

**CONTRIBUTIONS A L'ETUDE DU GISEMENT MIOCENE
SUPERIEUR DE MONTREDON (HERAULT).
LES GRANDS MAMMIFERES.
1 - LES LAGOMORPHES**

par

Nieves LOPEZ MARTINEZ*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	4
Introduction	4
Description	4
Discussion	8
Conclusions	11
Bibliographie	12
Légende de la planche	14

* Departamento de Paleontología. Facultad de C. Geológicas. Universidad Complutense de Madrid – 28040 MADRID, Espagne.

Mots-clés: Lagomorphes, Ochotonidés, Miocène moyen-supérieur, Méditerranée, Evolution, Polymorphisme.

Key-words: Lagomorpha, Ochotonidae, Middle-Upper Miocene, Mediterranean, Evolution, Polymorphism.

Palaeovertebrata, Montpellier, Mémoire extraordinaire 1988: 3-14, 3 fig., 2 tabl., 1 pl.
(Reçu le 5 Février 1985, accepté le 1 Décembre 1987, publié le 15 Novembre 1988)

RESUME

Un échantillon de 231 dents isolées de lagomorphes provenant du Miocène supérieur de Montredon, attribué à l'ochotonidé *P. crusafonti* LOPEZ, 1975 est étudié comparativement avec d'autres populations de la même espèce ainsi que de l'espèce la plus proche *P. oeningensis* (KÖNIG, 1825).

Le fait du maintien de la variabilité morphologique pendant 5 millions d'années sur des caractères majoritairement non sélectionnés est interprété comme une réponse évolutive, dont le rapport avec l'hétérogénéité et probablement aussi la régression du milieu est proposé.

ABSTRACT

A sample of 231 isolated teeth of lagomorphs from the upper Miocene of Montredon (southern France), identified as the ochotonid *Prolagus crusafonti* LOPEZ, 1975, is studied, comparing it with other populations of the same species as well as with its closest species *P. oeningensis* (KÖNIG, 1825).

The maintenance during 5 m.y. of a high morphological variability in a group of non-selected features is interpreted as an evolutionary response. This may be related with the heterogeneity and probably too with the regression of the environment.

INTRODUCTION

L'ordre des lagomorphes est représenté dans le gisement de Montredon, du Miocène supérieur du Sud de la France, par un ochotonidé appartenant au genre *Prolagus* POMEL, 1853. Il avait été signalé auparavant par Gervais (1867-69) et Depéret (1895). Huguency & Mein (1965) l'avaient identifié comme *P. cf. oeningensis* (KÖNIG, 1825). Il a été décrit par Lopez Martinez (1974) sous le nom de *P. aff. oeningensis*, et finalement il a été rattaché à *P. crusafonti* LOPEZ, 1975 in Lopez & Thaler (1975).

Le but de cette note est tout d'abord la description du nouveau matériel de *Prolagus*, recueilli par l'équipe de l'Université de Montpellier lors des fouilles de 1977, ensuite la caractérisation et la comparaison de cette population avec d'autres attribuées à *P. crusafonti* et *P. oeningensis*, et enfin l'étude des changements subis par la faune d'ochotonidés du début du Miocène supérieur sur le pourtour nord-méditerranéen.

Le gisement et les autres ordres de micromammifères ont été décrits en 1982 par Aguilar *et al.* Le gisement a été considéré comme contemporain de Masia del Barbo, localité du Vallésien récent de Teruel (Espagne). Deux niveaux fossilifères ont été fouillés; le matériel étudié dans cette note provient du niveau supérieur. Nous avons introduit dans l'analyse comparative des observations et des dimensions du matériel provenant du niveau inférieur (niveau Depéret) conservé dans la Faculté des Sciences de Lyon, obligeamment prêté par P. Mein. Nous avons également comparé notre population avec des populations de *Prolagus oeningensis* de La Grive (Fac. Sc. Lyon) et de *P. crusafonti* de Can Ponsic (Inst. Pal. Sabadell), de Masia del Barbo (Univ. Utrecht) et de Los Mansuetos (Univ. Madrid).

DESCRIPTION

OCHOTONIDAE THOMAS, 1897

La terminologie employée dans la description est celle de Lopez Martinez, 1974, modifiée in Lopez Martinez 1985 et 1986.

Genre *PROLAGUS* POMEL, 1853

Espèce type: *Prolagus sansaniensis* (LARTET, 1851).

Localité type: Sansan.

Diagnose: in Lopez & Thaler, 1975, p. 851.

Espèces attribuées au genre: *P. oeningensis* (KÖNIG, 1825); *P. sardus* (WAGNER, 1825); *P. calpensis* MAJOR, 1905; *P. vasconiensis* VIRET, 1930; *P. bilobus* HELLER, 1936; *P. crusafonti*, *P. michauxi*, *P. ibericus*, *P. figaro* LOPEZ, 1975; *P. schnaitheimensis* TOBIEN, 1975; *P. tobieni* LOPEZ, 1977; *P. major* LOPEZ, 1978; *P. praevasconiensis* RINGEADE, 1978.

