LES RONGEURS DE CHERY-CHARTREUVE ET ROCOURT-SAINT-MARTIN (EST DU BASSIN DE PARIS; AISNE, FRANCE). LEUR PLACE PARMI LES FAUNES DE L'EOCENE MOYEN D'EUROPE

par

COMTE Bernard*, SABATIER Maurice **, MARANDAT Bernard *** & VIANEY-LIAUD Monique ***

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	169
Introduction et cadre géologique	170
Matériel et méthodes	174
Etude systématique	177
Superfamille Ischyromyoidea WOOD, 1937	177
Famille Ischyromyidae ALSTON, 1876	177
Sousfamille Pseudoparamyinae MICHAUX, 1964	177
Genre Plesiarctomys BRAVARD, 1850	177
Plesiarctomys huerzeleri WOOD, 1970	177
Sousfamille Ailuravinae MICHAUX, 1968	177
Genre Ailuravus RÜTIMEYER, 1891	178
Ailuravus subita nov. sp.	178
Famille Gliridae THOMAS, 1897	182
Sousfamille Glamyinae VIANEY-LIAUD, 1994	182
Genre Glamys VIANEY-LIAUD, 1989	182
Glamys aff. robiacensis (HARTENBERGER, 1965)	182
Sousfamille Gliravinae SCHAUB, 1951	184
Genre Gliravus STEHLIN & SCHAUB, 1951	184
<i>Gliravus</i> sp. indet.	184

*12 rue de Liège 30 000 Nîmes, France.

**1 impasse du Péric 66680 Canohes, France.

***Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de l'Université Montpellier 2; Case courrier 064, Place Eugène Bataillon; 34 095 Montpellier cedex 5, France.

Mots-clés: Rongeurs, Systématique, Evolution, Biochronologie, Bassin de Paris, Eocène moyen. **Key-words**: Rodents, Systematics, Evolution, Biochronology, Paris Basin, Middle Eocene.

Palaeovertebrata, Montpellier, **37** (4-5): 167–271, 26 fig., 10 tabl., 8 pl. (Reçu le 29 Juin 2012, accepté le 5 Octobre 2012, publié le 15 Novembre 2012)

Superfamille Theridomyoidea ALSTON, 1876	185
Famille Pseudosciuridae ZITTEL, 1893	186
Genre Sciuroides MAJOR, 1873	186
Sciuroides russelli Hartenberger & Louis, 1976	186
Genre Treposciurus SCHMIDT-KITTLER, 1970	190
Treposciurus cf. preceei HOOKER, 1986	190
Treposciurus sp.	192
Genre Suevosciurus DEHM, 1937	193
Suevosciurus sp.	193
Famille Theridomyidae ALSTON, 1876	195
Sousfamille incertaine	195
Genre Protadelomys HARTENBERGER, 1968	195
Protadelomys sp	196
Genre Tardenomys nov. gen.	198
Tardenomys chartreuvensis nov. sp	198
? Sousfamille Columbomyinae THALER, 1966	210
Genre Paradelomys THALER, 1966	210
Paradelomys crusafonti THALER, 1966	211
Sousfamille Issiodoromyinae LAVOCAT, 1951	215
Genre <i>Elfomys</i> HARTENBERGER, 1971	215
<i>Elfomys engesseri</i> HOOKER & WEIDMANN, 2007	215
<i>Elfomys tobieni</i> (THALER, 1966)	219
Genre Pseudoltinomys LAVOCAT, 1951	224
Pseudoltinomys sp. 1	224
Pseudoltinomys sp. 2	227
Sousfamille Theridomyinae Alston, 1976	229
Genre Estellomys HARTENBERGER, 1971	229
<i>Estellomys</i> nov. sp.	229
Genre Blainvillimys STEHLIN & SCHAUB, 1951	233
Blainvillimys varleti (HARTENBERGER & LOUIS, 1976)	234
Blainvillimys aff. varleti (HARTENBERGER & LOUIS, 1976)	237
Sousfamille Remyinae THALER, 1966	237
Genre <i>Remys</i> THALER, 1966	237
<i>Remys major</i> nov. sp.	238
Discussion - Conclusions	240
Relations phylogénétiques	240
Comparaisons fauniques	242
Corrélations	246
Remerciements	249
Bibliographie	250
Légendes des planches	255

RESUME

Ce travail concerne l'étude systématique des rongeurs (Rodentia) de deux localités Eocène moyen tardif (Bartonien) de l'Est du Bassin de Paris, Chéry-Chartreuve et Rocourt-St-Martin (Aisne), situées stratigraphiquement juste ou un peu au dessus des sables auversiens. Les deux faunes, qui comprennent respectivement 11 et 8 taxons, sont très différentes dans leur composition. Celle de Rocourt-Saint-Martin montre de fortes ressemblances avec celle de la localité géographiquement très voisine de Grisolles, référée au niveau mammalogique MP16 du Bartonien. Très différente, la faune de Chéry-Chartreuve comprend des éléments archaïques: une nouvelle espèce d'Ailuravinae, Ailuravus nov. sp., ainsi que quelques dents du Theridomyidae Protadelomys. Par ailleurs, l'espèce la plus abondante du gisement représente un nouveau genre de Theridomyidae primitif. La présence de quelques dents appartenant à une nouvelle espèce de Remyinae de grande taille, Remys nov. sp., d'Elfomys engesseri HOOKER & WEIDMANN, et d'une petite population du genre Estellomys, autorisent un rapprochement avec Les Alleveys (Suisse), avec toutefois des différences qui indiquent l'antériorité de Chéry-Chartreuve. A la base du « Marinésien » du Bassin de Paris, cette faune apparaît indiscutablement différente de celles référées au niveau repère MP16 et pourraît représenter un niveau repère antérieur pour lequel la macrofaune reste très mal connue. Au contraire, la comparaison des rongeurs des marnes de La Livinière II avec les espèces présentes dans les faunes MP16, et notamment celle de Robiac (Gard), montre leur grande similarité et jette un doute sur l'opportunité de conserver cette faunule pour définir l'actuel niveau repère MP15, tandis que la position biostratigraphique du gisement de Pontils 26 (Espagne), antérieurement rapproché de ce même niveau, est reconsidérée. Chéry-Chartreuve pourrait être un bon candidat pour une nouvelle définition à l'avenir du niveau-repère MP15.

ABSTRACT

This paper is mainly devoted to the systematics of rodents from two middle Eocene (Bartonian) localities: Chéry-Chartreuve and Rocourt-Saint-Martin (Aisne, Eastern Paris Basin). These two localities are stratigraphically located slightly above the Auversian sands. The two faunas, which comprise 11 and 8 taxa, respectively, are very different in their composition. That of Rocourt-Saint-Martin shows strong similarities with that of the geographically very close locality of Grisolles, referred to the MP16 mammalian Reference level. The very distinct fauna of Chéry-Chartreuve includes a new species of Ailuravinae, Ailuravus nov.sp, and some teeth of the theridomyid Protadelomys, which represent archaic elements in the fauna. The most abundant species of the locality represents a new genus of primitive Theridomyidae. The presence of some teeth belonging to a new species of large Remyinae, Remys nov. sp., of Elfomys engesseri HOOKER & WEIDMANN, and a population of small dimensions referred to the genus Estellomys allow a correlation with Les Alleveys (Switzerland), with however some differences that would indicate an older age for Chéry-Chartreuve. Situated at the base of the "Marinesian" from the Bassin de Paris, this fauna is unquestionably different from those referred to the MP16 reference level and could represent an older level for which the macrofauna remains very poorly known. Conversely, the comparison of rodents from La Livinière II with those present in MP16 faunas, especially those of Robiac (Gard), shows a great similarity between both localities. This casts doubts on whether to keep this La Livinière II faunule to define the current MP15 reference level, while the biostratigraphical position of Pontils 26 (Spain), previously referred to this level, is reconsidered. Chery Chartreuse could be a good candidate for a new definition of the MP15 reference level.

INTRODUCTION

Les rongeurs fossiles, du fait de leur abondance et de l'évolution rapide de certains d'entre eux, ont largement démontré leur intérêt biochronologique, notamment pour établir des subdivisions et effectuer des corrélations au sein du Paléogène européen (par exemple: Schmidt-Kittler, 1987; Aguilar *et al.*, 1997). Très abondants et géographiquement bien répartis sur le territoire de l'Eocène supérieur à la fin de l'Oligocène, ils l'étaient moins dans les localités de l'Eocène inférieur et moyen. Depuis 1986 (Hooker), les rongeurs de plusieurs localités du Bartonien (Eocène moyen supérieur) ont été décrits d'Angleterre et du Jura Suisse (Hooker, 1986, 1991; Hooker & Weidmann 2000, 2007), dont la diversité atteint neuf ou dix espèces pour la plus riche d'entre elles - les Alleveys (Suisse) - et entre trois et sept pour les autres.

Les recherches réalisées au cours des deux dernières décennies dans les séries de la fin de l'Eocène moyen (Bartonien) du Tardenois (Est du Bassin de Paris, département de l'Aisne) par l'un d'entre nous (M.S.) ont conduit à la découverte de nouveaux sites fossilifères à Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin (Aisne). Ces deux localités ont livré des restes de mammifères, dont de nombreux rongeurs, ainsi que des amphibiens, des reptiles et des poissons. L'étude systématique des rongeurs récoltés constitue la base de ce travail, et de nouvelles espèces sont décrites. L'analyse qualitative des caractères dentaires des rongeurs Theridomyoidea permet notamment de mieux définir les apomorphies distinctives des Theridomyidae et des Pseudosciuridae. Les stades évolutifs et la diversité de ces rongeurs sont comparés avec ceux des autres gisements connus de l'Eocène moyen d'Espagne, Languedoc, Suisse et Angleterre. Ces comparaisons constituent la base des datations et corrélations biochronologiques nouvelles proposées.

CADRE GEOLOGIQUE

Les niveaux fossilifères se situent stratigraphiquement au dessus de la transition entre les étages régionaux Auversien (marin) - Marinésien (continental). Rocourt-Saint-Martin est situé 2 km à vol d'oiseau à l'E-NE de la carrière de Grisolles (Aisne; Fig. 1). Cette dernière avait fourni une faune abondante de micromammifères (Louis & Sudre, 1975; Hartenberger & Louis, 1976). Ces auteurs (Louis & Sudre, 1975) indiquaient les éléments d'une coupe schématique de la carrière, matérialisée ici sur la figure 1d. Le niveau fossilifère, épais de quelques centimètres seulement, était situé dans la partie supérieure de cette coupe, à la base du « calcaire de Saint-Ouen, 4.5 m au dessus d'un niveau de marnes vertes constant dans la région ».



Figure 1.— a: localisation des gisements de Rocourt-Saint-Martin (Aisne, France) et Chéry-Chartreuve (Aisne, France), ainsi que des autres gisements à mammifères du Bartonien dans le Sud de la France (Laprade, La Livinière II et Robiac), du Sud de l'Angleterre (Creechbarrow) et de Suisse (Les Alleveys); b: Coupe synthétique de l'ancienne carrière de Chéry-Chartreuve (Aisne) et situation de la localité fossilifère à la base de cette coupe; c: Coupe schématique au niveau du gisment de Rocourt-Saint-Martin (Aisne); d: Schéma de la succession lithologique au niveau du site fossilifère de Grisolles, d'après les indications in Louis & Sudre (1975). Les figurés sont les figurés classiques pour les sables (points) et grès (gros points), les calcaires (blocs segmentés), les calcaires marneux (blocs avec tirets), les marnes / argiles (tirets et ondulations).

Une analyse séquentielle de la sédimentation auversienne-marinésienne a été illustrée par Duprat (1997), montrant la complexité des séquences, les nombreuses variations verticales et latérales, dont celles liées à la subsidence et à la séismicité auversienne. Il place Grisolles, comme Rocourt-Saint-Martin, à la limite des séquences EO10 et EO11 (1997: 326), alors que Grisolles est situé au sommet de EO12 dans sa figure 1 (1997: 320). Ainsi, dans le contexte tectono-sédimentaire local, de fortes variations de faciès sont très généralement observées dans les dépôts: les formations définies sur des critères seulement lithologiques et topographiques peuvent être diachrones (Métais *et al.*, 2010). L'analyse détaillée des stades évolutifs des faunes fossiles, de rongeurs notamment, est l'une des meilleures façons (en l'absence de datations radiométriques précises et fiables) d'obtenir des éléments vérifiables de datation et de corrélation.

Des récoltes intensives de sédiments fossilifères ont été effectuées entre 1993 et 1997, au niveau de deux carrières, à Rocourt-Saint-Martin et Chéry-Chartreuve (Fig. 1a).

Chéry-Chartreuve est situé 13 km au Nord-Est de Rocourt-Saint-Martin. Le passage aux faciès continentaux du Marinésien, bien visible dans cette région dans les grandes carrières (Carte de Fismes au 1/50000), s'effectue souvent par un niveau ferrugineux de quelques centimètres surmontant quelques décimètres de sable se chargeant progressivement en argile. Il est surmonté par un ensemble de marnes et calcaires marneux de faciès comparables aux couches de St-Ouen et représentant le Marinésien dont la puissance relativement constante dans le Tardenois varie de 15 à 25 m. Ce site était aussi placé par Duprat à la limite des séquences E10 et E11 (1997: 326). Le gisement de Chéry-Chartreuve, 1m environ au dessus d'un niveau ferrugineux terminant les sables auversiens (Fig.2 a - c) est aujourd'hui disparu. Il consistait en une lentille de soufflé (dunaire) dans laquelle les dents étaient soit intactes soit altérées par les acides humiques au contact des racines.

Le site principal de Rocourt-Saint-Martin (RSM) reposait, semble-t-il, directement sur le sable Auversien (niveau Rocourt-Saint-Martin 02) tandis que, distant latéralement d'une centaine de mètres, un fin niveau d'argile à coquilles situé deux à trois mètres environ au dessus du niveau fossilifère précédent, livrait quelques dents de rongeurs (RNC) (Fig. 2 d - f). Ainsi, du bas vers le haut, le sable auversien était surmonté par 30 cm d'argile sombre ayant livré les vertébrés fossiles, ensuite par 50 cm de marne à coquilles de gastéropodes et restes de tortues, puis 1,50 m d'argiles verte riches en oxydes de fer et enfin 1m d'argile verte.



Figure 2.— a à c: Site de Chéry-Chartreuve (Aisne). a: sédiment fossilifère riche en matière organique, avec dents de crocodilien et de lacertilien, et nombreux fragments de coquilles de gastéropodes; b: prélèvement en cours par P. Louis et F. Lefèvre en mai 1996, NF = niveau ferrugineux au sommet des sables, CHC = lentille fossilifère, MV = premier niveau argileux/marneux vert foncé; c: vue plus large de l'affleurement avec indication du niveau fossilifère (CHC) et du premier niveau MV, au moins trois autres niveaux de marnes vertes lui sont superposés, en alternance avec des niveaux carbonatés.

d à e: Site de Rocourt-Saint-Martin (Aisne). d: Panorama de l'affleurement, montrant les positions relatives des deux sites RSM et RNC, au dessus des sables auversiens (blancs); e: Détail du site de prélèvement, avec les marnes brunes à la base, surmontées de marnes beiges intercalées par des marnes vertes, le tout surmonté par un niveau clair plus carbonaté; f: Extension des sables auversiens, montrant de nombreux niveaux indurés, sous le site RSM.

MATERIEL ET METHODES

Les spécimens proviennent de la collection Pierre Louis† et de la collection Maurice Sabatier en dépôt pour étude dans les collections de l'Université Montpellier 2; les types et figurés demeurent dans ces collections. Les dents ont été référencées sous les sigles CHC pour Chéry-Chartreuve, RSM pour Rocourt-Saint-Martin 02 et RNC pour Rocourt niveau argile à coquille.

A l'exception de deux rangées dentaires supérieures incomplètes provenant de la localité de Chéry-Chartreuve, le matériel est constitué de dents isolées. Les faunes des deux gisements ont été comparées avec celles d'autres localités, en particulier Grisolles (Aisne) et Robiac (Gard) (référées au niveau repère mammalien MP16), avec celles considérées jusqu'ici comme plus anciennes: Laprade (Tarn et Garonne, Quercy, MP14; Sudre *et al.*, 1990), Pontils 26 (Huesca, Espagne, MP15/16; Anadon *et al.*, 1983) et La

Blainvillimys aff. varleti		2	
Estellomys sp.	15	2	neve postane tange
Remys major nov.sp.	3		
Peudoltinomys sp.		1	
Peudoltinomys sp. (? lignée mamertensis)	15		
Elfomys engesseri	56		
Elfomys tobieni		7	
Paradelomys sp.			
Paradelomys crusafonti		27	8
Tardenomys chartreuvensis nov.gen. nov. sp.	111		
Suevosciurus sp.	1		
Protadelomys sp.	8		ar gala (sole of contraction)
Treposciurus sp.	1		
Treposciurus aff. preecei		8	
Sciuroides russeli		5	3
Glamys aff. robiacensis	9	1	The Base reaction of the Base
Ailuravus subita nov. sp.	23	-	
Plesiarctomys huerzeleri	2		1
Nombre de dents / espèce / localité	Chery Chartreuve	Rocourt St Martin	Rocourt niveau à

Tableau 1.— Nombre de spécimens dentaires (NSD) de rongeurs dans les gisements de Chéry-Chartreuve, Rocourt-Saint-Martin (RSMet RNC).

Livinière II (Aude; Hartenberger *et al.*, 1968) ainsi qu'avec une petite faunule inédite en provenance de Lautrec (Tarn, Ancienne voie ferrée de Castres à Albi: prélèvements par J. Sudre, B. Sigé, B. Marandat en 1992). Ce matériel de comparaison est également déposé dans les collections de l'Université Montpellier 2.

La liste des rongeurs et l'abondance des espèces rencontrées dans les gisements, exprimées en nombre de spécimens dentaires (NSD), sont données dans le tableau1.

Les mesures - prises sur les bords externes de la couronne - ont été réalisées à l'aide d'une platine à mouvements croisés Leitz montée sous loupe binoculaire Wild. Dans le texte, L (longueur) et l (largeur) sont exprimées en millimètres.

