/63 **21** *0,12-0,33*	48/63 **76** *0,64-0,86*	2/63 **3** *0,00-0,11*
	LA MILLOQUE	6/20 **30** *0,01-0,54*	2/20 **10** *0,01-0,32*	8/20 **40** *0,19-0,64*	4/20 **20** *0,06-0,44*	8/19 **42** *0,20-0,66*	11/19 **58** *0,34-0,80*	0/19 **0** *0,00-0,18*
M^{1-2}	CODERET	10/30 **33** *0,17-0,53*	8/30 **27** *0,12-0,46*	5/30 **17** *0,06-0,35*	7/30 **23** *0,10-0,42*	4/28 **14** *0,04-0,33*	23/28 **82** *0,63-0,94*	1/28 **4** *0,00-0,18*
	THEZELS	31/70 **44** *0,32-0,57*	20/70 **29** *0,18-0,41*	9/70 **13** *0,06-0,23*	10/70 **14** *0,07-0,25*	43/69 **62** *0,50-0,74*	24/69 **35** *0,24-0,47*	2/69 **3** *0,00-0,10*
	VENELLES	56/131 **43** *0,32-0,54*	32/131 **24** *0,15-0,34*	28/131 **21** *0,12-0,31*	15/131 **11** *0,04-0,19*	42/133 **32** *0,21-0,42*	84/133 **63** *0,56-0,78*	2/133 **2** *0,00-0,04*
	LA MILLOQUE	13/38 **34** *0,40-0,75*	2/38 **5** *0,01-0,18*	9/38 **24** *0,11-0,40*	4/38 **11** *0,03-0,25*	23/37 **62** *0,45-0,78*	14/37 **38** *0,22-0,55*	0/37 **0** *0,00-0,09*

Tableau 51.— Variation de la longueur des premier et quatrième synclinaux externes des M1-2/ supérieures chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque, *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles et Thézels et *Rhodanomys transiens* de Coderet couche 3. Pour Venelles les données des deux niveaux, inférieur et supérieur, ont été regroupées. Le chiffre en haut des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage corerspondant figure en caractère gras et surmonte les limites de son intervalle de confiance (italiques)

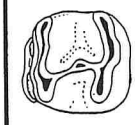
Molaires inférieures morphotypes		Quatrième synclinide		Longueur du mésolophide			
							
		Présent	Absent	Long	1/2 à 3/4 long	Court	Absent
M_1	CODERET	26/50 **52** *0,36-0,66*	24/50 **48** *0,34-0,63*	0/19 **0** *0,00-0,18*	19/19 **100** *0,83-1,00*	0/19 **0** *0,00-0,18*	0/19 **0** *0,00-0,18*
	THEZELS	15/30 **50** *0,27-0,50*	15/30 **50** *0,50-0,73*	5/33 **15** *0,02-0,24*	25/33 **82** *0,73-0,97*	1/33 **3** *0,00-0,15*	0/33 **0** *0,00-0,10*
	VENELLES	34/72 **47** *0,35-0,60*	38/72 **53** *0,40-0,65*	10/79 **13** *0,06-0,22*	63/79 **80** *0,69-0,88*	4/79 **5** *0,02-0,12*	2/79 **2** *0,00-0,09*
	LA MILLOQUE	11/16 **69** *0,43-0,89*	5/16 **31** *0,11-0,57*	1/19 **5** *0,00-0,26*	18/19 **95** *0,74-1,00*	0/19 **0** *0,00-0,19*	0/19 **0** *0,00-0,19*
M_2	CODERET	0/41 **0** *0,00-0,09*	41/41 **100** *0,91-1,00*	0/20 **0** *0,00-0,17*	17/20 **85** *0,62-0,97*	3/20 **15** *0,03-0,38*	0/20 **0** *0,00-0,17*
	THEZELS	2/31 **6** *0,01-0,22*	29/31 **94** *0,78-0,99*	0/32 **0** *0,00-0,11*	29/32 **91** *0,75-0,98*	3/32 **9** *0,02-0,25*	0/32 **0** *0,00-0,11*
	VENELLES	6/82 **7** *0,03-0,15*	76/82 **93** *0,85-0,97*	0/83 **0** *0,00-0,04*	73/83 **88** *0,79-0,94*	10/83 **12** *0,06-0,21*	0/83 **0** *0,00-0,04*
	LA MILLOQUE	1/23 **4** *0,00-0,22*	22/23 **96** *0,78-1,00*	1/27 **4** *0,00-0,19*	24/27 **89** *0,71-0,98*	2/27 **7** *0,01-0,24*	0/27 **0** *0,00-0,13*
M_{1-2}	CODERET	26/91 **29** *0,20-0,39*	65/91 **71** *0,61-0,80*	0/39 **0** *0,00-0,08*	36/39 **92** *0,83-0,99*	3/39 **8** *0,01-0,17*	0/39 **0** *0,00-0,08*
	THEZELS	17/61 **28** *0,16-0,39*	44/61 **72** *0,61-0,84*	5/65 **8** *0,01-0,13*	56/65 **86** *0,56-0,79*	4/65 **6** *0,04-0,15*	0/65 **0** *0,00-0,05*
	VENELLES	40/154 **26** *0,17-0,35*	114/154 **74** *0,65-0,83*	10/162 **6** *0,01-0,11*	136/162 **84** *0,76-0,91*	14/162 **9** *0,03-0,14*	2/162 **1** *0,00-0,03*
	LA MILLOQUE	16/47 **34** *0,21-0,49*	31/47 **66** *0,51-0,79*	3/54 **6** *0,01-0,15*	49/54 **91** *0,80-0,97*	2/54 **4** *0,01-0,12*	0/54 **0** *0,00-0,06*

Tableau 52.— Variation de la longueur du mésolophide et de la présence du quatrième synclinide des M/1-2 chez divers *Rhodanomys*. Pour le gisement de Venelles, les données des deux niveaux ont été réunies. Les données de Coderet couche 3 sont tirées de B. Engesser (1987) et J. Werner (1994). Le chiffre en haut et à droite des cases est la fréquence des observations. Le chiffre en caractères gras est le pourcentage correspondant. Il surmonte les limites de son intervalle de confiance.