Répartition: Miocène et Pliocène d'Europe, de Sibérie, d'Anatolie et d'Afrique du Nord; Pléistocène d'Europe.

Prolagus crusafonti LOPEZ, 1975

Diagnose: Lopez & Thaler, 1975, p. 854.

Localité type: Can Ponsic (Barcelone, NE Espagne).

Holotype: Mandibule IPSL-1 conservée à l'Institut de Paléontologie de Sabadell (figuré in Lopez & Thaler, 1975, pl. 1, fig. 5).

Répartition: Miocène supérieur d'Espagne, du Sud de la France, de Grèce et d'Autriche.

Matériel et dimensions

Le matériel est composé de 231 dents isolées, parfois très fragmentées. L'ivoire et le cément apparaissent souvent très corrodés, et de nombreux spécimens sont cassés.

Les dimensions sont données dans le tableau 1. L'échantillon, provenant du

Pièce	Longueur			Largeur			N	N'
	max.	mode	min.	max.	mode	min.		
P2/	0,98	0,78	0,58	1,90	1,51	1,13	33/29	38
P3/	1,53	1,45	1,27	2,64	2,40	2,30	9/4	13
P4/	1,37	1,25	0,94	2,70	2,50	1,19	24/17	31
M1/	1,35	1,28	0,98	2,59	2,42	1,98	22/13	27
M2/	1,29	1,17	0,80	2,32	2,25	1,60	7/5	22
P/3	1,58	1,55	1,43	2,11	1,67	1,47	12/13	23
P/4	1,49	1,45	1,39	1,70	1,60	1,55	6	
M/1	-	1,37	-	-	1,45	-	1	63
M/2	2,05	-	1,86	1,55	-	1,45	2	
D/3	1,17	-	1,02	1,02	-	0,86	2	
D/4	-	1,18	-	-	1,08	-	1	
I sup.								14
TOTAL								231

Tableau 1. – Dimensions de *P. crusafonti* de Montredon (niveau supérieur) exprimées en millimètres.

Dans la colonne N figure le nombre d'exemplaires mesurés; dans la colonne N', le nombre total d'exemplaires.

niveau supérieur, correspond à un nombre minimum de 20 individus adultes et de 2 juvéniles. Le mode est choisi comme paramètre représentatif de la population, car la moyenne est modifiée par le nombre d'individus juvéniles présent dans chaque population.

— P2/

Cette pièce est l'une des plus caractéristiques de *P. crusafonti*; elle est très fréquente à Montredon. Cette dent est petite et incurvée, à convexité proximale. Elle a trois cuspides séparées par deux vallées. Le paraflexus est généralement court, large et droit, le mésolflexus étant souvent la plus profonde des deux vallées. L'émail est épaissi autour du métacône. Il n'y a pas d'hiatus d'émail sur le protocône, qui présente parfois une petite hypostria.

Deux morphotypes extrêmes sont présents (voir fig. 1): 1) des exemplaires relativement triangulaires, dû au développement du protolophe, et 2) d'autres très élargis et courts, à le protocône relativement petit. Ces variantes extrêmes sont observables sur une partie de la population, le reste étant intermédiaire; ceci est graphiquement visible sur le diagramme de dispersion longueur/ largeur (fig. 1), qui montre une divergence en "V" des exemplaires de *P. crusafonti*.

Le cément est très abondant, et quand il est bien préservé, il peut entourer complètement la dent.

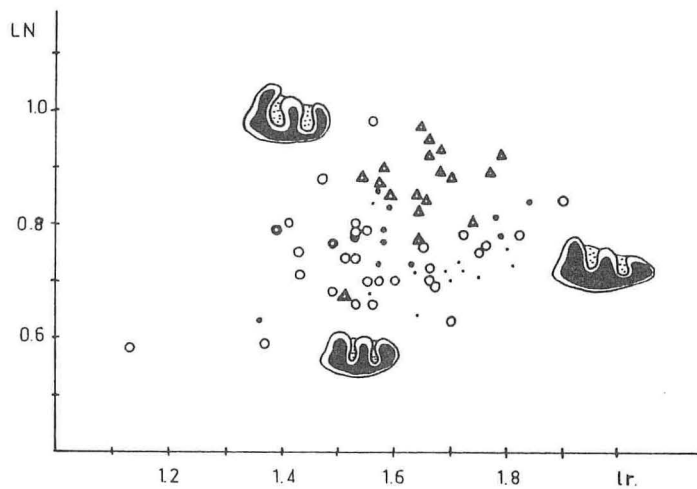


Fig. 1. — Diagramme de dispersion longueur/largeur de la P2/ de *P. oeningensis* de La Grive (triangles) et *P. crusafonti* de Can Ponsic (cercles noirs), Montredon (cercles blancs) et Masia del Barbo (points). Trois morphotypes extrêmes de la population de Montredon ont été dessinés pour comparaison. Les cercles grossis sont des spécimens de Montredon inférieur (niveau Depéret).