La terminologie utilisée pour décrire les dents est modifiée d'Escarguel (1999), Marivaux *et al.* (2004), Hooker & Weidmann (2007), Vianey-Liaud *et al.* (par exemple: 2009; 2010). En particulier, ce que Hooker appelle hypolophulide est l'hypolophide (Marivaux *et al.*, 2004, suivant en cela Wood & Wilson, 1936). Il est cependant plus correct de nommer cette crête transverse «entolophide», dans la mesure où elle ne relie pas directement l'entoconide au milieu de l'hypoconide (par exemple: Vianey-Liaud *et al.*, 2010). La figure 3 explicite la nomenclature utilisée.

Les repères chronologiques utilisés pour les gisements à mammifères sont en premier lieu les niveaux repères mammaliens du Paléogène Européen (MP = Mammal Paleogene reference level; Schmidt-Kittler, 1987; Aguilar et al., 1997). En effet, ce système de niveau repères a été progressivement mis en place pour tenir compte du contexte particulier de nombre de riches faunes (notamment issues de remplissages karstiques), et pour pallier l'incomplétude et la dispersion du registre sédimentaire continental du Paléogène Européen. Il offre un outil pratique indépendant des variations latérales de faciès sédimentaires, puisqu'il est basé sur les niveaux évolutifs des taxa fossiles, sur un territoire géographique relativement contraint. Cette échelle a été proposée aussi pour s'affranchir notamment des questions de limites de zones, ou d'étages, «mammaliens», récurrentes en stratigraphie, puisque les faunes repères MP (et le sédiment qui les renferment) peuvent être considérées comme un horizon temporel. Les faunes comprenant les mêmes grades évolutifs des fossiles index que ceux du niveau repère en sont rapprochées. Les autres s'ordonnent au dessus (grades plus évolués) ou au dessous (moins évolués), plus ou moins proches du MP précédent ou du suivant. Ce système n'est pas moins précis que la référence d'un site à une zone d'extension (supposée) de taxons, avec FAD et LAD; il n'a pas la prétention d'englober tout le temps écoulé, ni de représenter une biostratigraphie de plus, parallèle à la Géochronologie. La calibration de l'échelle des MP et les relations avec l'échelle géochronologique globale (Gradstein et al., 2004), nécessitent la mise en œuvre de méthodes magnétostratigraphiques, radiochronologiques le cas échéant, et des corrélations éventuelles avec le registre marin, directes ou indirectes, tout comme c'est le cas pour celle de zones ou étages mammaliens. Seuls quelques rares points de calibration s'avèrent possibles, mais leur nombre augmente avec la découverte de nouveaux sites et l'évolution des techniques. Par ailleurs, l'existence de ces points d'étalonnage permet un contrôle des hypothèses phylogénétiques sur lesquelles repose la définition des grades évolutifs, et évite les raisonnements circulaires. Enfin, la numérotation des MP1 à 30 ne limite cependant pas le nombre de barreaux de l'échelle; en effet, des niveaux intermédiaires ont pu être définis le cas échéant (par ex. MP 17a et



MP 17b; MP 28a et MP28b), d'autres le seront encore.

Différents parcours de l'antérolophulide

Figure 3.— Terminologie utilisée pour les dents jugales supérieures (a) et inférieures (b) des rongeurs Theridomyidae et Ischyromyidae. Chez ces derniers, le protolophe et le métalophule I sont directement liés au protocône. Chez les Gliridae, les lophes transverses entre protolophe et métalophe sont les centrolophes.

Le système des MP comme tout système biochronologique, intimement lié au support stratigraphique ou non, nécessite une définition précise et fiable des taxons index. Alors, si les faunes des MP sont suffisamment diverses et les grades évolutifs solidement argumentés, à côté de ces grades évolutifs, la nature et la situation de leur gisement - repère peuvent être le support des points de calibration avec l'échelle

géochronologique. Quand ce n'est pas le cas, les questions demeurent difficilement solubles, et les discussions interminables. Cette question est abordée ici pour les gisements à mammifères contenus dans des sédiments marins bartoniens, ou corrélés avec, et plus particulièrement pour le niveau - repère MP15.

ETUDE SYSTEMATIQUE

Superfamille ISCHYROMYOIDEA WOOD, 1937 Famille ISCHYROMYIDAE ALSTON, 1876 Sousfamille PSEUDOPARAMYINAE MICHAUX, 1964

Genre PLESIARCTOMYS BRAVARD, 1850

Trois espèces du genre sont connues et décrites dans le Bartonien: 1) *P. spectabilis* MAJOR (Escarguel, 1999: MP14) qui pourraît être le terme d'une lignée phylétique issue de *P. lapicidinarum* ESCARGUEL de l'Eocène inférieur (Escarguel, 1999: 179; MP8-9); 2) *P. huerzeleri* WOOD; 3) *P. curranti* HOOKER, dont les relations avec les formes plus récentes ne sont pas connues (Escarguel, 1999). Deux dents de Chéry-Chartreuve sont attribuées à *Plesiarctomys huerzeleri*. L'espèce n'a pas été retrouvée à Rocourt-Saint-Martin.

Plesiarctomys huerzeleri WOOD, 1970

Holotype: mandibule gauche avec M¹⁻² (Lyon 4912) de Robiac, Gard, France: Wood, 1970: 255, fig. 5.

Répartition: Eocène moyen terminal (Bartonien), niveau-repère MP16; Chéry-Chartreuve (Aisne), Creechbarrow (Hampshire Basin, Angleterre); Robiac (Gard), La Milette (Tarn); Eclepens Gare et A (Mormont, Jura Suisse); Le Bretou (Tarn et Garonne, Quercy).

Diagnose originale: Wood, 1970: 256.

Diagnose émendée: Hooker, 1986: 288.

Matériel de Chéry-Chartreuve (Pl. 1, Fig. a):

1 M_{1-2} : CHC88, dimensions maximales, 5,6 x 6,2 - table d'usure, 5,5 x 5,0

1 M₃: CHC86, très usée, 4,4 x 4,3.

Description:

 M_{1-2} : Sur l'unique dent, moyennement usée, les lophides apparaissent massifs avec un entolophide continu rejoignant l'ectolophide au niveau du mésoconide. Elle est comparable par ses dimensions à l'espèce décrite à Creechbarrow (Hooker, 1986: 284, 288, 292; Fig. 29, pl.14). M_3 : Une dent est attribuée à cette espèce en raison de sa taille. La surface occlusale est illisible.

Sousfamille AILURAVINAE MICHAUX, 1968

Genre AILURAVUS RÜTIMEYER, 1891

Espèce-type: Ailuravus picteti RÜTIMEYER, du Geiseltal OMK, Eocène moyen, MP 13

Espèces attribuées et repartition: *A. michauxi* HARTENBERGER, Pourcy (bassin de Paris), Rians (Provence), Mas de Gimel et Naples (Hérault), (MP8-9-10), *A. macrurus* WEITZEL (MP11), *A. stehlinschaubi* WOOD (MP16)

Diagnose: Escarguel, 1999: 120-121.

Ailuravus subita nov. sp.

(Pl. 1, Fig. b-g)

Derivatio nominis: latin *subita* = imprévu, inattendu, en raison de la présence inattendue dans ce niveau de l'Eocène d'une espèce de petite taille de ce genre.

Holotype: spécimen CHC14, M¹ gauche (Pl. 1, Fig. b).

Gisement-type: Chéry-Chartreuve (Aisne, France)

Diagnose: espèce de dimensions un peu plus faibles que celles d'*Ailuravus michauxi*. Se distingue morphologiquement de ce dernier par des M^{1-2} avec hypocône développé et une tendance marquée à la lophodontie, le mésostyle développé, notamment sur M^2 . P₄ avec ectolophide complet fortement renflé au niveau du mésoconide. Bassin du trigonide fermé postérieurement par le métalophide I relié par une crête mésio-distale à l'antéroconide. Métalophide I complet sur M₁, incomplet sur M₂. Métalophide II toujours absent sur les M₁₋₂ observées avec crêtes transverses se développant à partir de l'ectolophide et parfois dédoublement de l'hypoconulide.

Répartition: espèce pour le moment connue du seul gisement de Chéry-Chartreuve (Aisne, MP15?).

Matériel et dimensions: (Fig. 4)

Les mensurations, prises selon les indications d'Escarguel (1999: 115), sont données comme suit: Longueur x largeur, pour les dents supérieures, et Longueur x largeur trigonide x largeur talonide, pour les dents inférieures.

1 P⁴, CHC11 (2,72 x 2,84); 1 M¹, CHC14 (3,28 x 3,72); 1 M¹, fragmentaire (CHC15); 1 M², CHC17 (3,16 x 3,48); 1 M² endommagée, CHC18 (3,08 x 3,44); 1 M² fragmentaire, (CHC16); 3 fragments de M¹⁻² (CHC12, 13, 15); 2 M³, CHC19 (3,24 x 3,28), CHC20 (3,04 x 3,20); 3 P₄, CHC21 (3,48 x 2.16 x 2,80), CHC22 (3,40 x 2,40 x 2,80), CHC23 (3,48 x 2,28 x 2,78); 2 M₁, CHC26 (3,04 x 2,36 x 2,72), CHC24 (3,32 x 2,60 x 3,00); 1M₂, CHC24 (3,20 x 3,00 x 3,08); $5M_{1-2}$ fragmentaires; 2 M₃, CHC33 (3,88 x 3,32 x

3,00) et CHC32 très endommagée.

Description:

Dents supérieures

P⁴: le spécimen CHC11, dont l'émail a disparu, est attribué à ce type dentaire en raison du fort développement du parastyle donnant un aspect cordiforme à la dent. L'hypocône très proche du protocône en est toutefois bien distinct. Le mésostyle est présent ainsi que le protoconule qui ne semble pas dédoublé.

 M^1 : sur le seul spécimen complet en bon état (CHC14: holotype, Pl.1, Fig. b) l'hypocône est fort, d'importance comparable au protocône. Ces deux cuspides sont reliées par un court endolophe et le sinus lingual, profond, pénètre moins labialement que sur M^2 . Le paracône est un peu plus volumineux que le métacône. Le cingulum antérieur, bien développé, rejoint au niveau du parastyle un système de crêtes qui isole une fossette au pied du paracône. Une arête distale relie le paracône au mésostyle. Ce dernier est puissant, prolongé en arrière par une crête que rejoint une autre crête descendant du métacône. Le protolophe et le fort bras médian du protocône recourbés vers l'avant s'insèrent sur le protoconule non dédoublé. Le métaconule est dédoublé. Le métaconule lingual est relié par une crête au protocône et, distalement, au milieu du postérolophe par une crête oblique. Une forte crête relie le sommet du métaconule labial au métacône. Le postérolophe atteint le métastyle où il se relie à une arête distale issue du sommet du métacône. Un fragment lingual (CHC15) montre les mêmes caractéristiques que l'holotype et appartiendrait à une M^1 .

M²: l'unique spécimen complet et très frais (CHC17, Pl.1, Fig. c) montre une partie postérieure réduite par rapport à la M¹, métacône et hypocône étant plus petits que les paracône et hypocône. Protocône et hypocône sont reliés par un court endolophe, et le sinus lingual, profond, pénètre moins labialement que sur M¹. Le cingulum antérieur se renfle au niveau de l'antérostyle et rejoint un parastyle faible mais distinct. Le protolophe et le bras médian du protocône recourbés vers l'avant s'insèrent sur le protoconule non dédoublé. Une crête basse relie le protoconule à l'antérostyle. Le mésostyle est allongé mésiodistalement. Deux crêtes marquées descendent des sommets des métacône et paracône et convergent vers cette crête mésostylaire, l'ensemble formant une sorte d'ectolophe. Le métaconule est dédoublé. Deux arêtes linguales de part et d'autre du métacône ont tendance à embrasser le métaconule labial. Le spécimen CHC18, très corrodé et amputé de son bord labial, montre des caractéristiques comparables.

 M^3 : la moitié antérieure de la dent (Pl. 1, Fig. d) ressemble à une M^{1-2} : le paracône domine nettement la surface de la dent. La partie linguale du protolophe est forte. Le paraconule est bien développé et relié à l'antérolophe. En arrière, deux crêtes convergent vers le centre de la dent au niveau d'une zone totalement arasée (métaconule qui devait être réduit?) reliée au protolophe. Une de ces crêtes (métalophe) provient d'un faible renflement labial du cingulum postérieur (métacône), une deuxième est issue du postérolophe, labialement à l'hypocône qui est réduit et renfle très modérément le cingulum postérieur.

Dents inférieures:

P4: l'émail légèrement chagriné est particulièrement bien visible sur le spécimen

CHC23 (Pl. 1, Fig. e). Sur les trois dents, le métaconide et, à un degré moindre, l'hypoconide, sont nettement plus hauts que les protoconide et entoconide. Sur CHC21 et CHC23, la vallée du trigonide est étroite, ressérée entre les deux conides antérieurs. Le métalophide est complet sur les trois dents, l'antérolophulide, prenant naissance à proximité du protoconide, le relie à l'antérolophide au niveau de l'antéroconide. Une crête métastylide descend du sommet du métaconide jusqu'à la base de l'entoconide. L'ectolophide est complet; le mésoconide a une vaste base, mais sur les 2 dents, peu usées, il n'élargit que modérément la partie supérieure de cette crête. Un éperon postérolabial du protoconide descend jusqu'à joindre l'ecto-mésostylide, fermant partiellement le sinuside. Sur CHC22, cet éperon se divise au point de jonction. Le postérolophide s'abaisse du côté lingual. Il porte un hypoconulide plus haut que l'entoconide. Sur CHC22, l'entolophide se dirige vers l'arrière et rejoint le postérolophide qui s'interrompt à ce niveau. Sur CHC23, l'entolophide, d'abord dirigé vers l'ectolophide, s'incurve à angle droit vers l'arrière et rejoint le postérolophide lingualement à l'hypoconulide. Le postérolophide s'abaisse jusqu'au bord lingual de la dent au pied de l'entoconide. Sur CHC21, l'entolophide rejoint l'ectolophide en arrière du mésoconide comme sur les M_{1-2} .

 M_1 : sur le spécimen CHC27, le trigonide est fermé postérieurement par un métalophide I complet. Le bras antérieur du protoconide rejoint l'antéroconide; la puissante branche linguale de l'antérolophide se relie au métaconide et isole une dépression en avant du métalophide I tandis que la branche labiale s'abaisse rapidement laissant l'antésinuside largement ouvert. La crête métastylide descendant du métaconide vers l'entoconide s'interrompt avant la base de ce dernier, ce qui laisse le bassin du talonide largement ouvert lingualement. L'ectolophide est continu. Le mésoconide est fort et triangulaire. Une ride d'émail issue de l'avant de ce tubercule évoque une ébauche de mésolophide. L'entolophide s'insère en arrière du mésoconide, en avant du bras antérieur de l'hypoconide. Un cingulide postérieur continu, d'où pointe un fort hypoconulide doublé d'un petit renflement du côté lingual, s'abaisse jusqu'à la base de l'entoconide et rejoint son flanc distal en se relevant. Les deux autres M_1 (CHC25 et 26), endommagées, semblent avoir eu un schéma dentaire comparable. Sur CHC25, deux crêtes d'émail, obliques dirigées vers l'arrière, issues de l'ectolophide en avant du mésoconide, se dirigent vers le bord lingual; l'antérieure qui est la plus longue ne réalisant que le tiers de ce trajet. Une forte pointe d'émail s'observe à mi-chemin de l'extrémité de la seconde et de l'entolophide.

 M_2 : sur le spécimen CHC24 (Pl.1, Fig. f), le lobe antérieur est moins réduit que sur les M_1 . Le métalophide ne rejoint pas le bras antérieur du protoconide. Ce dernier est relié à l'antéroconide par un antérolophulide. Comme sur M_1 , la puissante branche linguale de l'antérolophide se relie au métaconide tandis que la branche labiale s'abaisse et laisse l'antésinuside ouvert. L'ectolophide est continu avec un mésoconide fort, sans exagération, d'où part un ectomésolophide. Il n'y a pas de mésostylide. L'entolophide, complet, est plus bas que l'ectolophide. Le cingulide postérieur montre, comme sur M_1 , un fort hypoconulide doublé lingualement d'un tubercule accessoire. Deux M_{1-2} très fragmentaires montrent des variations du lobe postérieur, telle la position de l'encoche du postérolophide: entre hypoconide et hypoconulide sur CHC29, ou au niveau de l'entoconide sur CHC30. M_3 : fortement usé, le spécimen CHC33 (Pl. 1, Fig. g) est relativement allongé par rapport aux M_2 . Dans le bassin du talonide, l'entolophide est constitué comme sur M_2 .

Discussion:

La morphologie et les dimensions de cette nouvelle espèce suggèrent d'étroites affinités avec *Ailuravus michauxi* ESCARGUEL. Or, cette dernière a été décrite dans des gisements d'âge Yprésien, notamment dans le Bassin de Paris, rapportés aux niveaux MP 8, 9 et 10 (Escarguel, 1999). Il existerait donc un hiatus important dans la connaissance d'une hypothétique lignée qui, prenant naissance dans les populations d'*A. michauxi*, réapparaîtrait à Chéry-Chartreuve avec *A. subita* nov. sp., donc bien plus tard, dans le Bartonien. Si les dimensions de l'espèce bartonienne *A. subita* nov.sp. semblent, sur la base des quelques spécimens connus, proches de celles d'*A. michauxi*, la connaissance de sa variabilité morphologique est cependant très limitée. Les caractères présents chez cette espèce diffèrent cependant de ceux d'*A. michauxi*. La



Fig. 4.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) d'Ailuravus subita nov.sp. (triangles). Les dimensions d'A. michauxi HARTENBERGER (Prémontré), A. picteti RÜTIMEYER (Geisestal) et A. stehlinschaubi WOOD (Mormont) sont tirées de G. Escarguel, 1999. Les dimensions d'A. macrurus WEITZEL de Messel sont celles fournies par A.E.Wood, 1976, p.12.

molarisation des dents jugales supérieures, notamment, y est plus accentuée, avec le développement important de l'hypocône, et la lophodontie y est plus marquée.