Morphotypes	Mésolophe			Endolophe		
M^3						
	absent	long	court-1/2 long	complet	incisé	interrompu
THEZELS	7/32 **22** *0,09-0,39*	21/32 **65** *0,47-0,81*	4/32 **13** *0,04-0,29*	4/32 **13** *0,04-0,29*	4/32 **13** *0,04-0,29*	24/32 **74** *0,57-0,89*
VENELLES	1/65 **2** *0,00-0,08*	59/65 **91** *0,81-0,97*	5/65 **8** *0,03-0,25*	28/61 **46** *0,33-0,59*	12/61 **20** *0,11-0,32*	21/61 **34** *0,23-0,48*
LA MILLOQUE	0/11 **0** *0,00-0,28*	10/11 **91** *0,59-1,00*	1/11 **9** *0,00-0,41*	2/11 **18** *0,25-0,51*	4/11 **36** *0,11-0,68*	5/11 **45** *0,17-0,75*

Morphotypes	Antérolophe		Postérolophe	Protocône-hypocône		
M^3						
	présent	absent	absent	séparés	fusion incomplète	fusion complète
THEZELS	14/27 **52** *0,33-0,71*	13/27 **48** *0,29-0,67*	24/31 **77** *0,59-0,90*	2/32 **6** *0,01-0,20*	4/32 **13** *0,04-0,29*	26/32 **81** *0,64-0,93*
VENELLES	25/54 **46** *0,33-0,60*	29/54 **54** *0,40-0,67*	23/54 **43** *0,29-0,57*	15/62 **24** *0,14-0,43*	9/62 **15** *0,07-0,26*	38/62 **61** *0,48-0,73*
LA MILLOQUE	7/10 **70** *0,35-0,93*	3/10 **30** *0,07-0,65*	7/10 **70** *0,35-0,93*	0/11 **0** *0,00-0,28*	1/11 **9** *0,00-0,41*	10/11 **91** *0,59-1,00*

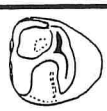
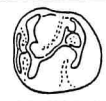
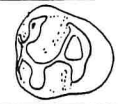
Morphotypes	Antérolophide		Mésolophide libre		Mésol. lié à l'hypolophide	
M_3						
	absent	vestigial	absent	court à 1/2 long	par une crête	directement
CODERET	0/9 **0** *0,00-0,34*	1/9 **11** *0,00-0,48*	0/10 **0** *0,00-0,31*	1/10 **10** *0,00-0,45*	1/10 **10** *0,00-0,45*	8/10 **80** *0,44-0,98*
THEZELS	0/24 **0** *0,00-0,15*	1/24 **4** *0,00-0,21*	2/26 **8** *0,01-0,25*	3/26 **12** *0,02-0,30*	1/26 **4** *0,00-0,20*	20/26 **77** *0,57-0,91*
VENELLES	1/42 **2** *0,00-0,14*	2/40 **5** *0,01-0,17*	4/40 **10** *0,03-0,24*	1/40 **3** *0,00-0,13*	4/40 **10** *0,03-0,24*	31/40 **78** *0,62-0,89*
LA MILLOQUE	1/16 **6** *0,00-0,30*	3/16 **19** *0,04-0,45*	2/16 **13** *0,02-0,38*	7/16 **44** *0,20-0,68*	0/16 **0** *0,00-0,18*	7/16 **44** *0,20-0,68*

Tableau 53.— Fréquence de divers caractères des M3/ et M/3 chez *Rhodanomys* aff. *hugueneyae* de La Milloque, *Rhodanomys* aff. *transiens* de Venelles et *Rhodanomys transiens* de Coderet couche 3. Le chiffre en haut et à droite des cases est la fréquence des observations. Le pourcentage correspondant est figuré en caractères gras. Il surmonte les limites de son intervalle de confiance.

M 1-2/				Longueur du mésolophe				Antérolophe	Endolophe
MP / MN	gisements	espèces	n	long	mi-long à trois quarts long	court	absent	absent	interrompu
MN 0	Thézels	*Rh. aff. transiens*	*70-71*	86-**94**-96	3 -**6**- 17	0 -**0**- 9	0 -**0**- 9	7 -**14**-25	9 -**17**-28
	Venelles.	*Rh. aff. transiens*	*133-136*	97-**99**-100	0 -**1**- 3	0 -**0**- 2	0 -**0**- 2	4 -**11**-19	9 -**17**-25
MP 29	La Milloque	*Rh. aff. hugueneyae*	*38-45*	82-**94**-99	0 -**4**-15	0 -**0**- 8	0 -**2**-12	3 -**11**-25	18-**32**-48
	La Milloque	*E. milloquensis* n. sp.	*25*	55-**64**-91	15-**32**-53	0 -**0**-13	0 -**4**-20	0 -**0**-14	3 -**13**-31
MP 28	Portal	*E. quercyi*	*40*	64-**80**-91	9 -**20**-36	0 -**0**- 9	0 -**0**- 9	0 -**0**- 9	4 -**5**-27
	Pech du Fraysse	*E. quercyi*	*74*	47-**60**-71	24-**35**-47	3 -**5**-13	0 -**0**- 5	0 -**0**- 5	0 -**3**- 9
	Portal	*E. zitteli*	*32*	41-**60**-76	21-**37**-56	0 -**3**-16	0 -**0**-11	0 -**0**-11	0 -**0**-11
	Pech du Fraysse	*E. zitteli*	*100*	50-**60**-80	28-**37**-47	0 -**3**- 9	0 -**0**- 3	0 -**0**- 3	2 -**6**-13
	Pech du Fraysse	*E. gigas*	*15*	2 -**13**-40	60-**87**-98	0 -**0**-21	0 -**0**-21	0 -**0**-21	0 -**0**-21
	Pech Desse	*E. major*	*162*	52-**56**-60	29-**33**-36	1 -**2**- 3	0 -**0**- 2	0 -**0**- 2	0 -**0**- 2