— P3/

Cette dent a une section triangulaire, de proportions nettement élargies. Le protolophe est droit, très développé, et dirigé obliquement vers l'avant. Les deux vallées, paraflexus et mésolflexus, sont séparées labialement par un court métalophe. Un petit hypoflexus divise le protocône en deux. Un hiatus d'émail, visible sur tous les spécimens, est situé dans la partie antérieure de la dent, sur le protolophe.

— P4/

C'est une pièce molariforme, à deux lobes développés en deux lobes semblables, séparés par un hypoflexus, qui a une profondeur proche de la moitié de la largeur totale de la dent. Le lobe distal conserve deux fossettes, la parafossette très grande et la mésofossette plus petite, proches du bord labial de la dent, et confluentes sur un spécimen. L'émail est épaissi sur le bord antérieur de la dent et sur le bord postérieur de l'hypoflexus, en indiquant la différenciation de deux facettes d'usure transversales.

— M1-2/

Les deux pièces sont très semblables, composées par deux lobes séparés par un hypoflexus très profond, proche du bord labial de la dent. M2/ peut être distinguée par le moindre développement de la partie postéro-externe. Tous les exemplaires observés ont des fossettes dans la région labiale du lobe postérieur. 2 exemplaires sur 36 possèdent deux fossettes; 7 exemplaires de M1/ ont une fossette grande et irrégulière; 1 exemplaire de M2/ a une fossette très petite; les autres spécimens présentent une fossette moyenne et ronde (pl. 1, fig. 6 et 7).

— P/3

La troisième prémolaire inférieure est la pièce la plus différenciée et la plus variable parmi les dents de lagomorphes. Chez *Prolagus* elle est triangulaire et très complexe. De nombreux exemplaires de Montredon sont incomplets, dû à la perte de l'antéroconide.

L'échantillon étudié montre une forte variabilité dans les différents degrés de développement relatif de l'antéroconide, métaconide, protoconulide, entoconide et crochet. L'antéroconide est rond, généralement plus grand ou de taille semblable au métaconide (pl. 1, fig. 8 et 9): seuls trois exemplaires sur treize montrent un antéroconide plus petit. Le protoconulide peut être large ou étroit. L'entoconide est généralement réduit. Le crochet est grand et développé sur la moitié de l'échantillon; il est petit et déplacé sur le côté lingual dans 8 exemplaires, et il est extrêmement réduit ou absent sur 3 des 23 exemplaires.

Les proportions de la surface d'usure varient avec l'âge de l'individu, les dents jeunes étant relativement plus étroites. Les dents âgées peuvent montrer une largeur très grande du fait de l'obliquité de la table d'usure.

— P/4-M/1

Ces deux pièces sont très semblables; elles diffèrent dans le degré de courbure du fût de la dent, plus accentué chez M/1. Le trigonide est isolé du talonide, accolé uniquement par le ciment. L'émail est épaissi dans la partie postérieure de chaque lobe, où se trouve la facette d'usure. Le talonide est ovale et un peu plus large et court que le trigonide, qui est losangique.

— M/2

Elle est formée par trois lobes isolés, le lobe distal plus petit. Le degré de courbure est très fort.

— D2/

Un petit fragment de D2/ correspond à un protolophe très développé, et deux cuspides linguales triangulaires séparés par un petit hypoflexus. Il n'y a pas d'autres restes de dents de lait supérieures.

— D/3

Cette dent, représentée par deux exemplaires dans notre échantillon, est très importante pour la caractérisation des taxons de lagomorphes. A Montredon, elle est petite, le rapport de longueur D/3-P/3 étant de 0,70 environ. Les deux exemplaires montrent deux cuspidés antérieures isolées, un trigonide au milieu et un talonide postérieur. A la base de la couronne, autour de l'antéroconide labial, il y a deux cuspidés supplémentaires, l'une externe et l'autre antérieure. Le trigonide est entaillé par un petit centroflexide peu profond. Le talonide a un bord antérieur fin et crénelé, et un bord postérieur épaissi.

— D/4

Elle montre un trigonide très grand, avec un profond paraflexide, et un talonide triangulaire isolé du trigonide. Sa taille est semblable à celle de D/3.