Superfamille GLIROIDEA MUIREAD, 1819 Famille GLIRIDAE THOMAS, 1897 Sousfamille GLAMYINAE VIANEY-LIAUD, 1994

Genre GLAMYS VIANEY-LIAUD, 1989

Espèce - type: *Glamys priscus* (STEHLIN & SCHAUB) **Diagnose du genre:** Vianey-Liaud, 1994: 123.

Glamys aff. robiacensis (HARTENBERGER, 1965)

Matériel de Chéry-Chartreuve:

Dimensions: (L x l); Figure 5.

P⁴: CHC41, 0,73 x 0,93; M¹⁻²: CHC42, 0,93 x 1,09; CHC43, 0,93 x 0,96; CHC44, 0,97 x 1,15; CHC45, 0,98 x 1,14; M₁₋₂: CHC46, 0,93 x 0,99; CHC47, 0,94 x 0,95; CHC48, 0,94 x 0,98; CHC49, 1,01 x 1,16.



Figure 5.— Diagramme bivarié des dimensions (L x l) de *Glamys* de Rocourt-Saint-Martin et Chéry-Chartreuve. Les rectangles correspondent aux limites de variation des dimensions de *Glamys* aff. *robiacensis* de Grisolles (d'après Hartenberger et Louis, 1976), et de *Gl. robiacensis* type de Robiac (d'après Hartenberger, 1971b)

Description:

Cinq dents supérieures sont attribuées au genre *Glamys*, du fait de leurs tubercules principaux saillants et de la forme en V dissymétrique du trigone. Trois dents

inférieures leur sont associées.

Dents supérieures:

P⁴ gauche, CHC41 (0,73 x 0,93), (Pl. 1, Fig. h): l'antérolophe est réduit par rapport au protolophe. Le protocône est séparé par une encoche de l'extrémité linguale du postérolophe. Ce dernier se relie fortement au métacône à son extrémité labiale. Le centrolophe antérieur est en deux parties: labiale issue du paracône, qui occupe le premier tiers du bassin central; linguale, qui prend naissance au niveau d'une crête transverse issue du protolophe, et qui se termine au pied du protocône. Une courte crête d'émail, ébauche de centrolophe postérieur, s'observe dans le bassin central.

M¹⁻², CHC42-43-44: ces trois molaires supérieures ont en commun leur angle antéro-interne oblique du fait du net retrait labial de l'extrémité linguale de l'antérolophe par rapport au protocône. Sur CHC42 (Pl.1, Fig. i) on observe un court centrolophe antérieur relié au paracône par sa base, et plus lingualement un petit soulèvement d'émail dans le bassin central. L'hypocône, fort, élargit la dent du côté postérolingual. Le postérolophe s'abaisse du sommet de l'hypocône puis rejoint la base du métacône. Les deux autres spécimens sont fortement usés toutefois, sur CHC43, on distingue encore les éléments principaux du schéma dentaire qui est comparable à celui de l'échantillon CHC42, tandis qu'un court centrolophe antérieur s'observe encore sur CHC44.

M^{?2} gauche, CHC45 (Pl.1, Fig. j): cette dent est décrite séparément en raison de sa morphologie qui suggère l'existence de deux espèces dans les molaires supérieures de Chéry-Chartreuve. Comme sur les dents de l'espèce de Robiac, l'antérolophe est disposé parallèlement au protolophe. Une crête accessoire relie ces deux crêtes du côté labial. Mais sur cette dent la terminaison linguale renflée du protolophe se situe au même niveau que le protocône, donnant à ce spécimen une forme rectangulaire, ce qui en fait une M2 plutôt qu'une M1. Un centrolophe postérieur se développe sur les deux tiers de la longueur du trigone. Il en part latéralement plusieurs crestules dont deux le relient au métalophe. L'extrémité linguale du postérolophe, surmontant un hypocône renflé, est séparée de l'extrémité linguale du métalophe. Cette morphologie est donc plus compliquée que celle des dents de l'espèce-type de Robiac, et rappelle un peu celle observée chez *Glamys devoogdi* de Hoogbutsel. Pour l'instant elle reste incluse dans l'espèce affine de *robiacensis*, sachant que, en son absence, les autres dents auraient été attribuées sans incertitude à l'espèce *Glamys robiacensis*.

Dents inférieures:

Dans tous les cas l'entoconide est isolé du métaconide. Le mésolophide ne dépasse guère la moitié de la longueur du bassin central (CHC48) ou se prolonge de façon plus ou moins fragmentaire du côté lingual. Une ébauche de crête accessoire est présente en arrière du mésolophide. Le protolophide rejoint ou non (CHC46- CHC48, Pl.1, Fig. k, m) le métaconide. Un entolophide est présent seulement sur CHC47, il est court et se courbe rapidement pour rejoindre le postérolophide (Pl. 1, Fig. l).

Matériel de Rocourt-Saint-Martin: (Pl. 2, Fig. m)

Cette localité n'a livré qu'une M^{1-2} gauche isolée (0,93 x 1,05). L'antérolophe est disposé parallèlement au protolophe. Une crête accessoire relie ces deux crêtes du côté labial. Un centrolophe postérieur se développe sur les deux tiers de la longueur du

trigone. L'hypocône est fort. L'extrémité linguale du postérolophe est séparée de l'extrémité linguale du métalophe.

Sousfamille GLIRAVINAE STEHLIN & SCHAUB, 1951

Genre GLIRAVUS STEHLIN & SCHAUB, 1951

Gliravus sp. indet.

CHC49 (Pl.1, Fig. n): les dimensions de cette M_2 de Chéry-Chartreuve sont nettement supérieures à celle des autres dents inférieures, particulièrement la largeur. Elle en diffère aussi par l'absence de crête accessoire, l'isolement du mésostylide, le métaconide plus court mésiodistalement, l'extrémité du mésolophide moins labiale. Elle rappellerait plutôt *Gliravus daamsi* BOSMA & DE BRUIJN (1982), cependant le mésolophide n'est pas connecté à l'entoconide. Mais, comme souligné précédemment (Vianey-Liaud, 1994: 129), on connaît mal la variabilité de cette espèce.

Discussion:

Deux espèces du genre Glamys sont actuellement formellement nommées dans le Bartonien (Vianey-Liaud, 1994), il s'agit de Glamys robiacensis (Hartenberger, 1965) dont la localité type est Robiac Nord (Gard), et Glamys hookeri (Harrison, 2002). G. hookeri, de Creechbarrow, diffère de Gl. robiacensis par sa plus grande taille, l'absence de crestules à la surface de l'émail, le mésolophide plus souvent long et le métalophide toujours complet (Harrison, 2002: 14). Hartenberger (1976) considère le matériel de Grisolles comme une forme affine de celle de Robiac mais, en remarque préliminaire, souligne des dimensions légèrement supérieures à la population-type. Il précise que « la forme de Grisolles est plus évoluée par l'aspect des crêtes des molaires supérieures, le développement de leur centrolophe et des M_3 inférieures plus complexes que chez l'espèce de Robiac » et en tire argument pour considérer Grisolles comme plus récent que Robiac. En fait, la variabilité des gliridés de la fin de l'Eocène moyen est mal connue, et les indices d'une certaine diversité spécifique sont progressivement apparus, malgré le faible nombre de spécimens. Plusieurs lignées de Gliridae trouvent leur origine à la fin de l'Eocène moyen sinon plus tôt, qu'il s'agisse des genres Glamys, Gliravus ou Bransatoglis (par exemple: Hartenberger, 1971b; Hartenberger & Louis, 1976; Vianey-Liaud 1994, 2003; Harrison, 2002). L'antériorité éventuelle de Grisolles par rapport à Robiac ne peut donc être fondée sur les Gliridae.

Les dimensions des molaires de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin se situent au sein de l'aire de répartition des dents de *Glamys* aff. *robiacensis* de Grisolles. Comme dans ce dernier gisement (pour une M_{1-2}) un spécimen de M^{1-2} de Chéry-Chartreuve se distingue par la présence de crestulations accessoires relativement nombreuses, tandis qu'une M_{1-2} , plus large que les autres, est au contraire caractérisée par l'absence de crestules. Cette dernière est un peu plus grande que ses homologues de Grisolles (Fig. 5); elle évoque le genre *Gliravus*.

Ainsi, ce qu'on l'on observe à Chéry-Chartreuve (*Glamys* aff. *robiacensis* + 2 autres espèces possibles) va dans le sens d'une diversité des Gliridae bartoniens, mais

l'indigence du matériel n'autorise pas une attribution taxonomique plus précise. Dans le gisement de Lautrec (Tarn), on retrouve quelques molaires de *Glamys* aff. *robiacensis*, et une M2 inférieure très proche du *Gliravus* sp. indet. de Chéry-Chartreuve.

Superfamille THERIDOMYOIDEA ALSTON, 1876

La superfamille Theridomyoidea est définie par la structure hystricomorphe du crâne associée à la sciurognathie de la mandibule, et une formule dentaire 1/1 I, 1/1 DP et P et 3/3 M. Le plan dentaire, initialement tétralophodonte aux molaires supérieures (avec l'hypocône aussi gros que le protocône) et trilophodonte aux molaires inférieures, évolue vers la pentalophodontie chez les Theridomyidae, notamment, suivant des modalités et à des vitesses différentes en fonction des lignées, au sein des deux familles. De la même façon, une molarisation plus ou moins forte affecte les prémolaires et dents déciduales différentes eles lignées.

La subdivision de cette superfamille entre la famille des Pseudosciuridae ZITTEL, comprenant uniquement des formes à dents brachyodontes, et celle des Theridomyidae ALSTON, avec les formes à tendances évolutives hypsodontes, est apparue d'abord comme paraphylétique, ces familles représentant des grades évolutifs. De ce fait, une subdivision sous-familiale prenant en compte les lignées évolutives a ensuite vu le jour au sein des deux familles, toujours conservées, mais dont le contenu s'est vu remanié (Thaler, 1966; Hartenberger, 1971a, 1973). Avec l'enrichissement des archives fossiles, l'une de ces sousfamilles, les Remyinae, a été élevée au rang de famille (Quer & Agusti, 2010) - proposition qui n'est pas retenue ici (voir plus loin, p. 237) - tandis que les genres primitifs, tels *Paradelomys* et *Protadelomys* voient leurs relations phylogénétiques réinterprétées (Hooker & Weidmann, 2007).

Le contenu générique de la famille des Pseudosciuridae a fait l'objet de controverses, et questionne le périmètre de certaines des sousfamilles incluses. Ainsi, Escarguel (1998) a mis en cause l'attribution par Hooker (1986) au même genre Sciuroides, des deux espèces S. romani HARTENBERGER, et S. siderolithicus PICTET & HUMBERT, et leur mise en synonymie; elles étaient attribuées par Hartenberger (1971a, 1973) à deux sousfamilles différentes, respectivement celle des Pseudosciurinae et celle des Sciuroïdinae. Le rétablissement du taxon Sciuroides romani (Hooker & Weidmann, 2000), distinct de Sciuroides siderolithicus - lequel est l'espèce type du genre type de la sousfamille des Sciuroidinae sensu Hartenberger (1971a, 1973) redonnerait validité à cette sousfamille. Escarguel critiquait aussi la position systématique des genres Protadelomys HARTENBERGER (1968) et Paradelomys (THALER) (1966) au sein des Pseudosciuridae (sensu Hooker, 1986), ces genres représentant vraisemblablement des formes primitives de Theridomyidae. L'analyse phylogénétique de Marivaux et al. (2004) installe Protadelomys comme groupe frère des Theridomyidae, tandis que Suevosciurus (seul genre de son groupe traité dans cette analyse) représente la branche Pseudosciuridae de la dichotomie Eocène supérieur des Theridomyoidea. Hooker & Weidmann (2007, 2010) acceptent ce point de vue suite à leur analyse phylogénétique des Pseudosciuridae, en considérant Protadelomys comme le taxon basal de l'ensemble des Theridomyidae et Paradelomys, comme groupe frère des Columbomyinae. Pour eux, la famille des Pseudosciuridae est alors

monophylétique, incluant seulement les genres *Pseudosciurus*, *Treposciurus*, *Tarnomys*, *Suevosciurus* et *Sciuroides*. Dans le cadre de ce travail, après examen des caractères des différents genres, nous suivons cette conclusion.

Famille PSEUDOSCIURIDAE ZITTEL, 1893

Genre type: Pseudosciurus HENSEL, 1856

Diagnose originale: Schmidt-Kittler (1971)

Diagnoses émendées: Hartenberger (1971a, 1973), Hooker (1986), Hooker & Weidmann (2000).

Dans les deux localités étudiées, les Pseudociuridae sont représentés par les genres Sciuroides MAJOR, Treposciurus SCHMIDT-KITTLER et Suevosciurus DEHM. Les deux derniers genres montrent des ressemblances morphologiques, comme la claire lophodontie des molaires inférieures, avec les métalophide et entolophide complets et parallèles, l'antéroconide et l'antésinuside relativement réduits, l'ectolophide relativement court, avec le mésoconide très proche de l'hypoconide, tandis que chez Sciuroides, le métalophide est souvent interrompu, et constitué de deux parties - labiale et linguale -, l'ectolophide est plus long avec un mésoconide plus central, et l'antéroconide est fort. De Creechbarrow (Hampshire Basin, Angleterre), Hooker (1986) a décrit deux nouvelles espèces, Treposciurus preecei et Suevosciurus authodon, abondantes, chacune présentant une très forte variabilité morphologique. Il en est notamment ainsi de la fréquence, de la force et de la position du point d'attache sur l'endolophe/l'hypocône du métalophule I; ou bien de la fréquence du métaconule 2; ou enfin le niveau de l'attache de l'ectolophide sur l'entolophide, plus (Suevosciurus) ou moins (Treposciurus) proche de l'hypoconide. Cette variabilité est différente et définie statistiquement pour chacune, T. preecei étant par ailleurs clairement de plus petites dimensions que S. authodon.

Genre SCIUROIDES MAJOR, 1873

Sciuroides russelli HARTENBERGER & LOUIS, 1976 (Pl. 2; Fig. 6 et 7)

Holotype: fragment de mandibule P₄-M₂, GRI969 coll. P. Louis.

Gisement type: Grisolles (Aisne, Bassin de Paris, Bartonien, MP16).

Diagnose originale: Hartenberger & Louis, 1976.

Diagnose émendée: La diagnose originale de l'espèce a été complétée par Hooker (1986: 301) dans la diagnose différentielle de l'espèce *Sciuroides rissonei*. Il indique que *Sciuroides russelli* en diffère par «... l'émail des molaires fortement ridé. Les ectolophides de ses prémolaires et molaires inférieures sont courbés en leur milieu, la moitié mésiale étant oblique, la moitié distale (avec le mésoconide) parallèle au bord labial de la dent. L'ectolophide joint l'hypolophulide très près de l'hypoconide

(traduction de l'anglais)».

Matériel de Rocourt-Saint-Martin: (Pl. 2, Fig. a-d, h)

La morphologie des quelques spécimens trouvés à Rocourt-Saint-Martin et dans le niveau d'argile à coquilles qui le surmonte, permet de les attribuer à *Sciuroides russelli* (Pl. 2, Fig. a-g et Fig.7).

P⁴ (Pl. 2, Fig. a), 2,30 x 2,48: le protocône et l'hypocône sont très rapprochés, le sinus très peu profond. L'antérolophe se développe légèrement vers l'avant du côté labial. Les rides de l'émail forment un réseau complexe dans lequel on identifie: le paraconule relié par deux crêtes d'émail à l'antérolophe, le métalophule II relié à la fois à l'hypocône et au postérolophe, le métaconule et le métalophule I qui est incomplet.

M¹⁻² fragmentaire, (Pl. 2. Fig. b), 2,48 x 2,89: la dent fortement usée laisse toutefois voir les grands traits de sa structure. L'endolophe relie fortement protocône et hypocône, le sinus est peu profond. Les flancs du protolophe portent des crénulations prononcées du côté mésial. Le paraconule, fort, atteint par sa base celle de l'antérolophe et il est relié au bras médian du protocône. Le bras postérieur de ce tubercule se noie dans les renflements de l'émail du bassin central et envoie distalement une faible crête longitudinale basse qui rejoint le métaconule. Le métaconule est plus développé que le paraconule. Le métalophule II se relie à l'hypocône et porte des crénulations du côté mésial. Le métalophule I est présent mais court et interrompu.

 M^3 (Pl. 2, Fig. d), 2,73 x 2,65: le lobe postérieur de la dent est nettement réduit et le contour de la dent est triangulaire. Le puissant paraconule s'allonge vers l'antérolophe sans l'atteindre. Quelques crénulations sont présentes sur le flanc antérieur du protolophe. De nombreux replis d'émail parallèles occupent le bord labial de la dent. L'hypocône est réduit en arrière du métaconule qui est de taille comparable au paraconule. Le métacône et le métalophule se confondent avec les rides d'émail de la partie postéro-labiale de la dent.

M³ usée, (Pl. 2, Fig. c), 2,66 x 2,34: le lobe postérieur n'a plus d'émail; il est plus allongé mésiodistalement que sur le spécimen précédent. Le bassin antérieur de la dent ne présente pas de crénulation. Le paraconule est bien développé. Une crête longitudinale, la mure, sur laquelle vient s'insérer le métalophule, double labialement l'endolophe.

 M_{1-2} fragmentaire, (Pl. 2, Fig. h), (- x 2,73): le lobe antérieur de la dent manque. Le bord labial est endommagé. L'émail des molaires est fortement plissé. Les plissements arborescents de l'émail du bassin central forment un réseau connecté à l'ectolophide et aux lophides transverses. Le bassin post-entolophide présente également des crénulations qui se relient à l'entolophide ou au postérolophide. L'ectolophide rejoint l'entolophide très près de l'hypoconide, à l'extrémité du très court bras antérieur de ce dernier. Visible du fait de l'usure, l'axe de dentine de l'ectolophide indique son court trajet rectiligne, parallèlement au bord labial, de part et d'autre du mésoconide renflé en son milieu. Il s'infléchit à peine pour rejoindre le bras postérieur - à peine oblique - du protoconide.