M/1-2				Longueur du mésolophide				Quatrième	synclinide
MP / MN	gisements	espèces	n	long	mi long à trois quarts long	court	absent	absent	présent
MN 0	Thézels	*Rh. aff. transiens*	*66*	1 -**5**- 13	56-**89**-99	4 -**6**-15	0 -**0**- 5	65-**74**-84	16-**26**-39
	Venelles	*Rh. aff. transiens*	*162*	1 -**6**- 11	76-**84**-91	3 -**9**-14	0 -**1**- 3	65-**74**-83	17-**26**-35
MP 29	La Milloque	*Rh. aff. hugueneyae*	*54*	1 -**6**-15	80-**91**-97	1 -**4**-12	0 -**0**- 6	51-**66**-79	21-**34**-49
	La Milloque	*E. milloquensis* n. sp.	*30*	1 -**7**-17	47-**67**-83	6 -**17**-35	2 -**10**-27	1 -**7**-17	83-**93**-99
MP 28	Portal	*E. quercyi*	*22*	0 -**0**-15	65-**87**-97	3 -**14**-35	0 -**0**-15	0 -**5**-23	77-**95**-100
	Pech du Fraysse	*E. quercyi*	*97*	0 -**1**- 6	35-**45**-56	43-**54**-64	0 -**0**- 4	6 -**11**-19	81-**89**-94
	Portal	*E. zitteli*	*23*	5 -**17**-39	61-**83**-95	0 -**0**-15	0 -**0**-15	0 -**0**-15	85-**100**-100
	Pech du Fraysse	*E. zitteli*	*91*	8 -**14**-23	74-**84**-91	3 -**2**- 8	0 -**0**- 4	0 -**0**- 4	96-**100**-100
	Pech du Fraysse	*E. gigas*	*50*	0 -**2**-11	89-**98**-100	0 -**0**- 7	0 -**0**- 7	0 -**0**- 7	93-**100**-100
	Pech Desse	*E. major*	*240*	0 -**1**- 1	97-**98**-99	0 -**1**- 1	0 -**0**- 1	0 -**1**- 1	98-**99**-100

Tableau 54.— Comparaison de la fréquence de quelques caractères des M1-2/ et M/1-2 observés chez les *Eomys* (E) des gisements de Pech Desse, Pech du Frayse et Portal (MP 28) (d'après Comte et Vianey-Liaud, 1989) avec celle observée chez les Eomyidae (*Rh.* = *Rhodanomys*) des niveaux postérieurs de La Milloque (MP 29), Venelles et Thézels (MN 0). Les fréquences sont exprimées par le pourcentage correspondant (caractères gras) qui surmonte les limites de son intervalle de confiance (petits chiffres). Les cases encadrées correspondent à la lignée présumée *quercyi* - *milloquensis* nov. sp.

dents et caractères étudiés.			Absence du postérolophide.			Absence de l'antérolophe			Absence du postérolophe	
			P_4	M_{1-2}	M_3	P^4	M^{1-2}	M^3	P^4	M^3
MP/MN	gisements	espèces								
MN0	Bergasa	*Rh. transiens*	52/71 61-**73**-83	180/224 78-**80**-83	215/224 95-**96**-97	52/63 71-**83**-91	8/162 3 -**5**- 7	88/100 80-**88**-94	10/49 10-**20**-34	100/100 96-**100**-100
	Thézels	*Rh.* aff. *transiens*	22/34 47-**65**-80	45/61 61-**74**-84	26/26 77-**100**-100	16/32 32-**50**-68	10/70 7 -**14**-25	13/27 29-**48**-67	0/28 0 -**0**-12	24/31 59-**77**-90
	Venelles	*Rh.* aff. *transiens*	29/45 49-**64**-79	120/162 71-**74**-79	40/40 92-**100**-100	27/49 31-**55**-60	15/131 4 -**11**-19	29/54 40-**54**-67	2/46 0 -**4**-15	23/54 29-**43**-57
MP29	La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae*	14/18 53-**78**-94	35/52 53-**67**-80	16/17 70-**94**-100	15/17 64-**88**-99	4/38 3 -**11**-25	3/10 7 -**30**-65	0/16 0 -**0**-18	7/10 35-**70**-93
	La Milloque	*E. milloquensis* n.sp.	4/12 10-**33**-64	4/32 4 -**13**-29	–	5/9 14-**56**-79	0/24 0 -**0**-14	3/10 7 -**30**-65	0/9 0 -**0**-34	4/10 12-**40**-74
MP28	Portal	*E. quercyi + zitteli*	0/29 0 -**0**-12	1/45 0 -**2**-12	17/18 63-**94**-100	15/23 43-**65**-84	0/72 0 -**0**- 5	0/16 0 -**0**-18	0/24 0 -**0**-14	1/16 0 -**6**-30
	Pech du Fraysse	*E. quercyi*	0/47 0 -**0**- 8	0/97 0 -**11**- 4	29/35 66-**83**-93	13/28 28-**46**-66	0/74 0 -**0**- 5	1/19 0 -**5**-26	0/28 0 -**0**-12	0/19 0 -**0**-16
	Pech du Fraysse	*E. zitteli*	0/60 0 -**0**- 6	0/23 0 -**0**-15	35/35 86-**100**-100	26/34 59-**76**-89	0/100 0 -**0**- 4	0/24 0 -**0**-14	0/34 0 -**0**-10	0/24 0 -**0**-14
	Pech Desse	*E. zitteli*	0/44 0 -**0**- 8	0/91 0 -**0**- 4	18/20 68-**90**-99	25/32 60-**78**-72	0/79 0 -**0**- 5	0/9 0 -**(0)**- 34	0/32 0 -**0**-11	0/9 0 -**0**-34
	Pech du Fraysse	*E. gigas*	0/16 0 -**0**-18	0/50 0 -**0**- 7	14/17 57-**82**-96	1/6 0-**(17)**-64	0/15 0 -**0**-21	0/9 0 -**(0)**- 34	0/6 0 -**(0)**- 46	0/9 0 -**0**-34
	Pech Desse	*E. major*	0/102 0 -**0**- 3	0/240 0 -**0**- 1	61/62 91-**98**-100	55/73 64-**76**-85	0/162 0 -**0**- 2	0/35 0 -**(0)**-10	0/73 0 -**0**- 5	0/35 0 -**0**-10