DISCUSSION

Les caractères distinctifs entre *P. oeningensis* et *P. crusafonti* qui permettent d'attribuer la population de Montredon à cette dernière espèce sont: 1) à la P2/, le mésoflexus généralement plus profond que le paraflexus, qui est plus court et droit; chez *P. crusafonti*; le protocône montre une forte variabilité, avec parfois une faible hypostria ou un hyperlophe mésial marqué, ce qui n'est jamais le cas chez *P. oeningensis*; 2) à la P3/, le protolophe est droit chez *P. crusafonti* et courbé chez *P. oeningensis*; 3) P4/, M1/ et M2/ montrent un hypoflexus plus profond chez *P. crusafonti*; 4) les fossettes de M1/-M2/ sont plus petites chez *P. crusafonti* que chez *P. oeningensis*; 5) P/3 a un antéroconide plus fort, un crochet moins fréquent et un entoconide plus réduit chez *P. crusafonti*, et 6) D/3 est proportionnellement plus petite, et elle présente des cuspidés accessoires dans la région antéro-externe, à la base de la couronne. Toutes les dents de *P. crusafonti* sont en général plus larges et un peu plus courtes que celles de *P. oeningensis*.

La figure 1 représente un diagramme de dispersion longueur/largeur de la P2/ de *P. oeningensis* de La Grive et de *P. crusafonti* de Can Ponsic, Montredon et Masia del Barbo. A la différence de l'homogénéité de la forme de la P2/ de *P. oeningensis*, la variabilité de celle de *P. crusafonti* est exprimée sous la forme de deux groupes divergents. Les morphotypes extrêmes ont été représentés sur le diagramme. Les trois populations de *P. crusafonti* montrent la même composition, avec des exemplaires très larges et courts, d'autres très longs à hyperlophe mésial développé et d'autres intermédiaires.

La variabilité de P/3 est aussi très forte chez *P. crusafonti*. Le caractère plus fréquent qui permet de distinguer cette espèce est le grand antéroconide arondi. Chez *P. oeningensis* il est aussi rond, mais plus petit que le métaconide. A Montredon, 78 % de la population montre un antéroconide semblable ou plus grand que le métaconide. *P. michauxi*, qui a aussi un antéroconide développé, peut être distingué par sa forme triangulaire souvent modifiée par une échancrure.

La variabilité du développement du crochet de la P/3 peut être observée dans le tableau 2 et la figure 2, où on a représenté la distribution des trois stades de ce caractère: A) crochet développé, situé en position centrale dans le centroflexide; B) crochet petit et déplacé lingualemment; C) crochet extrêmement réduit ou absent. Le tableau 2 montre une distribution nettement différente de ce caractère chez *P. oeningensis* (Manchones, La Grive), où le morphotype A est pratiquement le seul représenté, et chez *P. crusafonti* (Can Ponsic, Can Llobateres, Montredon, Masia del Barbo, Los Mansuetos) où aucun

Caractères Localités		A		B		C		N		
		P ₃ avec crochet développé		P ₃ avec crochet petit et déplacé		P ₃ avec crochet réduit ou absent				
<i>P. crusafonti</i>	LOS MANSUETOS	40		30		30		60		
	MASIA DEL BARBO	44		12		44		9		
	MONTREDON	Sup.	52	60	35	22	13	18	23	44
		Inf.	66		10		24		21	
	CAN LLOBATERES	23		31		46		13		
CAN PONSIC	57		26		17		30			
<i>P. oeningensis</i>	LA GRIVE	98,5		1,5		—		76		
	MANCHONES	100		—		—		71		

Tableau 2. – Fréquence des trois stades du crochet de la P/3 de *P. oeningensis* (La Grive et Manchones) et de *P. crusafonti* (le reste des populations) exprimée en pourcentage du nombre total de spécimens, N.

morphotype ne prédomine (pourcentage toujours inférieur à 70 %), et où les trois morphotypes sont toujours représentés.

Dans la figure 2 la distribution de ce caractère est mis en relation avec la taille et donc l'âge individuel. Les plus récents morphotypes, B et C, apparaissent d'abord parmi les individus jeunes, et sont ensuite fixés par les adultes, représentés par les grands spécimens. Les différences des pourcentages entre les populations de *P. crusafonti* ne sont pas statistiquement significatives.

D'autres caractères comme le protoconulide, l'entoconide, la distribution du cément dans la P/3, sont aussi extrêmement variables chez *P. crusafonti* de Montredon et des autres populations étudiées. Sur les dents supérieures, les fossettes montrent aussi des différences entre les individus; les M1/ et les M2/ peuvent présenter a) deux fossettes chacune, b) une grande fossette ovale, c) une fossette ronde, moyenne, et d) une petite fossette. Au contraire, *P. oeningensis* montre toujours une seule fossette très grande en forme de "J". Nous n'avons trouvé aucun exemplaire sans fossettes, alors que Hugueney & Mein (1965) signalent l'absence de cette structure sur leur matériel provenant du "niveau Depéret".