Matériel de Rocourt-Saint-Martin, niveau argile à coquilles: (Pl. 2, Fig. e-g).

P⁴, RNC03 (Pl.2, Fig. e), 2,45 x 2,48: cette dent est endommagée, fortement usée.

L'émail n'est que très partiellement conservé. L'antérolophe se développe vers l'avant du côté labial mais le parastyle n'est plus visible. Le paraconule est fort et allongé obliquement vers l'avant, parallèlement à la région de l'antérostyle du protolophe. Le protône et l'hypocône sont très rapprochés, l'endolophe est court, mais le sinus bien marqué et symétrique. Le lobe postérieur est très endommagé mais on reconnaît le métalophule I qui est complet et s'insère sur l'hypocône.

M¹⁻², RNC02, (Pl. 2, Fig. f), 2,73 x 2,95: sur cette dent, très corrodée, on observe le paraconule dont la base semble avoir atteint au moins la moitié de la distance au bord antérieur de la dent. L'endolophe forme un angle rentrant bien marqué. Le sinus est symétrique et assez profond. Le métalophule II se termine sur l'hypocône au même endroit ou se relie le métaconule. Le métalophule II est présent; il est impossible de préciser s'il était relié au métaconule ou interrompu. Le mésostyle est isolé.

 M_{1-2} , RNC01, (Pl. 2, Fig. g), 2,86 x 2,57: cette dent, endommagée et corrodée, présente de nombreuses crénulations dans le talonide. Le métaconide domine la dent. Il n'y a pas de mésoconide reconnaissable. Dans la partie antérieure, très endommagée, il semble possible d'identifier une faible liaison du métalophulide lingual avec le bras antérieur du protoconide (métalophulide labial). Le bassin postérieur de la dent montre quelques crénulations. Le postérolophide s'abaisse du côté lingual avant de remonter au flanc de l'entoconide.

Discussion:

Les dimensions des dents de Rocourt-Saint-Martin sont voisines de celles de *Sciuroides russelli* et de *Sc. rissonei*, qui se chevauchent, mais leurs caractéristiques morphologiques correspondent à celles de la population-type de *Sc. russelli* de Grisolles. En outre, les dimensions des M¹⁻² et M₁₋₂ de Rocourt-Saint-Martin entrent dans les limites de variation de l'espèce de Grisolles (Fig. 6). La P⁴ et une des M³ de Rocourt-Saint-Martin sont de dimensions inférieures à celles de *Sc. russelli* de Grisolles mais le nombre de spécimens mesurés dans les deux gisements est trop réduit pour conclure à une hypothétique augmentation de la taille. Ces dents sont toutes nettement plus grandes que celles de l'espèce *Sc. romani* HARTENBERGER de Robiac (Fig. 7).

Les espèces « bartoniennes » du genre *Sciuroides* sont de dimensions moyennes (Lmoy. M^{1-2} : = 2,37 mm pour *Sc. romani* de Robiac, la plus petite des espèces; = 2,68 mm pour *Sc. rissonei* de Creechbarrow; = 2,78 mm pour *Sc. russelli* de Grisolles). Connu par peu de spécimens, *Sc. siderolithicus*, dont le matériel-type provient d'Eclepens-Gare (Mormont, Suisse), avait été placé en synonymie avec *Sc. romani* de Robiac, du fait de sa petite taille (Hooker, 1986), puis en a été à nouveau séparé sur la base d'un complément de matériel en provenance des Alleveys (Hooker & Weidmann, 2007: 473) qui indiquerait pour *Sc. romani* des dimensions plus faibles que celles de la forme d'Eclepens-Gare. De nouvelles mesures des spécimens des M^{1-2} de Robiac nord attribuées à *Sc. romani* (Fig.7) élargissent la répartition des dimensions de l'espèce de ce gisement, mais en modifiant à peine leurs moyennes, et avec un coefficient de variation compatible avec une population unique (L moy. M^{1-2} : = 2,41, variation: 2,19-2,65, V = 5,39; 1. moy. M^{1-2} = 2,50, variation: 2,18-2,85, V = 7,22). La localité de Pontils 26 (Huesca, Espagne) a livré deux dents attribuées à *Sciuroides* cf. *romani* (Anadon *et al.*, 1983). Ce matériel (une M^{1-2} et une DP⁴) a été jugé composite ou non

étroitement apparenté à *Sciuroides* (Hooker & Weidmann, 2000: 27). Cette DP⁴ (1,72 x 1,98) est très différente de celles de *Sc. romani* de Robiac (dont le prélobe est très développé) mais ressemble aux DP4 que l'on peut observer chez *Protadelomys* (Pl. 8, Fig. t). Un *Protadelomys* de grandes dimensions serait donc présent à Pontils 26. Il existe par ailleurs, dans les collections de l'Université de Montpellier 2, une M₁₋₂ usée et endommagée et une M¹⁻² figurée par Anadon *et al.* (1983) provenant de cette localité et pouvant être attribuées à *Sc. romani*. Les dimensions de la M¹⁻² entrent dans les limites de variation de l'espèce de Robiac (MP16, Fig.7).



Figure 6.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) de trois espèces du genre *Sciuroïdes: Sciuroïdes rissonei* de Creehbarrrow (dimensions d'après Hooker, 1986), *Sciuroïdes russelli* de Grisolles (limites de variations d'après Hartenberger & Louis, 1976, le chiffre dans le rectangle indique le nombre de dents mesurées) et de Rocourt-Saint-Martin.

Les dimensions de *Sc. rissonei* HOOKER de Creechbarrow (17 dents mesurées, Hooker 1986) chevauchent en partie celles de *Sc. russelli*, dont le gisement-type est Grisolles (7 spécimens mesurés; Hartenberger & Louis, 1976). S'agit-il de la même espèce ? D'après Hooker, les deux taxons diffèrent par la forme de leur ectolophide et l'intensité des crénulations de l'émail des molaires (1986: 301). Or, la variabilité morphologique des populations de Grisolles ou de Rocourt-Saint-Martin est mal connue du fait du très faible nombre de spécimens, et de leur fort état d'usure, tandis que celles de Creechbarrow sont très peu ou pas usées. De ce fait, il n'est pas exclu que les deux taxons soient synonymes; cependant, en l'état des connaissances, ils sont conservés.



Figure 7.— Diagramme bivarié des dimensions (L x l) des M_{1-2} des Pseudosciuridae de Rocourt-Saint-Martin et Chéry-Chartreuve et de trois espèces bartoniennes du genre *Sciuroïdes: S. russelli, S. romani, S. rissonei*. Pour les gisements de Robiac et Grisolles les rectangles représentent les limites de variations données pour *S. romani* par Hartenberger (1973) et pour *S. russelli* par Hartenberger & Louis (1976).

Genre TREPOSCIURUS SCHMIDT-KITTLER, 1970

Espèce-type: *T. mutabilis* SCHMIDT-KITTLER, 1970. **Diagnose originale du genre:** Schmidt-Kittler, 1970. **Diagnose émendée:** Hooker, 1986: 308

Treposciurus cf. preecei HOOKER, 1986

Description:

Matériel de Rocourt-Saint-Martin: 2 P⁴: RSM10, 1,59 x 1,62; RSM11, 1,68 x 1,68; 2M¹: RSM12, 2,02 x 1,97, RSM13, 2,06 x 1,99; M²: RSM14, 1,93 x 1,86; P₄: RSM21, 2,51 x 1,66; M₁₋₂: RSM18, 2,09 x 1,84; M₃: RSM19, 2,36 x 1,83.

Dents supérieures:

P⁴ (Pl. 2, Fig. i): le métacône et particulièrement le paracône sont les cuspides dominantes. Le parastyle n'est pas renflé. Protocône et hypocône sont très rapprochés. Le sinus est à peine indiqué (RSM10) à très peu profond (RSM11, Pl. 2, Fig. i). Le paracône porte une arête distale qui s'abaisse vers le centre de la dent, le protolophule est très incomplet. Le paraconule se développe très en avant et prend part à la muraille antérieure: sur RSM10 il est relié au protocône tandis qu'il apparaît isolé sur RSM11. Le

métalophule II rejoint l'endolophe un peu en avant de l'hypocône, le métalophule I est interrompu. Le mésostyle renfle légèrement le bord labial et se prolonge par un court mésolophe du côté lingual. Les deux spécimens montrent un postérocône saillant.

 M^{1-2} : deux des trois M^{1-2} montrent un contour subquadratique. Elles sont attribuées à des M^1 . La troisième, avec son lobe postérieur moins large que l'antérieur, est considérée comme une M^2 du fait du retrait labial de l'hypocône.

M¹: le protocône et l'hypocône sont bien séparés et reliés par un endolophe en arc de cercle qui limite labialement un sinus symétrique bien marqué. Sur RSM13 (Pl. 2, Fig. j) le protolophule I porte un puissant paraconule, et s'insère au milieu du protocône, le protolophule II forme un arc de cercle complet. Le métalophule I est incomplet. Le métalophule II est complet et rejoint le métalophule I un peu avant l'insertion de ce dernier au milieu de l'hypocône. Le postérocône est net. Le mésostyle ne fait pas saillie sur le bord labial et n'est pas étiré mésiodistalement; il est prolongé par un court mésolophe. L'émail du bassin central présente quelques granulations grossières et a un aspect légèrement boursouflé par ailleurs. Le schéma dentaire de RSM12, usée et endommagée, montre les mêmes grands traits.

M²: RSM14 (Pl. 2, Fig. k): du fait du retrait labial de l'hypocône les deux bras de l'endolophe forment un quasi angle droit. Le sinus est bien marqué comme sur les deux M¹. Les métalophules I et II sont interrompus. Il n'y a pas de protolophule I. Le postérocone et surtout l'antérostyle sont renflés. Le mésostyle un peu étiré mésiodistalement fait saillie sur le bord labial.

Dents inférieures:

 P_4 , (Pl. 2, Fig. p): cette dent est usée et endommagée. L'ectolophide s'insère près de l'hypoconide à environ 1/3 de la distance de ce tubercule à l'entoconide. Le mésoconide occupe environ la moitié de l'ouverture du sinuside. On ne distingue pas de crénulations d'émail.

 M_{1-2} : bien que la dent soit très usée, on observe l'insertion de l'ectolophide très près de l'hypoconide à environ 1/3 de la distance de ce tubercule à l'entoconide, et un mésoconide qui occupe une grande partie du sinuside. Le métalophide est complet et rectiligne.

 M_3 , (Pl. 2, Fig. n): l'ectolophide s'insère à environ 1/3 de la distance de l'hypoconide à l'entoconide. De fortes rides d'émail parcourent les bassins du talonide.

Discussion:

L'espèce *Treposciurus preecei* est définie par 75 syntypes de Creechbarrow (Hampshire). Elle est caractérisée par une très forte variation morphologique, spécialement des molaires supérieures et ses dimensions chevauchent celles de *T. mutabilis helveticus* d'Eclepens B (Mormont). Elle en est similaire par sa morphologie et la gamme de ses variations morphologiques mais elle en diffère par ses dimensions moyennes plus faibles (Hooker, 1986). Hooker (1986: 315), distingue *Treposciurus* de *Suevosciurus*: « chez *Treposciurus*, lorsque sur les M¹⁻² le métalophule I est présent, complet ou incomplet, il est attaché de plus près du milieu de l'endolophe à plus près de l'hypocône » alors que « sur les M¹⁻² de *Suevosciurus*, le métalophule II, d'habitude absent, est présent de temps en temps, et seulement lingualement comme éperon ou

comme métaconule 1, et dans ce cas habituellement attaché à l'endolophe juste distalement à son milieu. Le métaconule 2 est d'ordinaire absent ». Les caractères des molaires supérieures décrites ci-dessus de Rocourt-Saint-Martin, où le métalophule I présente une partie labiale et rejoint dans tous les cas l'hypocône par sa partie linguale, correspondent à ceux de *Treposciurus*. Sur les molaires inférieures de *T. preecei* de Creechbarrow, l'ectolophide joint l'entolophide entre l'hypoconide et un tiers de la distance de l'hypoconide à l'entoconide (Hooker, 1986: 308).

Comme chez l'espèce de Creechbarrow, l'ectolophide s'insère aussi sur l'entolophide à quelque distance de l'hypoconide chez la forme de Rocourt-Saint-Martin, en tous cas plus loin que chez *Suevosciurus*. Ces caractéristiques morphologiques font donc partie de la variation observée chez *T. preecei*. Cependant, les dimensions des M^{1-2} , des M_{1-2} mais aussi des P_4 , sont toujours situées dans la partie inférieure des dimensions des dents correspondantes de cette espèce. Compte tenu de ces faits mais aussi de l'indigence du matériel on peut penser que cette forme est voisine de *T. preecei* mais on ne peut lui indentifier exactement le matériel de Rocourt-Saint-Martin.

Une M^{1-2} identifie une forme voisine à Grisolles (GRI955) dont les dimensions (2,13 x 1,95) se placent dans la marge de variation de l'espèce de Creechbarrow (Fig. 8). On retrouve sur cette dent la même disposition générale des éléments du plan dentaire que sur le spécimen RSM13 de Rocourt-Saint-Martin. Elle en diffère par un réseau de crénulations d'émail un peu plus développé et l'hypolophule plus long. Ces variations entrent dans le cadre des variations de la population-type de *T. preecei* (Hooker, 1986: 312). Sur le plan dimensionnel, les dents de Rocourt-Saint-Martin et Grisolles attribuées à *Treposciurus* se situent dans la moitié inférieure des limites de variation de l'espèce de Creechbarrow (Fig. 8 et 9).

Treposciurus sp.

(Pl. 2, Fig. o)

Matériel de Chéry-Chartreuve: CHC63, M₁₋₂, (2,02 x 1,78).

La dent, très peu usée, est un peu rétrécie en avant, ce qui signifierait que c'est plutôt une M_1 . L'entoconide et particulièrement le métaconide sont plus hauts et pointus que leur vis-à-vis. L'antéroconide est présent mais modéré. Il n'y a pas d'antérolophide.

Les crêtes transverses sont étroites; la jonction des parties entolophide et hypolophide de la crête transverse postérieure forme un angle ouvert antérieurement. Une encoche faible marque le milieu du métalophide (ce caractère s'observe chez quelques dents de *Treposciurus mutabilis* SCHMIDT-KITTLER (1970). L'ectolophide est aussi haut que l'entolophide: il forme un V constitué par les bras antérieur et postérieure. Le mésoconide forme un tubercule médian dont le flanc labial s'étend dans le sinuside sans former de crête. Il n'y a pas de mésolophide. Un faible ectostylide est présent au pied de l'hypoconide. Le surface de la couronne porte des granulations relativement grossières et de faible relief.

Ces caractères sont clairement ceux du genre Treposciurus et ils diffèrent de ceux

présents chez la petite espèce de *Sciuroides*, *Sc. romani*, de Robiac. Chez cette dernière, l'ectolophide est rectiligne; de plus, sur les dents fraîches (4 cas observés à Robiac), cet ectolophide est plus bas que l'entolophide. Ses dimensions se situent dans la partie inférieure des limites de variation de *Treposciurus preecei* de Creechbarrow, et nettement en dessous de celle des espèces de *Sciuroides*. Pour conclure, ce matériel très réduit ne permet pas de donner une détermination spécifique mais suggère que le genre *Treposciurus* est bien présent à Chéry-Chartreuve.



Figure 8.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) des espèces de référence *Suevosciurus authodon* et *Treposciurus preecei* de Creechbarrow (Hooker 1986) et des spécimens de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin attribuées au genre *Treposciurus*.

Genre SUEVOSCIURUS DEHM, 1937

Espèce-type: *Suevosciurus fraasi* MAJOR, 1873 **Diagnose:** Hooker (1986, émendée 1991)

Suevosciurus sp.

(Pl. 2, Fig. q; Fig. 8-9)

Description: M₁₋₂, CHC60, 1,84 x 1,45.

La connection ectolophide-entolophide très proche de l'hypoconide, le mésoconide voisin de cette connexion, l'orientation presque mésiodistale du bras postérieur oblique du protoconide prolongé en continuité avec la partie antérieure de l'ectolophide, ainsi que les métalophide I et entolophide rectilignes, continus et saillants,

permettent d'attribuer ce spécimen au genre *Suevosciurus*. L'antéroconide volumineux identifie bien une M_{1-2} . La dent présente l'occupation typique du sinuside par le développement du mésoconide. On note la présence de quelques crestules d'émail dont une particulièrement développée s'insérant sur l'ectolophide en avant du mésoconide.

Discussion:

Le travail de Hooker (1986) sur la faune de Creechbarrow illustre la difficulté à définir les divers genres et espèces de Pseudosciuridae présents dans le même contexte stratigraphique. A la forte variation morphologique intraspécifique s'ajoutent les effets des parallélismes (Hooker, 1986). Dans le gisement de Creechbarrow les M_{1-2} de *Suevosciurus* et *Treposciurus preecei*, ce dernier étant de plus grande taille, présentent des ressemblances globales (Hooker, 1986) ce qui pourrait entraîner la confusion pour la dent isolée de Chéry-Chartreuve. Cependant, des caractères distinctifs, même ténus, ont pu être mis en évidence.

Les dimensions de cette dent sont nettement inférieures à celles des M1-2 de *T. preecei* de Creechbarrow, de *T.* aff *preecei* de Rocourt-Saint-Martin (Fig. 8) et de *Treposciurus* sp. de Chéry-Chartreuve. Par contre, sa longueur est nettement supérieure (Fig. 9) à celle des M_{1-2} de *Suevosciurus authodon* de Creechbarrow (Hooker, 1986), dont la variabilité dimensionnelle est bien connue (88 spécimens pour ce type dentaire). La dent de Chéry-Chartreuve correspondrait donc à une autre forme de *Suevosciurus* de plus grande taille, mais représentée par un matériel beaucoup trop insuffisant pour servir de base à un nouveau taxon.