Tableau 55.— Comparaison de la fréquence des postérolophes (ides) et de l'antérolophe chez les prémolaires et les molaires supérieures et inférieures de divers *Eomys* (E) présents dans différents gisements du niveau MP 28 de l'Oligocène supérieur, avec celle des mêmes caractères mesurée chez les Eomyidae (*Rh.* = *Rhodanomys*) des niveaux postérieures de La Milloque (MP 29), Venelles, Thézels et Bergasa (MN 0). Les fréquences des caractères sont exprimées par leur pourcentage (caractères gras), encadré par les limites de son intervalle de confiance (petits chiffres). Les cases encadrées correspondent aux populations de la lignée présumée *E. quercyi* - *E. milloquensis* nov. sp. Les données de Bergasa sont issues de Alvarez-Sierra (1987).

	Hs				Hi				Hs/Hi				CHY = H + I / 0,5 L				H/L			
	min - max	**moy**	σ	V	min - max	**moy**	σ	V	min - max	**moy**	σ	V	min - max	**moy**	σ	V	min - max	**moy**	σ	V
Eomys antiquus Montalban M1-2/ : N = 30	0,11 - 0,28	**0,19**	0,0420	21,8	0,33 - 0,41	**0,37**	0,0285	7,79	0,28 - 0,85	**0,54**	0,1319	24,4	3,19 - 3,97	**3,53**	0,2098	5,9	0,49 -0,75	**0,66**	0,0625	9,52
Eomys zitteli Boujac A M1-2/ : N = 8	0,12 - 0,42	**0,34**	0,0875	26,1	0,28 - 0,55	**0,46**	0,0785	16,9	0,01 - 0,80	**0,61**	0,2751	45,3	3,45 - 4,32	**3,84**	0,3029	7,89	0,55 - 0,91	**0,76**	0,1228	16,2
Eomys aff.major Boujac A M1-2/ : N = 22	0,00 - 0,51	**0,31**	0,1221	39,4	0,39 - 0,65	**0,52**	0,0738	14,2	0,00 - 0,97	**0,6**	0,2337	39	3,22 - 3,94	**3,63**	0,1931	5,32	0,44 - 0,89	**0,70**	0,1180	16,9
Eomys zitteli Pech Desse M1-2/ : N = 91	0,05 - 0,55	**0,33**	0,1102	33,5	0,34 -0,58	**0,48**	0,0618	13	0,12 - 1,43	**0,70**	0,2471	35,4	2,90 - 4,88	**3,88**	0,2902	7,5	0,45 - 1,25	**0,79**	0,1332	16,8
Eomys major Pech Desse																				
M1/ : N = 76	0,21 - 0,72	**0,52**	0,1083	20,9	0,40 - 0,61	**0,52**	0,0508	9,7	0,37 - 1,48	**1,00**	0,2389	23,9	3,33 - 4,23	**3,78**	0,1811	4,79	0,46 - 0,91	**0,75**	0,0884	11,7
M2/ : N = 101	0,14 - 0,68	**0,46**	0,1014	22,2	0,37 - 0,60	**0,49**	0,0559	11,4	0,32 - 1,92	**0,97**	0,2769	28,6	3,26 - 4,44	**3,93**	0,219	5,57	0,34 - 0,94	0,73	0,1344	18,4
M1-2/ : N =177	0,14 - 0,72	**0,48**	0,1086	22,5	0,37 - 0,61	**0,5**	0,0566	11,3	0,32 - 1,92	**0,98**	0,2617	26,6	3,26 - 4,44	**3,87**	0,2166	5,6	0,34 - 0,94	**0,74**	0,1175	15,9
Eomys zitteli Pech du Fraysse M1-2/ : N = 105	0,00 - 0,60	**0,37**	0,1083	29,5	0,32 - 0,63	**0,44**	0,0562	12,7	0,00 - 1,47	**0,84**	0,2727	32,4	3,26 - 4,30	**3,84**	0,2155	5,62	0,52 - 0,97	**0,78**	0,0964	12,3
Eomys quercyi Pech du Fraysse M1-2/ : N = 69	0,13 - 0,63	**0,40**	0,1087	27,4	0,40 - 0,66	**0,55**	0,0633	11,4	0,24 - 1,38	**0,73**	0,2436	33,4	3,38 - 4,31	**3,84**	0,2243	5,8	0,50 - 0,92	**0,78**	0,0884	11,3
Eomys gigas Pech du Fraysse M1-2/ : N = 15	0,12 - 0,75	**0,56**	0,1570	28,2	0,43 - 0,69	**0,54**	0,0741	13,7	0,23 - 1,42	**1,03**	0,2824	27,4	3,23 - 4,31	**3,82**	0,2599	6,8	0,48 - 0,90	**0,78**	0,1219	15,6
Eomys zitteli Portal M1-2/ : N = 31	0,16 - 0,52	**0,36**	0,086	24,1	0,28 - 0,62	**0,471**	0,0616	13,1	0,32 - 1,43	**0,78**	0,2517	32,2	3,19 - 4,28	**3,81**	0,2268	6,05	0,52 - 0,91	**0,77**	0,0822	10,7
Eomys quercyi Portal M1-2/ : N = 33	0,06 - 0,47	**0,33**	0,0860	26,5	0,32 - 0,74	**0,54**	0,0971	18,0	0,09 - 1,34	**0,64**	0,2527	39,5	3,04 - 4,36	**3,74**	0,3362	8,99	0,52 - 0,91	**0,74**	0,0877	11,9
Eomys milloquensis n.s. La Milloque M1-2/ : N = 26	0,17 - 0,54	**0,36**	0,1087	30,2	0,35 - 0,69	**0,52**	0,0756	14,4	0,26 - 1,57	**0,66**	0,2736	41,6	3,55 - 4,34	**3,86**	0,2266	5,9	0,62 - 0,89	**0,73**	0,0736	10,1
Rh. aff. *hugueneyae* La Milloque M1-2/ : N = 48	0,06 - 0,58	**0,24**	0,0947	39,8	0,35 - 0,62	**0,50**	0,0607	12,2	0,13 - 1,17	**0,49**	0,2109	43,4	3,09 - 4,15	**3,60**	0,2400	6,7	0,45 - 0,89	**0,67**	0,0876	13,2