La taille des dents de lait de *P. crusafonti* de Montredon semble très petite, par comparaison avec d'autres populations de cette espèce. Dans la figure 3, le diagramme de dispersion longueur/largeur de la D/3 montre la réduction de cette dent depuis le genre *Piezodus* de l'Oligocène de Coderet jusqu'au *Prolagus ibericus* du Pliocène de Layna. *P. crusafonti* a des dents significativement plus petites que *P. oeningensis*, mais

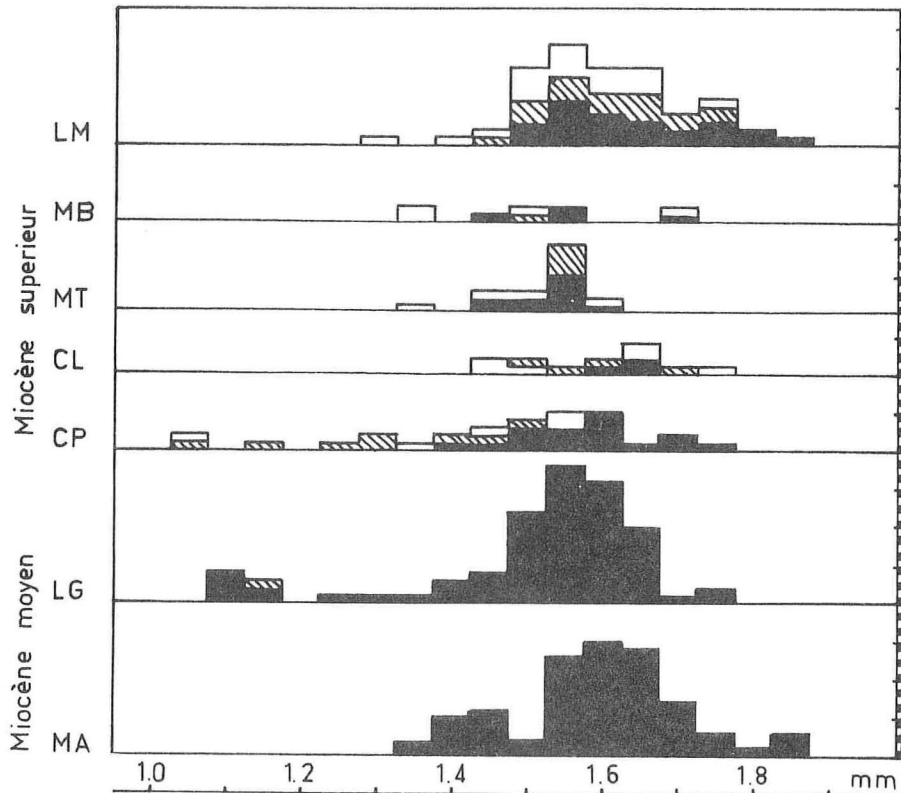


Fig. 2. – Histogramme de distribution de la longueur de P/3 de *P. oeningensis* (MA, Manchones; LG, La Grive) et *P. crusafonti* (CP, Can Ponsic; CL, Can Llobateres; MT, Montredon; MB, Masia del Barbo; LM, Los Mansuetos). Les colonnes noires représentent des spécimens à crochet développé; rayées, crochet petit et déplacé; blanches, crochet extrêmement réduit ou absent. L'échelle à droite représente le nombre de spécimens (voir tableau 2).

la population de Montredon montre une réduction plus forte que le reste des populations de *P. crusafonti* (Can Ponsic, Los Mansuetos), proche de celle de *P. ibericus*. Cette différence de la population de Montredon est fondée sur un très faible nombre d'exemplaires et ils ne permettent pas de justifier des conclusions, car *Prolagus crusafonti* est une espèce extrêmement variable, comme nous venons de le voir.

En résumé, la plupart des 15 caractères observés qui permettent la distinction entre *P. oeningensis* et *P. crusafonti* montrent, chez ce dernier, une grande variabilité, plus ou moins continue, non seulement à Montredon mais aussi dans d'autres populations plus récentes.

Les différences morphologiques entre ces deux espèces, bien que nombreuses (15 caractères) sont de faible amplitude et peuvent difficilement être interprétées comme des modifications ayant une valeur adaptative. Les caractères des dents supérieures (développement du protolophe de P2/, de l'hypoflexus de P4/, M1/, M2/, réduction des fossettes de M1/, M2/) sont souvent considérés comme des caractères évolutifs parce qu'ils ont été fixés (? sélectionnés) et accentués dans les espèces plus récentes du genre. Cependant, aucune explication adaptative de ces caractères n'a jamais été proposée. La perte de fossettes ("structures primaires" de Tobien, 1976) est généralisée dans l'ordre des lagomorphes, où aucun des représentants actuels ne conserve ces structures à l'âge