Figure 9.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) des molaires inférieures des espèces de référence *Suevosciurus authodon* et *Treposciurus preecei* de Creechbarrow (Hooker 1986) et des spécimens de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin attribués aux genres *Treposciurus* et *Suevosciurus*.

Le genre *Suevosciurus* était connu de l'Eocène supérieur (Priabonien) à l'Oligocène, jusqu'à la description de *Suevosciurus authodon* HOOKER (1986). Cette

espèce, de la fin de l'Eocène moyen, considérée alors comme le plus ancien et le plus primitif connu représentant du genre, pouvait prétendre au titre « d'espèce souche » pour les autres espèces de *Suevosciurus*. La présence à Chéry-Chartreuve, dans un site bartonien non-britannique probablement plus ancien que Creechbarrow, d'une probable deuxième espèce de *Suevosciurus* élargirait l'aire d'origine supposée du genre au delà du Sud de l'Angleterre (Hooker 1986: 327), et attesterait ainsi de la présence encore plus précoce de ce genre, dans l'Eocène moyen supérieur, en Europe Occidentale.

Famille THERIDOMYIDAE ALSTON, 1876 Sousfamille INCERTAINE

Genre PROTADELOMYS HARTENBERGER, 1968

Espece-type: Protadelomys cartieri (STEHLIN & SCHAUB, 1951).

Localité-type: Egerkingen, MP 13/14 (Egerkingen γ & Huppersand, Holotype Ef. 1002, Basel MHN)

Espèces attribuées: Egerkingen α et β , MP14; *P. alsaticus* HARTENBERGER, 1969 (Bouxwiller, MP13); *P. lugdunensis* HARTENBERGER, 1969 (Lissieu, MP13); *P. nievesae* PELÁEZ-CAMPOMANES, 1995 (Casa Ramon, MP 11/12); *P. maximini* ESCARGUEL, 1998 (Saint-Maximin, Gard; proche de MP 13, un peu plus récent).

Caractéristiques du genre:

Escarguel (1998: 372) en donne une diagnose émendée: « Theridomyidae (*sensu* Hartenberger) primitif, de petite taille. Dents supérieures avec: endolophe absent ou peu élevé; sinus droit et peu profond; paraconule variable, parfois absent, mais toujours plus petit que le métaconule, qui peut devenir sphérique et très volumineux; mésolophe absent à moyennement développé; mésostyle très variable; métalophule I absent ou de faible hauteur et incomplet. Dents inférieures avec: ectolophide uni à l'hypolophulide et/ou à l'hypoconide; métalophulide généralement divisé; antérolophulide presque toujours absent; antérolophide fort ».

Dans la matrice de caractères de leur analyse cladistique, Hooker & Weidmann (2007, annexe 1) notent quelques caractères de plusieurs espèces de *Protadelomys* qu'ils considèrent comme spécialisés (*en italique* ci-après). Il s'agit de:

- « *L'absence de la préhypocrista* ». Le bras antérieur de l'hypocône n'est effectivement pas oblique linguolabialement; cependant, il existe, bien que non recourbé vers le centre de la dent: il est plutôt postéro-antérieur, prolongé dans la région de l'endolophe, ce qui est un caractère primitif.

- « La petite taille du mésoconide » est effectivement un caractère dérivé des Theridomyidae.

- « *La présence de l'antésinuside* » est plutôt un caractère archaïque, présent aussi chez les Pseudosciuridae, dont l'évolution ultérieure au sein des Theridomyidae suivra plusieurs voies (maintien avec accentuation, ou disparition).

- « *La forme sinusoidale de l'hypolophulide* » est due à la jonction anguleuse, au niveau de l'ectolophide, entre sa partie entolophide et sa partie bras antérieur de l'hypoconide. Elle dépend de la longueur et de l'orientation de ce dernier.

- « La partie pré-hypolophulide de la P_4 un peu plus longue que la moitié de la longueur totale ». Ce caractère, qui marque le fait que la prémolaire est un peu allongée antérieurement, est très répandu chez les Theridomyoidea éocènes, Theridomyidae et Pseudosciuridae. L'allongement maximum se manifeste essentiellement au sein des Theridomyidae, notamment les Theridomyinae.

Finalement, parmi les caractères listés ci-dessus, ne resterait comme caractère spécialisé que la réduction du mésoconide. A celui-là, on peut ajouter 1) le long bras postérieur oblique du protoconide et l'ébauche du mésolophide à son extrémité distale, ainsi que 2) l'ectolophide très court, rectiligne, et 3) l'allongement de la partie distale du mésolophe.

Protadelomys sp.

Matériel de Chéry-Chartreuve: (Pl. 2, Fig. r-w).

1P⁴: CHC62, 1,43 x 1,53; 5 M¹⁻²: CHC50, 1,76 x 1,82; CHC51, 1,83 x 1,84; CHC52, 1,72 x 1,83; CHC53, 1,79 x 1,68; 2 M₁₋₂: CHC55, 1,64 x 1,35; CHC56, 1,71 x 1,52.

Description:

Dents supérieures:

P⁴: le spécimen CHC62 (Pl. 2, Fig. r) montre trois tubercules principaux. Du côté labial, le paracône est situé très en avant du métacône. Du côté lingual, seul le protocône est présent, allongé dans une crête mésiodistale, tandis qu'aucun sinus n'est marqué. Au lobe postérieur, le métaconule est massif et relié à un fort métalophule II et à un métalophule I complet. Le lobe antérieur est réduit. Le paraconule est relié au bras antérieur du protocône.

M¹⁻² (Pl. 2, Fig. s-u): quatre spécimens possèdent un patron similaire, avec des cuspides principales et secondaires d'aspect massif. Pour trois d'entre eux (CHC50-51-52), les tubercules postérieurs moins volumineux sont en retrait par rapport aux tubercules antérieurs et les dents sont rétrécies en arrière: il s'agit peut-être de M¹. Sur CHC54, les quatre cuspides principaux sont d'importance comparable et le lobe postérieur de la dent est à peine réduit: il s'agit vraisemblablement d'une M². La longueur du mésolophe est notable (jusqu'au niveau du métaconule). Sur les spécimens (CHC50-51-52) l'endolophe est complet et un peu plus bas que les tubercules internes. Sur CHC53 (Pl. 2, Fig. t) l'endolophe est quasi rectiligne et le sinus est à peine creusé; sur CHC51 et 52 l'endolophe forme un angle rentrant respectivement de 137° et 132° et le sinus se creuse formant une encoche nette entre protocône et hypocône; il est encore plus profond sur CHC50 (Pl. 2, Fig. u) avec un pli de l'endolophe formant un angle de 110 . Le paraconule est fort sur les quatre dents. Un antérostyle est présent sur CHC50. CHC51, 52 et 53 montrent un métalophule I complet. Sur CHC53 (Pl. 2, Fig. s) ce métalophule I se renfle légèrement au niveau du métaconule 1; ce dernier est fortement développé sur CHC52 et CHC5 (Pl. 2, Fig. t). Sur CHC53 le métalophule II se réduit

labialement à une courte pointe distale du métacône (Pl. 2, Fig. s). Sur CHC52 et 51 le métalophule II est interrompu lingualement; il est relié au postérolophe par une crestule mésiodistale. CHC50 présente les deux métalophules I et II fragmentés, le métaconule 1 est fort, le métaconule 2 réduit, d'où s'initie une crestule mésiodistale joignant le postérolophe. Ce caractère, variable, apparaît souvent chez quelques espèces de *Treposciurus* ou *Suevosciurus* (Hooker 1986, p. 310). Le postérocône est bien visible sur CHC51-52 et 53. Le mésostyle est non saillant sur CHC50 (grade 1 de Hooker, 1986: 317), à peine saillant (grade 2) sur CHC51, 52 et 53. Le mésolophe est court sur CH 50 (grade 1 de Hooker, 1986: 320), ou allongé mésiodistalement (grade 2) sur les trois autres spécimens. L'émail n'est pas ridé.

Dents inférieures: (Pl. 2, Fig. v et w)

La M_{1-2} CHC56 (1,71 x 1,52) montre un volumineux antéroconide fortement relié au protoconide. Le métalophide est interrompu. Sa partie labiale courbée distalement est prolongée dans le talonide par des rides d'émail. L'ectolophide est interrompu par une encoche en arrière du mésolophide. L'entolophide est en continuité, sans angulation, avec le bras antérieur de l'hypoconide. Le postérolophide montre un hypoconulide bien développé.

Sur la M_{1-2} CHC55 (1,64 x 1,35), l'antéroconide est également relié au protoconide. Le métalophide (= métalophide I) est constitué d'une portion labiale dont l'extrémité linguale, recourbée vers l'arrière, est connectée par une courte liaison mésiodistale à sa portion linguale. Le mésolophide est court. Des crénulations d'émail sont visibles dans la partie antérieure du talonide. Il n'y a pas d'hypoconulide.



Figure 10.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) de *Protadelomys* aff. *lugdunensis* de Laprade (MP14), de *Protadelomys* sp. de Chéry-Chartreuve et de ? *Protadelomys* sp. des Alleveys (2,23 x 1,64, 2,12 x 1,79; d'après Hooker & Weidmann, 2007).

Discussion:

Les quelques spécimens de molaires inférieures de *Protadelomys* de Chéry-Chartreuve diffèrent de *P. lugdunensis* HARTENBERGER (1969; Lissieu, MP14) par l'absence de l'ectomésolophide et de l'ectomésostylide, la présence de la crête postérieure du métaconide (crête métastylide), la course plus rectiligne de l'entolophide et le sinuside plus rentrant lingualement. Ces caractères, dérivés, se rencontrent pour la plupart sur les quelques dents inférieures de « *Protadelomys* » des Alleveys (Hooker & Weidmann, 2007; MP16). Cependant, chez ce dernier, les crestules sont plus nombreuses dans toutes les dépressions de la couronne, et l'antéroconide y est inclus dans un fort antérocingulide, prolongé labialement. Ces dents des Alleveys évoquent beaucoup plus le nouveau genre décrit ci-après que le genre *Protadelomys*, qu'il s'agisse de la M³ ou bien des molaires inférieures. Celles-ci présentent notamment les deux crestules obliques vers l'arrière, parallèles, et prolongeant les extrémités des moitiés labiale et linguale du métalophide dans le bassin du talonide.

Genre TARDENOMYS nov. gen.

Derivatio nominis: de la région du Tardenois où se situe la localité-type.

Espèce-Type: Tardenomys chartreuvensis nov. gen. nov. sp.

Diagnose: celle de l'espèce-type.

Espèce attribuée: ?Protadelomys sp., Hooker & Weidmann, 2007; 2010: Fig. 5.

Tardenomys chartreuvensis nov. sp.

(Pl. 3, a-r)

Derivatio nominis: de la localité de Chéry-Chartreuve

Holotype: CHC166, M¹⁻² dex.

Localité-type: Chéry-Chartreuve (Département de l'Aisne, Est du Bassin de Paris, France)

Répartition: Les Alleveys (Mormont, Jura Suisse). Bartonien basal: MP15 ?

Diagnose: Dents faiblement semi-hypsodontes pourvues de nombreuses crestules, aussi bien sur les dents supérieures que sur les inférieures. Prémolaires plus petites que les molaires.

Prémolaires supérieures peu à nettement molarisées, présentant un fort métaconule et un lobe antérieur réduit. Molaires supérieures avec sinus profondément rentrant labialement, parfois barré lingualement par un vestige d'endolophe; crête longitudinale (mure) absente, ébauchée ou complète; métalophule I complet ou incomplet, relié labialement au milieu du métalophe et lingualement à la préhypocrista, mésolophe présent, incomplet à complet.

Dents inférieures avec métaconide dominant, situé le plus souvent en avant ou parfois au même niveau que le protoconide; lophide antérieur constitué par la partie linguale du métalophide + antérolophide labial; antéroconide distinct, sans liaison avec le métaconide, ou inclus dans l'antérolophide; antésinuside net, ouvert labialement; métalophide I le plus souvent en deux parties, la moitié linguale, très antérieure, étant réunie à l'antérolophide, la moitié labiale étant parallèle à l'antérolophide; ces deux parties parfois reliées par un court antérolophulide; deux crestules d'émail obliques parallèles à l'ectolophide prolongent souvent les extrémités labiale et linguale de ces

deux parties du métalophide; de nombreuses petites rides accessoires et des pointements d'émail complètent cette forte ornementation. Entolophide relié à l'ectolophide au niveau de l'extrémité linguale du bras antérieur de l'hypoconide; court ectolophide oblique interrompu parfois par une encoche médiane; mésoconide et mésolophide réduits ou absents; Liaison postérolophide-entolophide présente sur quelques M₃.

Diagnose différentielle:

Diffère de *Tardenomys* sp. (= *?Protadelomys* sp.) des Alleveys (Mormont, Suisse) par des dimensions plus faibles, l'absence de nombreuses ridules d'émail dans le sinuside;

Diffère de Protadelomys par:

- aux molaires supérieures: 1) l'absence (ou l'extrême faiblesse) de l'endolophe, le sinus profond, oblique vers l'avant; 2) le développement d'une crête longitudinale (mure); 3) le plus fréquent et important développement du métalophule I; 4) l'absence d'un volumineux métaconule;

- aux molaires inférieures par: 1) des lophides complets et la dominance moins marquée du métaconide; 2) l'antésinuside ouvert du côté labial et bordé par le prolongement labial de l'antérolophide; 3) l'antérolophulide fréquent; 4) l'ectolophide court, prolongeant le long bras oblique postérieur du protoconide, et toujours relié à l'entolophide; 5) le mésoconide absent ou à peine indiqué par un court mésolophide.

- ses dimensions plus faibles, mais qui sont voisines de celles de P. alsaticus.

Diffère de *Tarnomys schmidkittleri* HOOKER & WEIDMANN par sa taille beaucoup plus faible, ses P⁴ peu molarisées, le plus faible degré de développement du métalophule I aux M^{1-2} , l'absence de mésoconide aux M_{1-2} ;

Diffère de Paradelomys par:

- aux molaires supérieures: l'endolophe le plus souvent absent et la fréquente présence d'une mure, un schéma dentaire plus compliqué par des crêtes accessoires;

- aux molaires inférieures: 1) le métalophide toujours en deux parties et prolongées dans le bassin du talonide par deux longues crestules obliques parallèles à l'ectolophide, 2) le plus fort développement des rides de l'émail du talonide.

Matériel de Chéry-Chartreuve: 1 fragment de maxillaire portant P⁴-M²; 1 fragment de maxillaire portant P⁴-M¹; 17 DP⁴; 10 P⁴; 25 M¹⁻²; 9 M³; 8 P₄; 12 M₁₋₂; 20 M₃.

Dimensions:

Tableaux 2, 3, Fig. 11.

Description:

Cette espèce est la plus abondante de Chéry-Chartreuve. Les molaires inférieures montrent une homogénéité morphologique et dimensionnelle qui plaide en faveur de leur appartenance à une seule espèce. Elles ont été associées à un ensemble de dents supérieures de dimensions compatibles, ayant des caractéristiques similaires et également abondantes dans le gisement (Fig. 12). L'holotype choisi est une M¹⁻², décrite plus bas.

dent	dent Longueur						largeur					
	Ν	min-max	moyenne	SD	V	Ν	min-max	moyenne	SD	V		
DP4/	15	1,18-1,44	1,32	0,022	1,6	16	1,16-1,50	1,33	0,032	2,4		
P4/	9	1,12-1,48	1,37	0,035	2,6	9	1,33-1,71	1,56	0,042	2,7		
M1-2/	24	1,50-1,80	1,65	0,017	1,0	22	1,55-1,95	1,77	0,023	1,3		
M3/	9	1,55-1,74	1,62	0,018	1,1	7	1,54-1,81	1,67	0,031	1,8		
P/4	6	1,54-1,74	1,63	0,032	2,0	5	1,18-1,38	1,28	0,042	3,2		
₩ 1-2	13	1,57-1,84	1,74	0,078	4.51	13	1,45-1,70	1,55	0,086	5.52		
M/ 3	18	1,60-1,93	1,77	0,026	1,4	20	1,30-1,71	1,47	0,024	1,6		

Tableau 2.— Statistiques des mesures des Longueurs (L.) et largeurs (l.) de *Tardenomys chartreuvensis* nov. gen, nov. sp. de Chéry-Chartreuve.

H/L moy.		0.71						0.65			
H/L	0.61	0.75	0.74	0.73	0.74	0.69	0.62	0.71	(0.62)		
H.mm	0.98	1.28	1.12	1.26	1.12	1.18	1.04	1.14	1.12		
L.mm	1.61	1.71	1.52	1.72	1.51	1.74	1.68	1.61	(1.82)		
usure	1	1	1	1	1	1	2	2	2		
n° dent	CHC 158	CHC 164	CHC 165	CHC 169	CHC 171	CHC 172	CHC 163	CHC174 M1	CHC174 M2		

Tableau 3.— Hauteur et rapport hauteur/longueur de quelques M_{1-2} dex. *Tardenomys chartreuvensis* nov. gen. nov. sp.

Maxillaire (Fig. 13):

Une portion de la suture maxillaire-prémaxillaire a été conservée et montre que la limite distale des foramens palatins antérieurs était très antérieure à la P⁴ telle qu'on l'observe chez *Protadelomys cartieri* (Stehlin & Schaub, 1951; Hartenberger, 1969: 39 et Fig. 2). En avant de l'alvéole antéro-interne de P⁴ est creusée une nette fossette d'insertion pour le faisceau du masseter superficiel antérieur. Une autre insertion de ce muscle est visible sur la face ventrale du ramus zygomatique. Seule une petite portion de la suture maxillo-palatine est conservée mais il est impossible d'observer à quel niveau se terminait la voûte palatine. D'après Hartenberger (1969: 40) il ne faut pas attribuer une importance systématique excessive aux foramens palatins antérieurs mais d'une façon générale les formes les plus primitives ont des foramens palatins antérieurs courts.