Tableau 56.— Variation des différents paramètres de la hauteur de la couronne des molaires supérieures de divers Eomyidae de la période comprise entre les niveaux repères MP 26 et MP 29 de l'Oligocène supérieur. Hs = hauteur du sinus; Hi = hauteur de la couronne au dessous du sinus; H/L et CHY = coefficients d'hypsodontie.

	Hs				Hi				Hs/Hi				CHY = H + I / 0,5 L				H/L			
	min - max	moy.		V	min - max	moy.		V	min - max	moy.		V	min - max	moy.		V	min - max	moy.		V
Rhodanomys aff.transiens Venelles sup.																				
M1/ : N = 28	0,18 -0,47	0,34	0,06434	19,1	0,44 - 0,64	**0,52**	0,0407	7,87	0,34 - 0,89	**0,66**	0,1351	20,6	3,40 - 4,03	**3,65**	0,1271	3,48	0,60 - 0,86	**0,72**	0,05646	7,84
M2/ : N = 32	0,15 - 0,46	0,30	0,07624	25,4	0,43 - 0,69	**0,55**	0,0612	11,1	0,26 - 1,05	**0,56**	0,1934	34,5	3,50 - 4,29	**3,95**	0,2170	5,49	0,64 - 0,92	**0,78**	0,0692	8,87
M1-2/ : N = 72	0,00 - 0,47	0,29	0,0971	33,5	0,35 - 0,69	**0,53**	0,0641	12,1	0,00 - 1,05	**0,56**	0,2099	37,5	3,06 - 4,29	**3,75**	0,2707	7,22	0,40 - 0,92	**0,73**	0,0982	13,5
Rhodanomys aff. transiens Thézels																				
M1/ : N = 41	0,08 - 0,45	**0,26**	0,0836	32,5	0,44 - 0,65	**0,56**	0,0534	9,5	0,12 - 0,90	**0,47**	0,167	35,8	3,18 - 4,07	**3,63**	0,1918	5,3	0,51 - 0,85	**0,69**	0,0730	10,6
M2/ : N = 39	0,00 - 0,38	**0,20**	0,092	47,2	0,44 - 0,64	**0,53**	0,0496	9,4	0,00 - 0,73	**0,37**	0,1852	50,6	3,16 - 4,34	**3,81**	0,2845	7,4	0,44 - 0,90	**0,69**	0,1063	15,3
M1-2/ : N = 81	0,00 - 0,45	**0,23**	0,0918	40,4	0,44 - 0,65	**0,54**	0,0557	10,3	0,00 - 0,90	**0,42**	0,1822	43,6	3,16 - 4,34	**3,72**	0,2543	6,8	0,44 - 0,90	**0,69**	0,0906	13,1
Rhodanomys transiens Coderet C2 M1-2/ : N = 19	0,00 - 0,49	0,25	0,1264	50,6	0,35 - 0,62	**0,50**	0,0686	13,7	0,00 - 1,08	**0,50**	0,2743	54,5	3,24 - 4,21	**3,78**	0,2737	7,24	0,42 - 0,98	**0,71**	0,1383	19,5
Rhodanomys transiens Paulhiac M1-2/ : N = 36	0,00 - 0,46	**0,26**	0,1123	43,0	0,37 - 0,61	**0,52**	0,0663	12,9	0,00 - 1,12	**0,52**	0,2505	48,2	2,90 - 4,30	**3,59**	0,2543	7,1	0,46 - 0,87	**0,70**	0,1022	14,5
Rhodanomys transiens Plaissan																				
M2/ : N = 17	0,00 - 0,29	0,18	0,0930	51,6	0,43 - 0,70	**0,56**	0,0763	13,6	0,00 - 0,58	**0,31**	0,1791	57,8	3,32 - 4,41	**3,93**	0,3109	7,91	0,47 - 0,93	**0,75**	0,1321	17,6
M1-2/ : N = 57	0,00 - 0,48	0,24	0,1033	43	0,33 - 0,70	**0,53**	0,0736	13,9	0,00 - 1,41	**0,47**	0,2532	53,8	3,19 - 4,41	**3,62**	0,3218	8,89	0,47 - 0,93	**0,71**	0,1049	14,6
Rhodanomys schlosseri La Paillade M1-2/ : N = 29	0,00 - 0,37	0,20	0,1130	56,5	0,37 - 0,67	**0,50**	0,0843	16,9	0,00 - 1,00	**0,42**	0,2713	64,6	3,29 - 4,37	**3,71**	0,2957	7,98	0,58 - 0,95	**0,72**	0,0960	13,3
Rhodanomys schlosseri Nvelle. Fac. Médecine M1-2/ : N = 24	0,00 - 0,46	0,27	0,1038	38,7	0,31 - 0,54	**0,45**	0,0524	11,7	0,00 - 1,07	**0,61**	0,2433	40,0	3,46 - 4,52	**3,91**	0,2827	7,23	0,52 - 0,97	**0,78**	0,1094	14
Ritteneria molinae Caunelles M1-2/ : N =17	0,00 - 0,30	0,10	0,1023	102,3	0,36 - 0,68	**0,55**	0,0751	13,6	0,00 - 0,82	**0,21**	0,2332	112,7	3,18 - 4,25	**3,86**	0,3085	7,99	0,56 - 0,80	**0,72**	0,0630	8,75