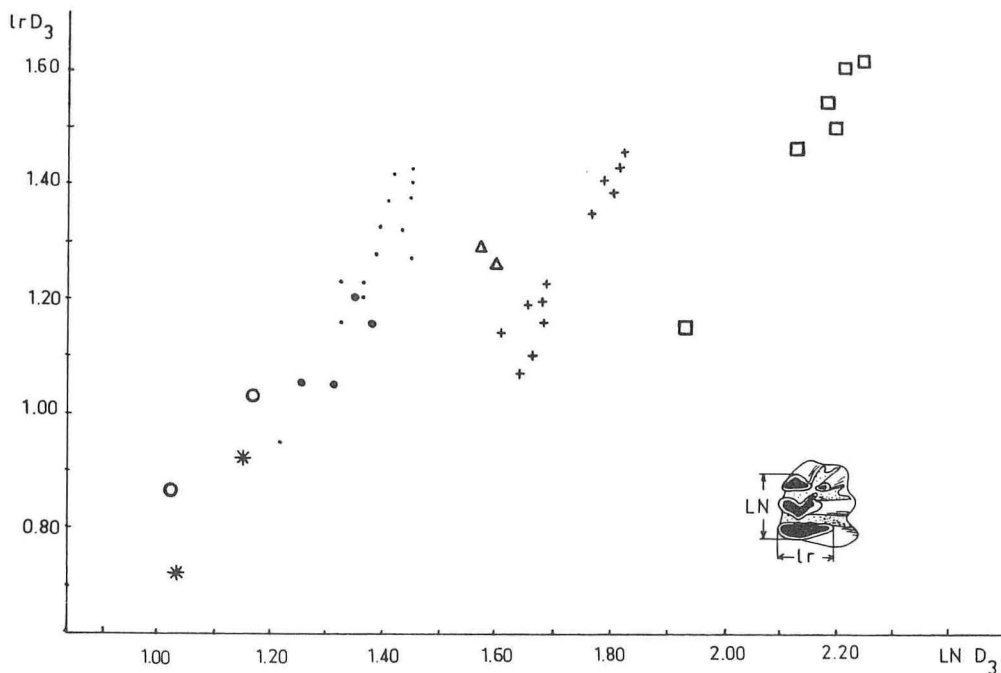


Fig. 3. – Diagramme de dispersion longueur/largeur de la D/3 de *Piezodus branssatensis* de Coderet (carrés), *Prolagus vasconiensis* de Bouzigues (croix), *P. oeningensis* de La Grive (triangles), *P. crusafonti* de Can Ponsic (cercles noirs), Montredon (cercles blancs) et Los Mansuetos (points), et *P. ibericus* de Layna (étoiles). Remarquer la réduction de la taille des dents de lait depuis l'Oligocène jusqu'au Pliocène, tandis que les dents adultes ont une taille croissante.

adulte. Cela ne peut être mis en rapport direct avec l'obtention d'une deuxième facette d'usure des dents (Lopez Martinez, 1985) car de nombreux léporidés actuels n'ont pas acquis cette condition bien qu'ils aient perdu les fossettes; inversement, *P. oeningensis* possède deux facettes d'usure sur P4/, M1/, M2/ et présente des fossettes.

CONCLUSIONS

La description des lagomorphes de Montredon, représentés par un échantillon de 231 dents isolées attribuées à l'espèce *Prolagus crusafonti* LOPEZ, 1975, nous permet d'aborder un intéressant problème évolutif sur la signification de la variabilité morphologique. Les données obtenues sur les espèces *P. oeningensis* du Miocène moyen et *P. crusafonti* du Miocène supérieur de l'Europe sont, parmi d'autres, les suivantes:

1) *P. oeningensis*, dont la durée peut être évaluée à environ 4 millions d'années, montre des caractères morphologiques très constants au sein de son aire de répartition, et de très faibles variations dans le temps.

2) *P. crusafonti*, l'espèce la plus proche de *P. oeningensis* connue jusqu'à présent, peut être distinguée par des différences de faible ampleur sur 15 caractères morphologiques, sur lesquels elle présente une forte variabilité intra-populationnelle, et une faible variation inter-populationnelle. La durée de cette espèce est estimée à environ 5 millions d'années.

3) Ces deux espèces se succèdent dans le temps, et on n'a pas trouvé de populations d'âge intermédiaire qui montrent une association des deux formes, ou une forme carrément transitionnelle.

4) la plupart des changements de *P. crusafonti* par rapport à la morphologie de *P. oeningensis* n'ont pas été fixés par la suite. Seuls deux caractères associés (profondeur de l'hypoflexus et réduction des fossettes aux dents supérieures) et un caractère indépendant (réduction de la taille des dents de lait) montrent une tendance évolutive qui est générale dans l'ordre des lagomorphes, et constante (pas nécessairement continue) depuis l'Oligocène. Aucun caractère évoqué n'a pu être interprété comme un changement adaptatif.

Comme résultat, nous pouvons documenter le remplacement d'une espèce très peu variable par une autre extrêmement variable sur des caractères dentaires pas très clairement adaptatifs, et dans leur majorité non sélectionnés.