Dents supérieures:

 D^4 (Pl. 3, Fig. a-d): le bord lingual est nettement plus court que le bord labial, la forme générale est ainsi trapézoïdale à angles arrondis, l'angle antéroexterne parfois un peu projeté en avant. Protocône et hypocône sont rapprochés mais le plus souvent nettement séparés (12/16), la base de l'arrière du protocône rencontre la préhypocrista sur quelques dents (4/16), sur deux autres dents les tubercules internes sont très

rapprochés (CHC204, CHC205) reliés fortement par un véritable endolophe. La crête longitudinale est absente (12/14) ou incomplète (2/14) et le sinus interne communique avec le synclinal II. Le paraconule est de force variable, parfois très réduit (5/16), de force moyenne ou relié à l'antérolophe (7/16); sur CHC203 il est doublé labialement, comme sur certaines M¹⁻², par une autre crête qui tend à rejoindre l'antérolophe. L'antérostyle est le plus souvent bien marqué. Le mésostyle est isolé, relié à la postparacrista ou inclus dans un ectolophe labial. Le métalophule I peut manquer (CHC191, CHC202), ou être réduit à une très faible crête sur le flanc mésial du métalophule II (CHC190, CHC202). Cette partie labiale du métalophule I est plus développée sur les autres dents où elle peut apparaître comme partie labiale du métalophule II liée à la préhypocrista. Le métalophule I est complet sur deux dents (2/16) (CHC195 et CHC198). Quelques dents montrent des structures qui peuvent être interprétées comme éléments linguaux du mésolophe: préhypocrista prolongée après une angulation en direction du mésostyle (CHC190), courte crête issue de la préhypocrista en avant de la partie linguale du métalophule I (CHC192 et 198), soulèvement d'émail dans le bassin central (CHC199, CHC203). Sur la plupart des dents, le postérocône est bien formé (11/16) et séparé de l'hypocône. Le postérolophe est absent sur CHC201.



Figure 11.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) des types dentaires de *Tardenomys chartreuvensis* nov. gen. nov sp. de Chéry-Chartreuve. La dent référée par Hooker et Weidmann à ? *Protadelomys* est intégrée dans ce graphe, ainsi que les deux dents de *Paradelomys* de Rocourt Saint Martin.

P⁴: la taille de cette dent est très variable jusqu'à égaler la taille d'une molaire; elle peut être réduite en largeur mésialement (CHC180, Pl. 3, Fig. e) ou distalement (CHC177, Pl. 3, Fig. f). Protocône et hypocône sont contigus, le sinus est absent (CHC180, Pl. 3, Fig. e) ou faiblement indiqué (CHC177, Pl. 3, Fig. g). Au lobe postérieur, cette dent se distingue des M¹⁻² par son très fort métaconule, le postérolophe est bien développé. Le métalophule I est présent mais incomplet, on identifie sur la plupart des dents les deux parties, labiale (insérée sur le métalophule II) et linguale (insérée sur le métaconule). Sur CHC179 une crête provenant du bord lingual du métacône (prolongement de la préhypocrista) constitue une crête longitudinale incomplète. Le mésostyle peut être distinct mais le plus souvent fondu dans le mésolophe labial. A l'exception de CHC178, très molarisée, paracône et protolophe sont très en avant, le paraconule rejoint la partie linguale de l'antérolophe qui est nettement réduit et plus ou moins séparé de l'antérostyle.



Figure 12.- Nombre de molaires supérieures (Ms) et inférieures (Mi) attribuées aux différents taxons présents à Chéry-Chartreuve

M¹⁻², (Pl. 3, Fig. i - 1; Fig. 14):

Description de l'holotype (CHC166): Cette dent est très peu usée. La distance entre les sommets des metacône et hypocône est à peine inférieure à celle entre les sommets des paracône et protocône. La crête longitudinale est forte, tandis qu'un très faible soulèvement au fond du sinus marque un vestige d'endolophe. Antérostyle et parastyle sont individualisés, séparés de l'antérolophe. Le protolophe est connecté directement au protocone. Il porte un net paraconule projetant un court éperon oblique dans le synclinal
antérieur. Ce paraconule et son éperon sont doublés labialement par un petit paraconule et un autre éperon, terminé par une cuspule, qui ne rejoint pas l'antérolophe. Le mésostyle, fort, est séparé des paracône et métacône par deux encoches, et prolongé par un mésolophe labial de longueur moyenne; la partie linguale du mésolophe est relativement courte. Le métalophule I est incomplet. Le métaconule, relativement faible, envoie une courte crête oblique, mésiolabiale, de même direction que les éperons antérieurs des paraconules. Le métalophule II est fortement relié à la préhypocrista. Le postérocône est séparé de l'hypocône par une encoche et le postérolophe est court.



Figure 13.— Schémas du fragment de maxillaire CHC172 portant P^4 - M^2 , de Chéry-Chartreuve; a: vue palatine; b: profil lingual du palais; c: profil mésial; d: vue dorsale. F.p.a.: limite postérieure du foramen palatin antérieur; F.i.o.: limite ventrale du foramen infra orbitaire; G.i.o.: gouttière infra orbitaire peu concave.

Sur la plupart des dents l'hypocône et le métacône sont un peu en retrait par rapport aux deux cuspides principales antérieures, le lobe postérieur se trouvant réduit en largeur. Ce caractère est plus marqué sur quelques dents, peut-être distingue-t-il les M^1 des M^2 . Les angles sont relativement bien arrondis. La hauteur de la couronne, mesurée sur 9 dents avant conservé en partie leur radiculation, est comprise entre 0.98 et 1,28 mm tous stades d'usure confondus, ce qui donne un rapport hauteur/longueur moyen de 0,69 avec une marge de variation comprise entre 0,61 et 0,75 (tableau 2). La table d'usure du spécimen CHC163 (stade d'usure 2, Vianey-Liaud, 1979) met en évidence la relation linguale du protocône et de l'hypocône par un endolophe. Cet endolophe s'observe plus ou moins développé sur les dents plus fraîches: il est complet, quoique bas, sur environ un quart des dents (6/25), dans la plupart des cas (16/25) il est vestigial, représenté par un soulèvement de l'émail entre protocône et hypocône qui isole un petit bassin à la terminaison labiale du sinus; sur deux spécimens (2/25) aucune trace de l'endolophe n'est visible. Sur environ la moitié des dents (13/25), le sinus communique avec le synclinal II, toutefois quelques spécimens (5/13) montrent l'ébauche d'une crête longitudinale en avant du mésocône ou en arrière du protolophe. La crête longitudinale (mure) est complète sur 12 dents sur 25. Sur deux d'entre elles (CHC158 et CHC160) l'absence de liaison protolophe-protocône fait entrer en communication le sinus avec le synclinal I. L'antérolophe fait suite à un fort bras antérieur du protocône sur lequel l'antérostyle est le plus souvent bien identifié. Le parastyle est souvent bien développé (16/21) plus rarement réduit ou indistinct (5/21). Le paraconule est présent sur toutes les dents mais sur la moitié d'entre elles (11/22) le protolophe porte labialement au paraconule une digitation parfois réduite (5/11) mais qui peut prendre une extension comparable à un deuxième paraconule pouvant rejoindre l'antérolophe au niveau du parastyle (CHC151 et CHC157). Sur CHC158 existe une crête de liaison protolophe-endolophe très labiale qui ne paraît pas homologue des précédentes. Le protolophe est séparé du protocône sur trois spécimens (3/24), sur deux autres (CHC158 et CHC169) il porte une crête distale faisant face à la partie labiale du métalophule I. Le mésostyle, de force variable, est séparé par deux vallées, plus ou moins largement ouvertes, de la postparacrista et de la prémétacrista (11/22); il peut être relié à la postparacrista (7/22) ou relié à la postparacrista et à la prémétacrista (4/11) dans un ectolophe où il perd son individualité. Le mésolophe est rarement absent (2/23)ou complet (3/23); il est le plus souvent incomplet (18/23) constitué par une partie linguale, une partie labiale, ou les deux (Fig. 14). Le métalophule I est présent sur toutes les dents. Il est complet sur 6 dents (6/22) et relie la partie labiale du métalophule II à la préhypocrista. Incomplet sur les autres cas il est constitué par sa seule partie labiale insérée sur le métalophule II (7/22) ou par cette dernière séparée d'une partie linguale insérée sur la préhypocrista (9/22). Sur 6 dents (6/21) une courte crête (élément de métalophule I?) est issue du métacône labialement à la partie labiale du métalophule I. Le métaconule est rarement (3/21) individualisé (CHC153-166-169). La crête mésiolabiale du métaconule est présente sur quelques dents (5/21) ou seulement ébauchée (2/21). Sur 5 dents (5/21) le métalophule II est fortement relié à la préhypocrista, dans les autres cas il en est séparé (10/21) ou seulement faiblement relié par sa base ou un tractus étroit (6/21). Un hypolophule est présent sur 6 dents (6/23); sur CHC158 il est doublé par une crête reliant le postérocône à la préhypocrista. L'individualisation du postérocône, séparé de l'hypocône par une encoche visible sur la plupart des dents fraîches disparaît après usure.



Figure 14.— Fréquence des principaux morphotypes des M^{1-2} de *Tardenomys chartreuvensis* nov. gen. nov. sp. de Chéry-Chartreuve.

 M^3 : la partie antérieure de la dent ressemble à celle des M^{1-2} (Pl. 3, Fig. m). Le paraconule est toujours bien développé, sa pointe oblique mésiolabialement rejoint (comme sur les D^4) l'antérolophe sur quatre spécimens (4/8). Il n'est pas relié au protocône sur trois spécimens et peut être séparé du protolophe. Du côté lingual le protocône est imposant et relié à l'hypocône sur trois dents (3/8); sur les autres dents le sinus, plus ou moins ouvert, contourne le protocône profondément vers l'avant. La préhypocrista s'étend longuement dans le bassin central et sur deux dents rejoint le protoclophe, interrompant la communication sinus-synclinal II. En rapport avec le métacône, tubercule peu élevé sur le bord disto-buccal, on identifie dans un réseau variable de crêtes le métalophule II relié ou non à la préhypocrista, et des éléments de métalophule I. Sur le bord labial, une crête plus ou moins continue ne porte pas de mésostyle net. Un court mésolophe est présent sur la plupart des dents (7/8).

Dents inférieures:

 P_4 (Pl. 3, n-o): cette dent montre un lobe antérieur plus étroit que l'ensemble hypoconide-entoconide (5/6), et portant un métaconide puissant. Sur CHC70, en relation avec l'individualisation du protoconide, le contour de la dent devient presque rectangulaire. Le sinus est profond et repousse l'ectolophide presque dans l'axe de la dent. L'ectolophide très oblique s'inscrit dans le prolongement de la longue postprotocristide; il rejoint l'entolophide à environ 1/3 de la distance hypoconideentoconide; un peu en avant de cette jonction une encoche profonde l'interrompt sur CHC67. Une crête est présente en arrière du métaconide, discrète sur trois dents, elle prend de l'importance sur les autres et peut même rejoindre l'entolophide (CHC68, Pl. 3, Fig. o). Des crénulations d'émail plus ou moins nombreuses (Pl. 3, n-o) sont présentes sur cinq spécimens (5/6). Une crête de liaison mésiodistale entre entolophide et postérolophide existe sur CHC68 et CHC69.

 M_{1-2} (Pl. 3 p-q, Fig. 15): les dents ont une couronne basse, le plan dentaire (notamment: fort bras postérieur du protoconide (postprotocristide) oblique vers l'arrière avec mésoconide et/ou mésolophide situé(s) à sa terminaison, préhypocristide amincie à sa jonction avec l'ectolophide) est celui d'un Theridomyidae.

Deux spécimens (CHC72 et 73) plus étroits mésialement que distalement pourraient être des M_1 . Le métaconide est plus volumineux que l'entoconide. Le protoconide est situé plus distalement que le métaconide, il en est de même pour l'hypoconide vis-à-vis de l'entoconide. Sur quelques dents (3/12) l'antérolophide incomplet est séparé de l'antéroconide; dans les autres cas il est relié à ce dernier qui reste bien distinct (5/12) ou se fond dans le lophide antérieur (effet lié à l'usure sur CHC78). Toutes les dents ont un profond antésinuside entre antéroconide et protoconide ouvert labialement. Toutefois l'antésinuside ne communique avec le talonide que sur environ la moitié des dents (6/13). Dans les autres cas il est barré par la jonction du métalophide labial avec le métalophide lingual (7/14) ou par la présence (CHC75) d'un antérolophulide très bas (seulement esquissé sur CHC77 et 81). Dans tous les cas, le métalophide labial se coude vers l'arrière et se prolonge plus ou moins en direction de l'entoconide par une crête basse ou une succession de pointes d'émail. En regard, et parallèle à celle-ci, une autre crénulation d'émail se développe le plus souvent (13/14) à partir de l'extrémité labiale du métalophulide lingual.

Carac	tère	M/1-2 fréquence	M/3 fréquence		
	Antérolophide avec antéroconide non distinct		13/18		
	Antérolophide avec antéroconide distinct	5/12	4/18		
	Antérolophide incomplet	3/12	1/18		
	Antésinuside communiquant avec le talonide	6/13	2/19		
	Présence de l'antérolophulide	3/11 1 réduit (CHC 75) 2 ébauches	13/16		
	Liaison entre métalophulide lingual et l métalophulide labial	7/14	5/19		
	Présence du mésolophide + (ébauche)	8/14	4 + (4)/19		
	Crénulations dans le talonide	13/14	17/19		
	Encoche de l'ectolophide	6/14	1/19		

Fig. 15.— Fréquence des principaux morphotypes des M_{1-2} et M_3 de *Tardenomys chartreuvensis* nov. gen. nov. sp. de Chéry-Chartreuve.

Elle peut être doublée lingualement (6/14) par une deuxième ride d'émail issue du flanc du métaconide. Ces crêtes se terminent dans le talonide dont l'émail peut être grossièrement ridé et où peuvent se développer des granules d'émail. Sur un seul spécimen (CHC74) cette ornementation est très discrète, réduite à de faibles soulèvements de l'émail. La postmétacristide (crête métastylide), incluant vraisemblablement un mésostylide allongé mésiodistalement, se termine brusquement distalement laissant le plus souvent (12/16) une large encoche sur le bord lingual du talonide. Mais, sur deux dents, elle opère sa jonction avec la base de l'entoconide (CHC78, CHC81). L'ectolophide est constitué par le fort bras postérieur du protoconide oblique qui se renfle discrètement au niveau du mésoconide rarement distinct (3/16). De ce point, il envoie lingualement une crête « mésolophide », courte à très courte, dans le bassin du talonide. Sur une dent, cette crête occupe la moitié de la largeur du bassin du talonide. Sur quelques spécimens (4/16) est présent un « pseudomésolophide » plus ou moins développé en avant du mésoconide ou du mésolophide lorsqu'il est présent. Un ectolophide étroit relie le mésoconide à l'entolophide entre 1/4 et 1/3 de la distance de l'hypoconide à l'entoconide. L'ectolophide montre une encoche plus ou moins profonde en arrière du mésoconide (7/16). L'entolophide est complet (mais plus bas que les deux tubercules qu'il relie). Lingualement à sa jonction avec l'ectolophide, il gonfle plus ou moins dans le bassin postérieur de la dent. La partie labiale oblique du postérolophide parallèle au bras postérieur du protoconide est épaisse et soumise rapidement à l'usure comme ce dernier, l'hypoconulide s'y manifeste par un léger renflement ou sur quelques dents fraîches par un pointement de cette crête. La partie linguale du postérolophide est le plus souvent plus basse et crénelée; elle remonte sur le flanc de l'entoconide en fermant le postérosynclinide. Sur CHC83 un pont d'émail large et bas relie l'entolophide au postérolophide. Sur CHC84 une courte crête issue de l'hypoconulide se recourbe vers le postérolophide et se renfle en un petit tubercule.

 M_3 (Pl. 3, Fig. r): le lobe distal est plus ou moins réduit. Les crénulations sont présentes dans le talonide mais, excepté sur quelques spécimens, moins nettement marquées que sur les M_{1-2} . L'entoconide et surtout le métaconide dominent la table d'usure. Sur toutes les dents l'antéroconide apparaît plus réduit que sur les M_{1-2} et se fond le plus souvent dans l'antérolophide (13/18), seules quatre dents (4/18) exhibent discrètement ce tubercule qui apparaît isolé sur une autre dent (1/18). L'antésinuside ne communique avec le talonide que sur trois dents (3/18), sur la plupart des dents la communication est fermée par l'antérolophulide, qui est ici fortement individualisé. Sur toutes les dents le bras médian du protoconide (métalophulide labial) se coude vers l'arrière et se dirige en direction de l'entoconide ou de l'hypolophide. Comme sur M_{1-2} une ride d'émail parallèle se développe à la suite de la branche linguale du métalophulide. Cette dernière est souvent réduite ou absente, si bien que la jonction de cette crête avec le métalophulide labial est bien moins fréquente (5/18) que sur les M_{1-2} .

Sur quelques dents l'entolophide est nettement anguleux, l'angle pointant vers l'arrière. Un autre angle, pointant vers l'avant, se fait à la jonction entre cet entolophide et la préhypocristide. L'ectolophide s'insère au niveau de cette jonction. Un renflement peut se former au niveau du premier angle, d'où est issue (sur une dent) une crestule de liaison avec le postérolophide. Excepté sur CHC91 où il est bien individualisé le mésoconide est faible (2/9) ou indistinct. Le mésolophide est bien développé sur CH91

et CHC108, ébauché sur quatre autres spécimens et absent sur les autres (11/18).

Une dent (CHC98), qui se remarque par les pointes d'émail présentes dans le talonide, montre dans le sinuside une crestule accessoire oblique sur le flanc postérolabial du protoconide. Environ deux tiers des spécimens (11/18) montrent comme sur les M_{1-2} une crête métastylide qui se termine brusquement, laissant une encoche sur le bord lingual du talonide, en avant de l'entoconide. Sur quatre dents (4/18) le bassin du talonide est fermé lingualement par un cingulum complet et haut, sur lequel le mésostylide s'individualise pour deux d'entre elles. De force variable, il est isolé sur cinq (5/18) spécimens. Cette disposition permet de confirmer l'inclusion d'un mésostylide mésiodistal dans la postmétacristide des M_{1-2} .