Tableau 57.— Variation des différents paramètres de la hauteur de la couronne des molaires supérieures de divers Eomyidae de la période comprise entre les niveaux repères MP 29 de l'Oligocène supérieur et MN 2a du Miocène inférieur. Hs = hauteur du sinus; Hi = hauteur de la couronne au dessous du sinus; H/L et CHY = coefficients d'hypsodontie.

Espèce/ Gisement	n	Hi moy.	Ecart type	*E. antiquus* Montalban	*E. zitteli* Pech Desse	*E. zitteli* Pech Fraysse	*E. major* Pech Desse	*E. gigas* Pech Fraysse	*E. quercyi* Pech Fraysse	*E. milloquensis* n.s. La Milloque	*Rh.* aff.*hugueneyae* La Milloque	*Rh.* aff. *transiens* Thézels	*Rh.transiens* Paulhiac
Eomys antiquus. **Montalban**	30	**0,37**	0,0420	0	11,0 + (99%)	7,42 + (99%)	14,8 + (99%)	10,8 + (99%)	16,7 + (99%)	12,7 + (99%)	11,2 + (99%)	17,3 + (99%)	11,2 + (99%)
Eomys zitteli **Pech Desse**	91	**0,48**	0,0618		0	4,71 + (99%)	2,58 + (99%)	3,35 + (99%)	7,00 + (99%)	2,34 + (95%)	1,83	6,70 + (99%)	3,12 + (99%)
Eomys zitteli **Pech du Fraysse**	105	**0,44**	0,0562			0	8,65 + (99%)	6,25 + (99%)	4,71 + (99%)	7,78 + (99%)	5,8 + (99%)	12,1 + (99%)	6,48 + (99%)
Eomys major **Pech du Fraysse**	177	**0,50**	0,0566				0	2,55 + (95%)	5,73 + (99%)	1,22	0	5,30 + (99%)	1,69
Eomys gigas **Pech du Fraysse**	15	**0,54**	0,0741					0	0,53	0,80	2,07 + (95%)	0,00	0,93
Eomys quercyi **Pech du Fraysse**	69	**0,55**	0,0633						0	1,88	4,3 + (99%)	1,02	2,24 + (95%)
E. milloquensis n.s. **La Milloque**	26	**0,52**	0,0756							0	1,19	1,18	0
Rh. aff. *hugueneyae* **La Milloque**	48	**0,50**	0,0607								0	3,72 + (99%)	1,42
Rh. aff. *transiens* **Thézels**	81	**0,54**	0,0557									0	1,58
Rh. transiens **Paulhiac**	36	**0,52**	0,0663										0

Tableau 58.— Comparaison des moyennes de Hi (hauteur sous le sinus) chez différents Eomyidae à l'aide du test de Student. Les cases contenant un motif noir signalent une différence non significative entre deux populations.

Espèce / Gisement	n	Hs/Hi moy	Ecart type	*E antiquus* Montalban	*E. zitteli* Pech Desse	*E. zitteli* Pech Fraysse	*E. major* Pech Desse	*E. gigas* Pech Fraysse	*E. quercyi* Pech Fraysse	*E. milloquensis* n.s. La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae* La Milloque	*Rh.* aff. *transiens* Thézels	*Rh .transiens.* Paulhiac
Eomys antiquus. **Montalban**	32	**0,54**	0,1319	0	4,52 + (99%)	8,36 + (99%)	14,2 + (99%)	7,57 + (99%)	5,01 + (99%)	2,04 + (95%)	1,29	3,81 + (99%)	0,41
Eomys zitteli **Pech Desse**	91	**0,70**	0,2471		0	3,77 + (99%)	8,61 + (99%)	4,62 + (99%)	0,77	0,67	5,25 + (99%)	8,52 + (99%)	3,66 + (99%)
Eomys zitteli **Pech du Fraysse**	105	**0,84**	0,2727			0	4,23 + (99%)	2,48 + (95%)	2,78 + (99%)	3,01 + (99%)	8,66 + (99%)	12,56 + (99%)	6,46 + (99%)
Eomys major **Pech du Fraysse**	177	**0,98**	0,2617				0	0,70	7,08 + (99%)	5,60 + (99%)	13,5 + (99%)	19,8 + (99%)	9,97 + (99%)
Eomys gigas **Pech du Fraysse**	15	**1,03**	0,2824					0	4,11 + (99%)	3,97 + (99%)	7,7 + (99%)	11,2 + (99%)	6,17 + (99%)
Eomys quercyi **Pech du Fraysse**	69	**0,73**	0,2436						0	1,14	5,67 + (99%)	8,70 + (99%)	4,12 + (99%)
Eomys milloquensis r **La Milloque**	26	**0,66**	0,2736							0	2,76 + (99%)	4,18 + (99%)	2,06 + (95%)
Rh. aff. *hugueneyae* **La Milloque**	48	**0,49**	0,2109								0	1,91	0,58
Rh. aff. *transiens* **Thézels**	81	**0,42**	0,1822									0	2,16 + (95%)
Rh. transiens **Paulhiac**	36	**0,52**	0,2505										0

Tableau 59.— Comparaison des moyennes du rapport Hs/Hi chez divers Eomyidae à l'aide du test de Student. Les cases contenant un motif grisé clair signalent une différence non significative entre deux populations; celles contenant un motif noir signalent une forte différence entre les populations.