Le maintien pendant 5 millions d'années d'une forte variabilité pour retenir finalement très peu de caractères implique que l'avantage évolutif de l'espèce remplaçante se trouve justement dans la variabilité elle-même, et non dans la valeur adaptative d'une variante morphologique. Ceci a été très souvent invoqué à propos du polymorphisme génétique, mais non pour la variabilité morphologique, qui n'a pas la même signification évolutive. Il est généralement admis que la variabilité phénotypique est plus facilement sujette à la sélection, mais notre exemple montre que ce n'est pas toujours le cas.

La variabilité génétique a été corrélée par McDonald & Ayala (1974) avec un environnement hétérogène. Si la variabilité morphologique a une relation directe avec la variabilité génétique, on peut supposer que celle-là est aussi corrélée avec un environnement relativement discontinu.

La réponse évolutive vers la variabilité morphologique intraspécifique et non vers la spéciation peut être mise en relation plus directement avec le système externe (environnement hétérogène en régression) qu'avec l'interne (capacité de dispersion, stratégie évolutive particulière de l'organisme), mais ceci doit être testé à l'aide d'autres groupes évolutifs contemporains de *P. oeningensis* et de *P. crusafonti*.

REMERCIEMENTS

Nous voulons remercier M. Aguilar pour nous avoir confié le matériel étudié dans cette note et pour son aide dans la correction du texte français; Mme De Andres et Mlle Sacristan ont dactylographié le manuscrit, et Mlle Sevilla corrigé le résumé en anglais. Les dessins sont de l'auteur.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR, J.-P., CROCHET, J.-Y., GREEN, M. & SIGÉ, B., 1982. – Contributions à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). 1 – Le gisement. 2 – Les rongeurs. 3 – Les insectivores. 4 – Les chiroptères. *Palaeovertebrata*, 12 (3): 75-140; Montpellier.
- DEPÉRET, C., 1895. – Résultats des fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 121: 432-434.
- HUGUENEY, M. & MEIN, P., 1965. – Lagomorphes et rongeurs du Néogène de Lissieu (Rhône). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 12: 109-123.
- LOPEZ MARTINEZ, N., 1974. – Evolution de la lignée *Piezodus-Prolagus* (Lagomorpha, Ochotonidae) dans le Cénozoïque d'Europe sud-occidentale. *Thèse 3^o Cycle*, Univ. Montpellier, 165 p., 18 pl.

- LOPEZ MARTINEZ, N., 1985. – Reconstruction of the ancestral cranioskeletal features in the order Lagomorpha. In: P.W. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), *Multidisciplinary approach on rodent evolution, a multidisciplinary approach*: 151-189; New York (Plenum Press).
- LOPEZ MARTINEZ, N., 1986. – The mammals from the lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). VI - The ochotonid lagomorph *Albertona balkanica* nov. gen. nov. sp. and its relationships. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, B, 89 (2): 177-194.
- LOPEZ MARTINEZ, N. & THALER, L., 1975. – Biogéographie, évolution et compléments à la systématique du groupe d'ochotonidé *Piezodus-Prolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Bull. Soc. géol. France*, 7 (17) 5: 850-866; Paris.
- McDONALD, J.F. & AYALA, F.J., 1974. – Genetic response to environmental heterogeneity. *Nature*, 250: 572-574.
- TOBIEN, H., 1976. – Brachyodonty and hypsodonty in the evolution of European Tertiary lagomorphs (Mammalia). *Evolutionary Biology*, 1976: 177-191.

LEGENDE DE LA PLANCHE

PLANCHE 1

Prolagus crusafonti LOPEZ, 1975 de Montredon, niveau supérieur.

Dents supérieures, vue occlusale.

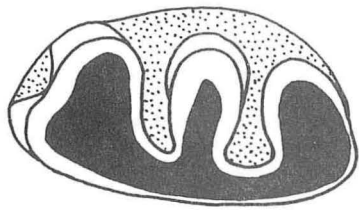
- 1 – P2/ gauche (MTN 2651). Morphotype avec une faible hypostria.
- 2 – P2/ droite (MTN 2666). Morphotype à protolophe développé.
- 3 – P2/ droite (MTN 2680).
- 4 – P3/ gauche (MTN 2657).
- 5 – P4/ gauche (MTN 2671).
- 6 – M1/ gauche (MTN 2660) à grande fossette ovale.
- 7 – M2/ droite inversée (MTN 2658) à fossette moyenne et ronde.

Dents inférieures, vue occlusale.

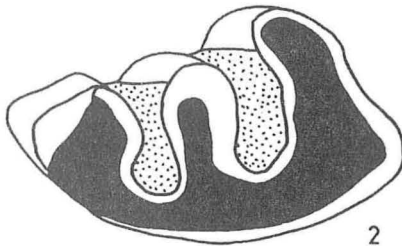
- 8 – P/3 droite (MTN 2667) à crochet développé, central, type A.
- 9 – P/3 gauche (MTN 2653) à crochet extrêmement réduit, type C.
- 10 – P/4 gauche (MTN 2656).
- 11 – D/3 droite (MTN 2652) avec deux cuspides accessoires inférieures.