Le postérolophide toujours plus puissant dans sa partie labiale plus basse rejoint l'entoconide ou s'interrompt à quelque distance de celui-ci, laissant ouvert le bassin postérieur de la dent (5/18). Une crestule reliant l'entolophide au postérolophide, caractère qui existe aussi chez *Protadelomys alsaticus* et *P. lugdunensis* (Hartenberger, 1969: Pl. 4, Fig. 4), est présente sur deux spécimens.

Discussion:

Les caractères des molaires supérieures de Tardenomys nov. gen. - 1) endolophe absent ou seulement vestigial, 2) profond sinus qui se prolonge vers l'avant en contournant le protocône, 3) formation d'une crête longitudinale (mure) fermant le sinus labialement, 4) métalophule I incomplet, parfois complet - distinguent ce rongeur des genres Sciuroides MAJOR et Treposciurus SCHMIDT-KITTLER, et l'excluent des Pseudosciuridae, même si le schéma dentaire des M1-2 évoque celui observé sur les molaires supérieures du Pseudosciuridae Tarnomys SCHMIDT-KITTLER & HARTENBERGER. Cependant, au sein du genre Tarnomys l'espèce la plus ancienne décrite, Tarnomys helveticus (Schmidt-Kittler, 1971) d'Eclepens B (Hooker & Weidmann, 2000: 30-36, Fig. 21-22), de plus grande taille, a des molaires inférieures avec un antésinuside réduit, un fort mésoconide et un métalophide I complet. Ces caractères sont considérés comme traits primitifs par Hooker et Weidmann (2000: 35). Il se peut que ce soit le cas pour le gros mésoconide; par contre, la réduction de l'antésinuside est souvent un caractère dérivé, notamment chez les Issiodoromyinae ou les Theridomyinae. Quant au métalophide I « complet » de Tarnomys, il est le plus souvent constitué de deux parties, linguale et labiale, dans l'alignement l'une de l'autre mais séparées par une encoche (Hooker & Weidman, 2000: Fig. 22, 24). L'antérolophide bas est limité à la moitié antérolabiale de la dent et non relié au bras antérieur du métaconide (métalophide I) chez T. schmidtkittleri.

Des caractéristiques différentes sont observées sur les molaires inférieures de *Tardenomys chartreuvensis* nov. gen. nov. sp.: 1) présence d'un long antésinuside, et position très mésiale de la portion linguale du métalophide I; 2) crête antérieure constituée d'une partie linguale métalophide et labiale antérolophide; 3) ectolophide oblique avec mésoconide le plus souvent absent, et très réduit lorsqu'il existe; encoche postérieure au niveau de la jonction de la préhypocristide avec l'hypoconide. Ces caractéristiques sont typiques des Theridomyidae. Les caractéristiques des P⁴ attribuées à l'espèce de Chéry-Chartreuve rappellent celles des P⁴ de *Protadelomys alsaticus* et, pour les plus molarisées, celles des molaires de cette dernière espèce. Certains traits morphologiques des molaires inférieures (rides d'émail prolongeant ou parallèles aux

parties labiale et linguale du métalophide aux M_{1-2} , liaison postérolophide-entolophide sur trois M3, entolophide incomplet sur une M_3) sont des caractères présents aussi chez *Protadelomys alsaticus* et *P. lugdunensis*. Ces rides d'émail sont aussi observées sur quelques dents d'*Estellomys*.

Au sein de ce genre Protadelomys, considéré d'abord comme le plus primitif des Pseudosciuridae par Hooker (1986: 299), celui-ci note que d'importants caractères sont partagés entre P. alsaticus et les Theridomyidae typiques et entre P. lugdunensis et les Pseudosciuridae typiques. Mais, plus récemment, (Hooker et Weidmann, 2000: 43; 2007), ce genre devient paraphylétique, P. lugdunensis et P. cartieri étant de bons candidats comme membres primitifs de la famille des Theridomyidae, tandis que P. alsaticus est considéré comme un groupe frère à la fois des Theridomyidae et des Pseudociuridae. Il faut rappeler qu'auparavant Hartenberger (1973) avait positionné P. alsaticus et P. lugdunensis comme des Theridomyidae primitifs, dans la sousfamille des Sciuroidinae HARTENBERGER, à côté du genre Paradelomys THALER. Pour lui, l'une des caractéristiques des Sciuroidinae était la présence d'une crête longitudinale (mure) bien développée (Hartenberger, 1973: 21). Or, si celle-ci est complète sur la plupart des dents de Paradelomys crusafonti (29/37 à Grisolles), elle est seulement ébauchée chez Protadelomys comme sur le type de P. alsaticus, de Bouxwiller (Alsace, MP13), chez qui elle est partielle et semble issue du métaconule, ou presque achevée sur BUX16. Pour l'instant, seul le genre Sciuroides demeurerait au sein des Sciuroidinae, sousfamille parmi les Pseudosciuridae.

A côté de caractères archaïques, comme la présence d'un endolophe fort aux molaires supérieures, *Protadelomys* comporte des caractères dérivés annonçant ceux des Theridomyidae; ils sont peu nombreux aux molaires supérieures (hypocône égal au protocône, mésolophe labial), plus nets aux molaires inférieures (sinuside enfoncé profondément et obliquement labiolingualement; ectolophide court, à l'issue du long bras postérieur oblique du protoconide; crête antérieure constituée d'une partie linguale métalophide et labiale antérolophide; antésinuside accentué).

Quant à *Tardenomys* nov. gen., il montre sur ses molaires supérieures tous les intermédiaires entre une mure très incomplète à complète, tandis qu'un endolophe vestigial est exceptionnellement présent; le mésolophe a le même développement que chez *P. alsaticus*, le métalophule I se courbe distalement pour rejoindre le métalophule II en son milieu comme chez *Paradelomys crusafonti* et *P. alsaticus*. Comme chez *Tardenomys* le doublement du paraconule s'observe chez quelques M¹⁻² de *Paradelomys crusafonti* et quelques rares dents de *P. alsaticus*. Aux molaires inférieures le métalophide I est en une ou deux parties chez *P. alsaticus* et l'on retrouve les deux types de métalophide I chez *Tardenomys* et *Paradelomys*. L'expression commune, bien que très inégale, de ces caractères est interprétée ici comme l'indice d'une parenté, au sein des Theridomyidae.

? Sousfamille COLUMBOMYINAE THALER, 1966

Genre PARADELOMYS THALER, 1966

Espèce type du genre: Adelomys (Paradelomys) crusafonti THALER, 1966.

Espèces attribuées: *Paradelomys crusafonti* THALER, 1966; *Paradelomys ruetimeyeri* (PICTET & HUMBERT), 1869. Les autres espèces attribuées classiquement à ce genre ont été réferrées au genre *Tarnomys* HARTENBERGER & SCHMIDT-KITTLER par Hooker & Weidmann (2000).

Diagnose du genre pour les caractères dentaires (Thaler, 1966: 39): « Theridomyidae à molaires supérieures pentalophodontes, mésolophe complet et ininterrompu, mésostyle absent ou très réduit, sinus proverse (modérément) ».

Diagnose émendée: par Hooker et Weidmann, 2000: 477; « **Théridomyidé** à couronne basse **avec dents jugales relativement allongées** et lophodontes, **molaires supérieures avec large sinus complet buccalement** » (ce qui signifie probablement: sans endolophe ni mure), « et mésolophe d'ordinaire faible ou intermittent; pas de mésoconide aux molaires inférieures; foramen palatin antérieur s'étendant à mi-chemin entre la suture prémaxillaire-maxillaire et P4 » (traduit de l'anglais, **autapomorphies** en gras, synapomorphies (en italique) avec les Theridomyidae sauf avec Protadelomys.

Paradelomys crusafonti THALER, 1966

(Pl. 4 a, b, d, f, h, i, k, l, n-q)

Holotype: UM 1882, M¹⁻², Sossis (Espagne).

Répartition: Euzet, Robiac et Fons 4 (Gard), Le Bretou et Malpérié (Quercy) (MP16-MP17).

Diagnose originale (Thaler, 1966: 42) « provisoirement fondée sur les seules molaires supérieures: Pseudosciuridae à molaires supérieures carrées; à paracône et métacône coniques élevés, détachés presque complétement de la crête longitudinale; sans protoconule ni métaconule individualisé; à antérolophe, mésolophe et postérolophe étroit et bas, rattachés à la crête longitudinale respectivement par le bras antérieur du protocône, par le bras antérieur de l'hypocône et par son bras postérieur ».

Remarque: Pour les molaires inférieures, la diagnose de Hooker ajoute seulement l'absence du mésoconide. On notera aussi l'absence du mésolophide, alliée à la présence du métalophide - parfois en deux parties, linguale et labiale, mais le plus souvent complet - et de l'entolophide.

Matériel de Rocourt-Saint-Martin: 2 DP⁴, 6 P⁴, 11 M¹⁻², 5 M³; 2 DP₄, 5 M₁₋₂, 2 M₃.

Dimensions: (Fig. 16)

Description:

Dents supérieures: les 4 tubercules principaux sont bien arrondis à leur base, et les lophes relativement fins; on observe très peu d'ornementation de l'émail dans les creux des vallées.

 D^4 (Pl. 4, Fig. a-b): les deux dents, aussi longues que larges, ont un contour trapézoïdal lié à la proximité du protocône et de l'hypocône. Le mésostyle est relié à deux crêtes descendant respectivement du flanc mésial du métacône (prémétacrista) et du flanc distal du paracône (postparacrista), formant un ectolophe. Sur RSM31, le

protolophe est interrompu au niveau du paraconule, ce dernier est allongé mésiodistalement, décalé vers l'avant dans le synclinal I, et rattaché à la partie linguale du protolophe. Sur RSM32 le métalophule I incomplet est constitué d'une crête issue du métalophe qui s'abaisse lingualement à la rencontre d'une pointe d'émail en avant du métaconule. Sur RSM31 (Pl. 4, Fig. a), cette dernière est seule présente. Le mésolophe est absent sur RSM31. Il est très court sur RSM32 complété par un pointement d'émail à mi chemin de la distance au mésostyle. La crête longitudinale à peine esquissée sur RSM31 est bien developpée sur RSM32 (Pl. 4, Fig. b) où elle rejoint le protolophe dont la faible liaison avec le protocône laisse pénétrer le sinus très en avant, dans le synclinal I.



Figure 16.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) des P^4 et M^{1-2} de *Paradelomys crusafonti* de Rocourt-Saint-Martin et Grisolles.

P⁴ (Pl. 4, Fig. d et f): la comparaison des quelques spécimens de Rocourt-Saint-Martin avec le matériel de Grisolles permet de retrouver les mêmes variations de la forme et du schéma dentaire. La dent peut être rectangulaire, un peu plus large que longue (RSM34 et 35), ou renflée au niveau du paracône (RSM33 et 36). Sur ces spécimens, le synclinal I est étroit avec un effacement de la partie linguale du protolophe et du paraconule. Le mésostyle, dédoublé (RSM34) ou étiré, s'intègre dans un ectolophe où participent la prémetacrista et la postparacrista. On observe des éléments de métalophule I. Il n'y a pas de mésolophe. RSM33 possède deux crêtes mésiodistales dans le postérosynclinal, convergeant sur le postérolophe, tandis que sur les deux autres dents, plus usées, le postérosynclinal est à peine distinct. Un endolophe bas ferme la base du sinus sur RSM33, il est vestigial sur RSM34 où le sinus est ouvert lingualement, comme sur RSM35. RSM36 est endommagée et devait avoir un plan dentaire voisin de celui de RSM33 mais sans endolophe. Deux autres P⁴ (RSM37 et 38), attribuées aussi à Paradelomys, ont une morphologie particulière. Sur RSM38 (Pl. 4, Fig. f), protocône et hypocône sont accolés par leur base, de ce fait la dent est plus courte du côté lingual. L'arête postérieure du protocône constitue un endolophe qui ferme la communication sinus-synclinal II. Le paraconule atteint le bord mésial. Deux crêtes, vestiges de métalophule I, sont issues mésialement du métalophule, l'une au niveau du métaconule, l'autre plus labialement. Le mésostyle est isolé et fort. La dent montre la particularité d'une préhypocrista rejoignant en diagonale le protolophe juste labialement au métacône. Le synclinal I et le paraconule sont développés comme sur les molaires. Les mêmes caractéristiques se retrouvent sur plusieurs P⁴ de Grisolles (Pl. 4,

Fig. g). De RSM37 il ne subsiste que la moitié linguale avec protocône et hypocône séparés de part et d'autre du sinus qui est ouvert. La préhypocrista se dirige vers le protolophe sans l'atteindre complètement.

M¹⁻²: deux de ces spécimens (RSM40, Pl. 4, Fig. 1. et RSM49, Pl. 4, Fig. k), montrent une réduction de leur lobe postérieur ainsi qu'une communication entre le sinus et le synclinal II du fait de l'absence de la crête longitudinale. Sur les autres dents sur lesquelles l'hypocône et parfois le métacône peuvent, comme à Grisolles, être légèrement en retrait, la mure est complète (7/9) ou incomplète 2/9 (à Grisolles 29 dents sur 37 possèdent une mure complète). Le mésolophe, absent sur RSM40 et 49, est seulement ébauché sur deux autres dents et plus ou moins incomplet sur sept autres (à Grisolles le mésolophe est parfois absent (6/37), plus ou moins incomplet (30/37) ou, dans un cas, complet mais bas). A Grisolles, la plupart des dents (33/37) présentent un métalophule I incomplet, constitué par une crête issue mésialement du métalophule II, et qui se dirige obliquement en direction linguale vers le mésolophe qu'elle rejoint dans quelques cas (6/37). A Rocourt-Saint-Martin, cette crête est présente sur presque toutes des dents (9/10) attribuées à *Paradelomys*, à l'exception du spécimen RSM49. La crestule mésiodistale (hypolophule), complète sur quelques dents (4/35) de Grisolles n'a pas été observée sur le matériel de Rocourt-Saint-Martin.

M³: RSM54 (Pl. 4, Fig. n), légèrement endommagé mais peu usé, et RSM50, permettent de détailler le schéma occlusal de cette dent dont, d'après les quelques spécimens de Grisolles, la variabilité du lobe postérieur est importante. RSM50 a la particularité de posséder une crête qui double le fort paraconule, caractère présent sur une M³ de Grisolles (GRI987); la crête longitudinale est présente (elle peut manquer à Grisolles). La préhypocrista est puissante, il s'en échappe un mésolophe bas, composite qui ne rejoint pas un mésostyle dédoublé. La bordure postérieure de la dent est constituée par l'hypocône distinct et, labialement, après un étranglement, par un ensemble où métaconule et métacône sont indistincts et d'où s'échappe une brève crête (métalophule I?) en direction du mésolophe. Sur RSM54 (Pl.4, Fig. n), comme sur RSM50, le protocône occupe l'essentiel du bord lingual. La préhypocrista est plus forte que l'hypocône qui l'émet, et porte un élément de mésolophe. Ce dernier, composite, ne rejoint pas le mésostyle. La dent est endommagée au niveau de ce qui devait être le métacône d'où s'échappe, vers l'avant, le métalophule I qui rejoint le mésolophe. Plus lingualement, le métaconule, séparé de l'hypocône, envoie une crestule mésiolabiale en direction de la jonction mésolophe-métalophule I. Trois autres spécimens fortement usés permettent d'identifier une crête longitudinale (mure), un mésolophe plus ou moins complet et, s'échappant du bord postérieur sans cuspides distincts, une crête (métalophule I) en direction du mésolophe.

Dents inférieures: le mésolophide est absent, l'antésinuside bien développé et l'entolophide complet, souvent rectiligne sur M_{1-2} dans le prolongement de la préhypocristide.

 D_4 (Pl. 4, Fig. o): la dent (droite) RSM58 est allongée, sa pointe est constituée par le métaconide relié par une crête oblique (métalophide) au protoconide, nettement postérieur. Le protoconide, dont le bras postérieur est très allongé, est relié à l'entolophide par un court ectolophide. Sur RSM59, le métalophide envoie en arrière une crête qui double l'ectolophide jusqu'à mi-longueur du talonide. Sur le

postérolophide, l'hypoconulide est présent, mais discret.

 M_{1-2} : sur les trois spécimens, le métalophide est complet, formé par la liaison du métalophulide lingual et du bras antérieur du protoconide, jonction qui produit un angle rentrant dans le talonide. Sur deux dents, l'antéroconide est séparé du métaconide (RSM55: Pl. 4, Fig. q). Sur RSM56 (Pl. 4, Fig. p), plus usée, l'antérolophide est complet, descendant loin tout au long du flanc antérieur du protoconide. La crête longitudinale est essentiellement formée du long bras postérieur du protoconide, oblique, et d'un court ectolophide, identifiable sur RSM55 (Pl. 4, Fig. q) du fait de la présence d'une petite pointe au niveau du mésoconide.

Matériel de Rocourt niveau argile à coquilles (Pl. 4, Fig. m-m', r-u): 2 M¹⁻², 3 M₁₋₂, 1 M₃.

 M^{1-2} : sur les deux molaires supérieures attribuées à ce taxon, l'unique dent « lisible » a un sinus relativement étroit qui semble avoir été fermé du côté labial ainsi que le suggère un faible soulèvement longitudinal de l'émail entre le bras antérieur de l'hypocône et le bras postérieur du protocône. L'antérolophe, rectiligne, est perpendiculaire à l'axe longitudinal de la dent, il se recourbe formant un angle droit à son extrémité labiale et rejoint la base du paracône. La base du paraconule atteint environ 60% de la distance axe du protolophe - bord mésial. Le bras antérieur de l'hypocône se prolonge un peu dans le bassin central amorçant un court mésolophe. Le mésostyle est isolé. Le métalophule II se termine librement entre les bras de l'hypocône. Il n'y a pas d'évocation de métalophule I.