Populations comparées	H/L moy.	d.d.l	t	signification	sécurité	CHY moy	t	signification	sécurité
Montalban.*E. antiquus*	0,66	119	7,6	+	99%	3,53	7,2	+	99%
Pech Desse. *E. zitteli*	0,79					3,88			
Montalban. *E. antiquus*	0,66	205	5,8	+	99%	3,53	8,2	+	99%
Pech Desse. *E. major*	0,74					3,87			
Pech Desse. *E. zitteli*	0,79	266	3,2	+	99%	3,88	0,3	-	
Pech Desse. *E. major*	0,74					3,87			
Pech Desse. *E. major*	0,74	280	0,33	-		3,87	1,1	-	
Pech du Fraysse. *E. zitteli*	0,78					3,84			
Pech du Fraysse. *E. zitteli*	0,78	118	0,27	-		3,84	0,3	-	
Pech du Fraysse. *E. gigas*	0,78					3,82			
Pech du Fraysse. *E. gigas*	0,78	82	0,25	-		3,82	0,3	-	
Pech du Fraysse. *E. quercyi*	0,78					3,84			
Pech du Fraysse. *E. quercyi*	0,78	101	2,26	+	95%	3,84	1,6	-	
Portal. *E. quercyi*	0,74					3,74			
Pech du Fraysse. *E. quercyi*	0,78	114	6,97	+	99%	3,84	0,3	-	
La Milloque.*Rh.* aff. *hugueneyae*	0,67					3,6			
Pech du Fraysse. *E. quercy*i	0,78	93	2,73	+	99%	3,84	0,3	-	
La Milloque. *E. milloquensis* n.s.	0,73					3,86			
La Milloque. *Rh.* aff. *hugueneyae*	0,67	75	0,58	-		3,6	1,4	-	
Montalban. *E. antiquus*	0,66					3,53			
Thézels. *Rh.* aff. *transiens*	0,69	124	1,23	-		3,72	2,7	+	99%
La Milloque. *Rh.* aff. *hugueneyae*	0,67					3,6			
Paulhiac *Rh. transiens*	0,7	115	0,56	-		3,59	2,6	+	99%
Thézels.*Rh.* aff. *transiens*	0,69					3,72			
La Paillade. *Rh. schlosseri*	0,72	62	0,81	-		3,71	1,7	-	
Pauhiac. *Rh. transiens*	0,7					3,59			
Nvell.Fac.Méd. *Rh. schlosseri*	0,78	50	2,09	+	95%	3,91	2,5	+	99%
La Paillade. *Rh. schlosseri*	0,72					3,71			
La Paillade. *Rh. schlosseri*	0,72	58	3,05	+	99%	3,71	2,7	+	99%
Montalban. *E. antiquus*	0,66					3,53			

Tableau 60.— Comparaison des moyennes des taux d'hypsodontie (estimés par H/L et CHY), chez divers Eomyidae, à l'aide du test de Student.

Espèce / Gisement	n	CHY moy.	Ecart type	*E. antiquus* Montalban	*E. zitteli* Pech Desse	*E. zitteli* Pech Fraysse	*E. major* Pech Desse	*E. gigas* Pech Fraysse	*E. quercyi* Pech Fraysse	*E. milloquensis* n.s La Milloque	*Rh.* aff. *hugueneyae* La Milloque	*Rh.* aff. *transiens* Thézels	*Rh.transiens* Paulhiac.
Eomys antiquus. **Montalban**	31	**3,53**	0,2098	0	7,16 + (99%)	8,17 + (99%)	7,09 + (99%)	3,88 0,99	6,61 + (99%)	5,62 + (99%)	1,36	3,99 + (99%)	1,05
Eomys zitteli **Pech Desse**	91	**3,88**	0,2902		0	0,29	1,08	0,75	0,98	0,37	6,07 + (99%)	3,85 + (99%)	5,56 + (99%)
Eomys zitteli **Pech du Fraysse**	105	**3,84**	0,2155			0	1,13	0,32	0	0,41	5,92 + (99%)	3,41 + (99%)	5,28 + (99%)
Eomys major **Pech du Fraysse**	177	**3,87**	0,2166				0	0,84	0,95	0,21	7,05 + (99%)	4,60 + (99%)	6,17 + (99%)
Eomys gigas **Pech du Fraysse**	15	**3,82**	0,2599					0	0,30	0,69	2,96 0,99	1,37	2,84 + (99%)
Eomys quercyi **Pech du Fraysse**	69	**3,84**	0,2243						0	0,38	5,46 + (99%)	3,07 + (99%)	4,98 + (99%)
Eomys milloquensis n.s **La Milloque**	26	**3,86**	0,2266							0	4,61 + (99%)	2,66 + (99%)	4,40 + (99%)
Rh. aff. *hugueneyae.* **La Milloque**	48	**3,60**	0,2400								0	2,68 + (99%)	0,18
Rh. aff. *transiens* **Thézels**	81	**3,72**	0,2543									0	2,55 + (99%)
Rh. transiens **Paulhiac**	36	**3,59**	0,2543										0

Tableau 61.— Comparaison des moyennes des taux d'hypsodontie (estimés par CHY) de divers Eomyidae à l'aide du test de Student. Les cases contenant un motif noir indiquent une différence non significative entre deux populations.