Noir, dentine; blanc, émail; pointillé, cément.

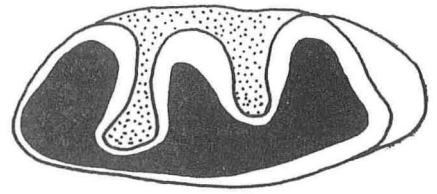
Coll. U.S.T.L. Dessins à la chambre claire WILD M8.



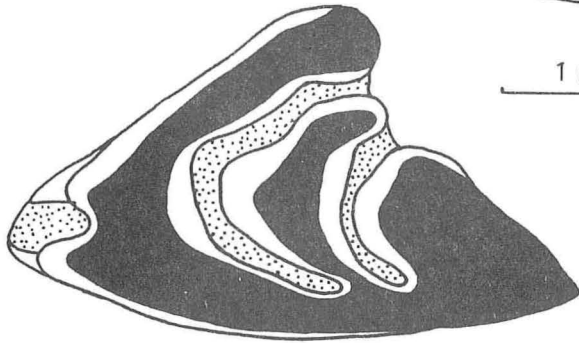
1



2

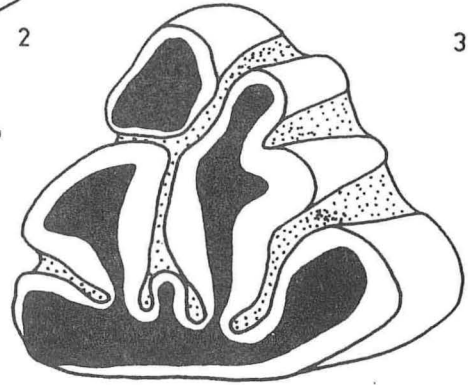


3

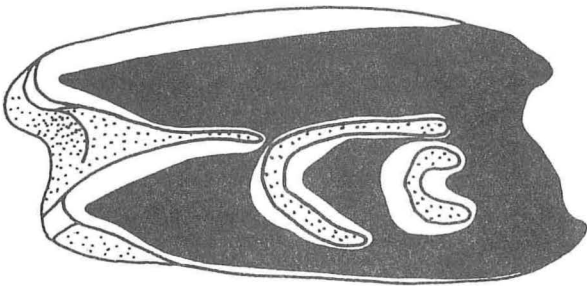


4

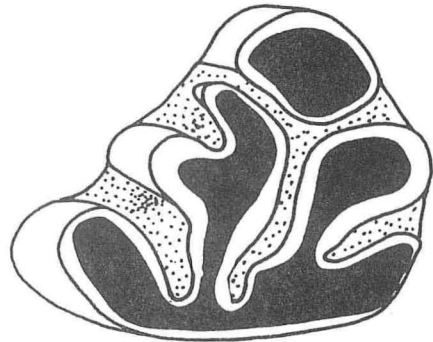
1 mm



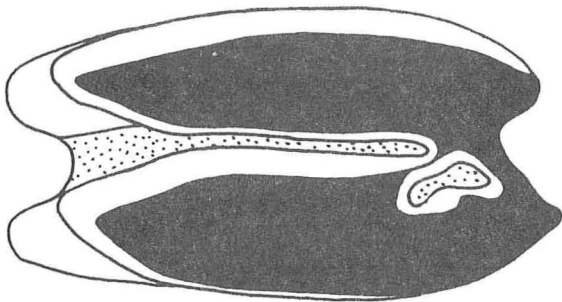
8



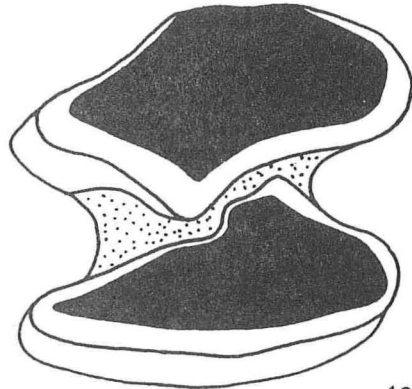
5



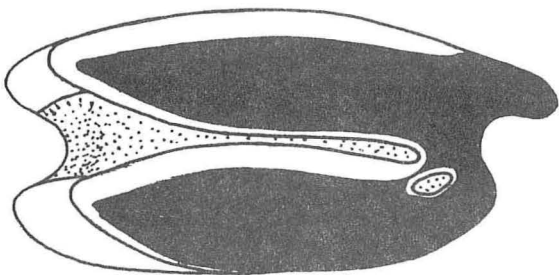
9



6



10



7



11