PLANCHE 1

Figures 1-2.— *Eucricetodon thezelensis* nov. sp. de Thézels (Lot). Holotype: mandibule gauche portant I, M/1- M/3, n° Th. 6353. Université de Poitiers.

Fig. 1: vue supérieure de la mandibule type (x 12).

Fig. 2: série des dents jugales, M/1-M/2-M/3, en vue occlusale (x 25).

Figures 3-5.— *Plesiosminthus schaubi meridionalis* nov. subsp. de Venelles (Bouches-du-Rhône).

Fig. 3: M/1 droite, Holotype, VEL 420. (x 25).

Fig. 4: M/2 droite, VEL 447. (x 25).

Fig. 5: M/3 droite, VEL 471. (x 25).

Figures 6-13.— *Eomys milloquensis* nov. sp. de La Milloque (Lot-et-Garonne). (x 27).

Fig. 6: P/4 gauche, LM 1969 MR 808.

Fig. 7: M/1 gauche, LM 1969 MR 822. Holotype. Université de Poitiers.

Fig. 8: M/2 droite, LM 1969 MR 840.

Fig. 9: M/3 droite, LM 1969 MR 845.

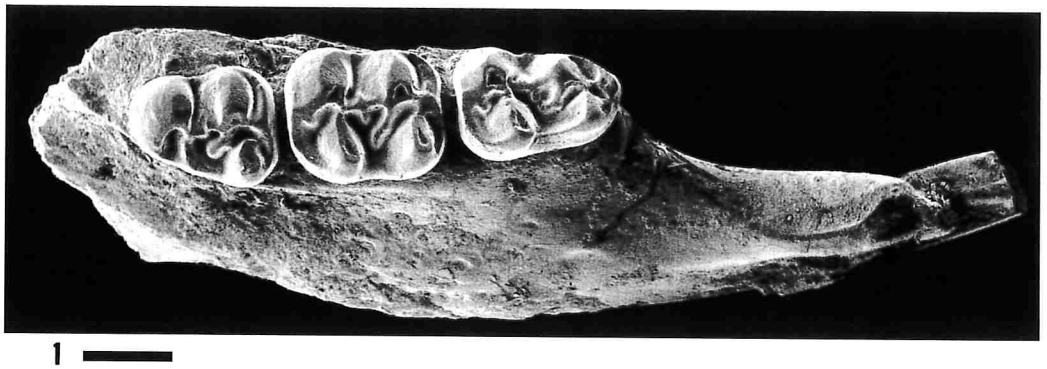
Fig. 10: P4/ droite, LM 1969 MR 755.

Fig. 11: M1/ droite, LM 1969 MR 765.

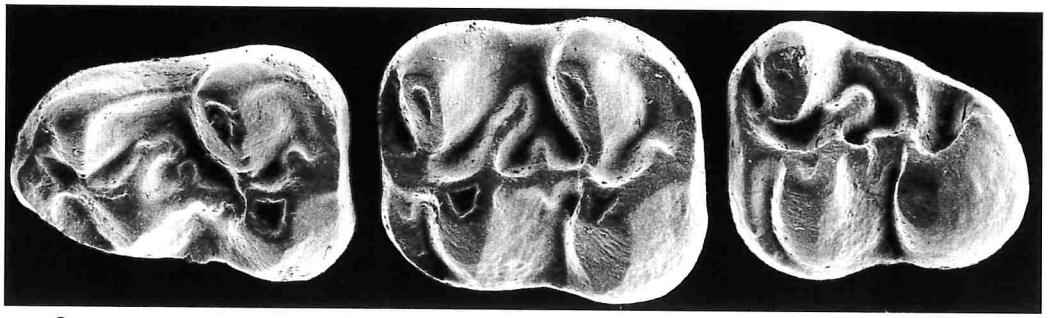
Fig. 12: M2/ droite, LM 1969 MR 784.

Fig. 13: M3/ droite, LM 1969 MR 789.

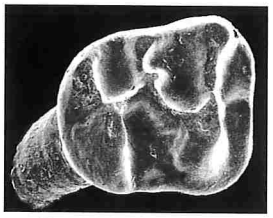
Echelles: 1 mm.



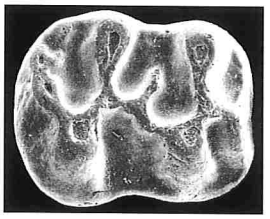
1



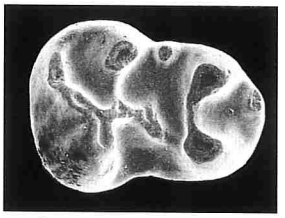
2



3



4



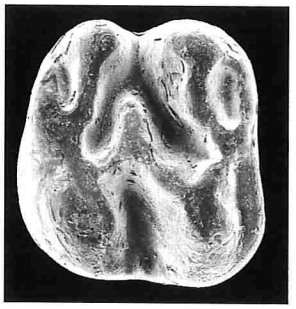
5



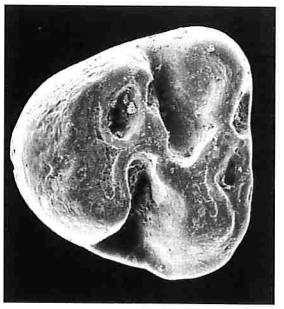
6



7



8



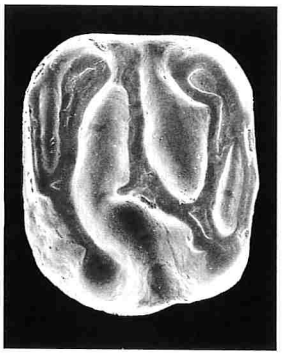
9



10



11



12



13