 M_{1-2} : des trois M_{1-2} , l'une a un métalophide interrompu (Pl. 4, Fig. t) dont le bras labial est projeté distolingualement dans le bassin du talonide; sur les deux autres le métalophulide labial et le bras antérieur du protoconide sont reliés, formant un angle rentrant dans le talonide (Pl. 4, Fig. r - s). Sur l'une des dents, l'antéroconide est distinct (RNC10). La postprotocristide est oblique sans mésoconide ni mésolophide apparents, et l'ectolophide est dans sa continuité. La morphologie de ces quelques M_{1-2} entre dans la variation observée à Grisolles. En effet, sur 35 M_{1-2} de la population de ce dernier gisement, cinq présentent un métalophide interrompu, tandis qu'il est continu sur toutes les autres. Quatorze possédent un antéroconide distinct, et pour trois d'entre elles, il est séparé du métaconide. Onze montrent un mésolophide court et sur un seul spécimen, il est mi-long, et les autres en sont dépourvues.

 M_3 , RNC11, (Pl. 4, Fig. u): l'angle antérolabial manque. Postprotocristide et ectolophide sont en continuité pour former la crête oblique, sans mésoconide ni mésolophide. Le métalophide est incomplet, avec seulement son bras labial projeté distolingualement dans le bassin du talonide.

Discussion:

La position systématique de *Paradelomys* a été discutée par Hooker qui l'a considéré successivement comme « *subfamily incertain* » (Hooker, 2000: 42), à proximité de *Protadelomys*, puis comme membre de la sousfamille des Columbomyinae THALER, 1966 (2007: 477), qui comprend les deux genres oligocènes *Sciuromys* et *Columbomys*. Il s'agit de « théridomyoïdés hypsodontes dépourvus de mésolophide et présentant un antésinuside» et «cette diagnose resterait valable même si l'on excluait les columbomyinés des théridomyidés pour les ranger parmi les

pseudosciuridés» (Thaler, 1966: 95). Effectivement, bien que relativement brachyodontes, les dents de Paradelomys présentent les caractères dérivés, cités cidessus, communs avec les Columbomvinae. Des apomorphies supplémentaires sont indiquées dans l'analyse de Hooker & Weidmann (2007, annexe 1: caractères 5, 10, 12, 14, 21, 29, 31). Certains de ces caractères sont cependant variables, par exemple, le nº 21 (hypolophulid straight), le nº 29 (metalophulid straight and complete) ainsi que le nº 10 (sinus closed buccally), ce dernier correspondant à l'existence de la mure. Par ailleurs, la position de l'hypolophulide (= entolophide) est postérieure chez Paradelomys, bordant un vaste bassin du talonide, bien plus long que le synclinide postérieur, alors qu'il est nettement raccourci chez Sciuromys ou Columbomys, ce qui confère une position avancée à cet entolophide. Par ailleurs, la P4 de Paradelomys ne comporte qu'une large cuspide antérieure, alors que métaconide et protoconide sont bien individualisés, et séparés par l'antésinuside chez Sciuromys, caractère que l'on observe aussi chez Tarnomys. La parenté supposée entre Paradelomys et les Columbomyinae typiques demande alors à être plus solidement argumentée.

Sous famille ISSIODOROMYINAE LAVOCAT, 1951

L'identification de deux taxons d'Issiodoromyinae dans chacun des gisements Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin repose sur des critères morphologiques et biométriques. Ils sont respectivement attribués aux genres *Elfomys* HARTENBERGER et *Pseudoltinomys* LAVOCAT.

Genre ELFOMYS HARTENBERGER, 1971

Espèce-type: Elfomys parvulus HARTENBERGER, 1971a.

Espèces attribuées: *Elfomys tobieni* THALER, 1966; *Elfomys nanus* (THALER, 1969); *Elfomys hartenbergeri* VIANEY-LIAUD & RINGEADE, 1993; *Elfomys engesseri* HOOKER & WEIDMANN, 2007.

L'espèce oligocène *medius* a été déplacée du genre *Elfomys* au genre *Issiodoromys* (Schmidt-Kittler *et al.*, 1997). Il est probable que cela devienne aussi le cas pour *E. nanus*.

Répartition: Robiac (Gard), MP16, et Fons 4 (Gard), MP17; Les Alleveys (Mortmont, Suisse), MP15/16; Gousnat (Quercy), MP18a; Montalban (Espagne), MP23.

Diagnose du genre: Vianey-Liaud, 1976: 21.

Elfomys engesseri HOOKER & WEIDMANN, 2007 (Pl. 5)

Localité -type: Les Alleveys (Suisse).

Diagnose: Hooker & Weidmann, 2007: 481.

Matériel de Chéry-Chartreuve: 1 DP⁴, 3P⁴, 11 M¹⁻², 2 M³; 6 DP₄, 6 P₄, 20 M₁₋₂, 3 M₃.

Dent	Ν	L. min.	L. moy.	L. max.	s	v	Ν	I. min.	I. moy.	l. max.	S	v
DP ⁴	1		1.18				1		1.13			
P ⁴	3	1.30	1.33	1.37			3	1.33	1.35	1.38		
M ¹⁻²	11	1.33	1.41	1.50	0.058	4.09	11	1.42	1.52	1.62	0.059	3.88
M ³	2	1.32		1.44			2	1.43		1.49		
DP4	6	1.28	1.33	1.38	0.038	2.84	6	0.84	0.95	1.00	0.062	6.51
P ₄	6	1.34	1.41	1.45	0.042	2.95	6	1.12	1.19	1.31	0.071	5.94
M ₁₋₂	20	1.36	1.48	1.56	0.059	3.99	20	1.17	1.32	1.43	0.076	5.77
M ₃	3	1.59	1.67	1.81			3	1.28	1.30	1.33		

Dimensions: (Tableau 4, Fig. 17 - 18)

Tableau 4. — Statistiques des mesures des Longueurs (L.) et largeurs (l.) d'Elfomys engesseri de Chéry-Chartreuve.

Description:

Dents supérieures:

DP⁴: la disposition des racines labiales, divergentes, du spécimen CHC237 (Pl. 5, Fig. a) indique son appartenance à ce type dentaire. La couronne est basse, de forme trapézoïdale. Les dimensions sont inférieures à celles des autres dents supérieures. Le degré d'usure est important mais laisse encore voir le paraconule sans que l'on puisse reconnaître son éventuelle relation avec l'antérolophe, qui est effacé. Le mésostyle s'allonge lingualement entre les synclinaux II et III formant une ébauche de mésolophe en regard de la préhypocrista qui porte un court mésolophule. Une crête presque effacée est issue du métacône dans sa direction; ce métalophule II incomplet s'observe également sur quelques spécimens de M¹⁻². Le métalophule I est relié au postérolophe par l'hypolophule. Protocône et hypocône, en contact du fait de l'usure, devaient être séparés.

P⁴: les trois spécimens montrent un renflement mésial de la zone du parastyle. Sur CHC242, protocône et hypocône contigus sont reliés par un fort endolophe et le sinus est à peine ébauché; il est un peu mieux marqué sur CHC240 (Pl. 5, Fig. c). Le spécimen CHC241 (Pl. 5, Fig. b) montre un protocône et un hypocône mieux séparés, ainsi qu'un sinus plus creusé en communication avec le synclinal II. Sur les trois dents, l'antérolophe prolonge le bras antérieur du protocône et se termine au pied du paracône. Le protolophe est court, largement séparé du protocône; il n'y a pas de paraconule. Le mésostyle est relié à la base des paracône et métacône. Sur CHC240 et CHC241, un métalophule I très incomplet est représenté par une courte crête en avant du métalophule II.



Fig. 17.— Diagramme bivarié (Longueur x largeur) des populations des Alleveys et de Chéry-Chartreuve attribuées à *Elfomys engesseri* HOOKER & WEIDMANN. Les dimensions de quatre spécimens attribués à *Elfomys* sp. de Laprade (Quercy, MP15) sont indiquées. Les limites de variation des dents d'*Elfomys engesseri* des Alleveys sont tirées des données de Hooker et Weidmann (2007: 481).



Figure 18.— Diagramme bivarié des dimensions (L x l) d'*Elfomys cf. tobieni* de Rocourt-Saint-Martin comparées avec celles d'*Elfomys tobieni* de Robiac et celles d'*Elfomys engesseri* de Chéry-Chartreuve.

 M^{1-2} : sur 11 spécimens, l'étendue du paraconule vers le bord mésial est de 50 à 63 % de la largeur du synclinal I. Sur le spécimen CHC254, une ébauche de crête se trouve à l'emplacement de la crête mésiolabiale partant du métaconule, typique d'*Elfomys parvulus* et *E. tobieni* (Hartenberger, 1973: Pl. 6, Fig. 5 et 8); elle est absente sur CHC259 chez qui le métalophule I se recourbe simplement vers l'avant à son extrémité linguale. Cinq dents (5/10) portent une crestule issue du métalophule II, plus ou moins développée et légèrement oblique mésiolingualement qui pourrait être interprétée comme un métalophule I vestigial ou ébauché (Pl. 5, Fig. g et d). Souvent (5/10), le métalophule II n'atteint pas l'hypocône. Sur une partie des spécimens (6/11), la longueur de la préhypocrista ne dépasse que rarement la mi-distance hypocône-mésostyle, dans les autres cas (5/11), après avoir décrit un angle elle est prolongée par un court

mésolophe lingual. A partir du mésostyle, sur quatre de ces derniers spécimens il y a construction d'un mésolophe labial qui n'est bien développé que sur CHC241 (Pl. 5, Fig. g). Le mésostyle est isolé sur la plupart des dents (9/12), il est double sur CHC258 (Pl. 5, Fig. d), flanqué de deux conules sur CHC280 et inclus dans une crestule labiale sur CHC259. Un endolophe bas, à mi-hauteur du protocône et de l'hypocône, est présent sur CHC259. Sur les autres dents, le sinus est largement ouvert du côté lingual, toutefois la communication avec le synclinal II est encore barrée sur 3 spécimens (3/11) par un vestige d'endolophe (Pl.5, Fig. i). Celui-ci est réduit au bras postérieur du protocône, orienté mésiodistalement. Par ailleurs, un faible soulèvement d'émail (Pl. 5, Fig. g et e) est visible à l'entrée du sinus entre protocône et hypocône sur la plupart des autres dents (5/11). Le développement du postérocône est fréquent (7/9). L'hypolophule (liaison métalophe-postérolophe) est présent sur une dent (1/11). Une incision sépare l'hypocône du postérocône sur les dents fraîches; cette vallée s'estompe avec l'usure. Pour six des dents de cette petite population, et pour un degré d'usure 0-1 (Vianey-Liaud, 1979), la hauteur sous le protocône est comprise entre 0,88 et 1,18 mm (moyenne = 0.97) avec un rapport hauteur/longueur compris entre 0.62 et 0.81 (moyenne = 0.71) ce qui est du même ordre de grandeur que les deux mesures réalisées pour une usure comparable chez E. engesseri (Hooker, 2010: 481)

M³: un spécimen (CHC264) possède un mésolophe complet reliant la préhypocrista au mésostyle (Pl.5, Fig. k). Sur l'autre (CHC263), le mésostyle se prolonge par un mésolophule largement séparé de la préhypocrista (Pl. 5, Fig. j). Le paraconule est relativement fort sur CHC264 où le sinus est ouvert (Pl. 5, Fig. k). Sur l'autre spécimen (CHC263) le sinus est fermé et le paraconule insignifiant (Pl. 5, Fig. j). Dans les deux cas l'aire correspondant au métacône forme une crête bordière labiale qui rejoint le mésostyle; un métalophe est constitué sur CHC264, l'hypocône est peu marqué.

Dents inférieures:

 DP_4 : de forme allongée, elles s'élargissent modérément au lobe postérieur. Les spécimens CHC282 et 283 (Pl. 5, Fig. m et n) sont monocuspidés à l'avant, sans protoconide saillant. La postmétacristide (crête métastylide) qui borde la dent du côté lingual s'interrompt plus ou moins en avant de l'entoconide tandis que, du côté lingual, l'ectolophide rejoint l'entolophide. Une crête mésiodistale prend naissance en arrière du métaconide et se prolonge, parallèlement à l'ectolophide, plus ou moins longuement dans le bassin du talonide. Sur les spécimens CHC281 (Pl. 5, Fig. l) et CHC286 le protoconide est individualisé. Il n'y a pas de crête en arrière du métaconide. Sur toutes ces dents, il n'y a pas de trace de mésoconide. Le postérolophide montre un hypoconulide plus ou moins développé (Pl. 5, Fig. m).

 P_4 : la morphologie est voisine de celle des DP_4 sinon qu'elles sont relativement moins allongées, avec un lobe postérieur nettement plus large que le lobe antérieur. La partie antérieure de la dent est élargie par rapport à celle de DP_4 , du fait du développement du protoconide qui reste toutefois discret (Pl. 5, Fig. o, p, q). Dans le bassin du talonide la crête issue du métaconide est toujours présente mais de développement variable. Elle peut, avec le concours d'une courte crête médiolinguale, englober un petit synclinide antérieur. Il n'y a pas de mésolophide. Le postérolophide se renfle ou non au niveau de l'hypoconulide.

 M_{1-2} : sur les 20 dents attribuées à ce taxon, 18 sont morphologiquement lisibles et 11 d'entre elles sont peu usées (degré d'usure 0 à 1). L'antéroconide est séparé du métaconide (3/16) (Pl. 5, Fig. s et v), ou plus fréquemment (13/16) relié à cette cuspide par l'antérolophide lingual (Pl. 5, Fig. w). Trois dents (3/16) ont un antérolophulide, sur toutes les autres (13/16) le protoconide est séparé de l'antéroconide et l'antésinuside pénètre vers l'intérieur de la dent. La communication de l'antésinuside avec le talonide est souvent barrée par la jonction entre le bras postérieur du métalophide lingual et le métalophide labial (11/16, Pl. 6, Fig. s et v), sinon (5/16) ces deux crêtes sont séparées. (Pl. 5, Fig. w). La postmétacristide (crête métastylide), présente, est toujours largement séparée de l'entoconide; une rupture de pente signale le métastylide sur quelques dents. Le mésolophide est absent (13/18) seulement ébauché (3/18) rarement court (2/18). L'ectolophide présente une interruption partielle sur 3 dents (3/15), complète sur CHC273. Deux dents (2/15), présentent une encoche de l'entolophide avant sa jonction avec l'hypoconide. Le postérolophide ferme totalement le synclinide IV, une vallée le sépare cependant de l'entoconide sur 3 dents. L'hypoconulide est nettement individualisé sur quelques spécimens.

 M_3 : l'un des trois spécimens (CHC247) est remarquable par l'allongement postérieur de sa couronne (Pl. 5, Fig. w). L'antérolophide est présent (Pl. 5, Fig. w et x). Le métalophide labial est court, et un petit tubercule est accolé postérieurement à son extrémité sur CHC247. Ce dernier lui est fusionné sur CHC248, donnant au métalophide labial une forme courbe vers l'arrière; par ailleurs, on ne voit pas trace de métalophide lingual. Une petite crestule mésiodistale, issue du milieu de l'antérolophide, court parallèlement et lingualement au métalophide labial sur CHC248 (comme sur la M_{1-2} CHC275). Il existe un soulèvement d'émail, nettement plus bas que l'ectolophide, à l'emplacement du mésolophide (Pl. 5, Fig. w). L'entoconide est étiré mésiodistalement. Sur les deux autres spécimens, plus usés, on ne distingue pas de mésolophide. L'antésinuside est fermé par l'antérolophide. Sur CHC248 (Pl. 5, Fig. x) l'entolophide très oblique vers l'arrière, est court: il s'insère sur le postérolophide au niveau de l'axe antéropostérieur de la dent limitant de ce fait un ilôt, tandis que le reste du postérosynclinide communique avec le bassin du talonide.

Elfomys tobieni (THALER, 1966) (Pl. 6, Fig. o à r)

Holotype: M₁₋₂ sin., UM3012, Robiac Sud (Gard).

Répartition: Robiac Sud et Nord (Gard), MP 16; Les Alleveys (Mormont, Suisse), MP15/16.

Diagnose: cf. Hartenberger, 1973: 44.

La diagnose différentielle de *E. engesseri* (Hooker & Weidmann, 2007: 481) indique que *E. tobieni* est plus petit qu'*E. engesseri*, et que le paraconule peut être absent.

Matériel de Rocourt-Saint-Martin:

Dimensions:

P4: RSM61, 1,19 x 1,14; M1-2: RSM62, 1,30 x 1,42; M1-2: RSM63 (1,39) x (1,60); M3:

RSM64; P₄: RSM65, 1,35 x 1,03; M₁₋₂: RSM66, 1,52 x 1,21.

Description:

Quelques spécimens sont rapprochés de cette espèce en raison de la morphologie des M¹⁻² (Pl. 6, Fig. 1, m) comparable à celle très caractéristique observée chez *Elfomvs* parvulus et E. tobieni. En effet, une M³ très fraîche (Pl. 6, Fig. 0) montre un lobe postérieur dans lequel on retrouve en réduction tous les éléments d'une M¹⁻²: postérosinus entre l'hypocône et le postérocone saillant sur le postérolophe, crête oblique joignant ce postérocone au métaconule, parallèlement au bras antérieur de l'hypocône notamment. Ces caractères sont présents chez E. tobieni de Robiac, et non chez E. engesseri. Les dimensions des M^{1-2} tombent, pour l'une dans la partie supérieure des limites de variation d'E. tobieni de Robiac, pour l'autre sont un peu plus grandes, chevauchant les dimensions d'E. engesseri (Fig. 18) mais de morphologie nettement différente. L'unique M_{1,2} est de dimensions comparables aux plus grandes dents d'E. tobieni de Robiac. Elle ne possède pas de mésolophide et l'antéroconide est isolé (Pl. 6, Fig. q), deux caractères que l'on peut observer dans la population type de Robiac. Une P₄ et une M₃ sont également attribuées à ce taxon en raison de leurs dimensions et de leur correspondance avec des morphotypes observés dans la population type de Robiac.

Discussion: (Fig. 19 - 21)

Les quelques dents d'*Elfomys* de Rocourt-Saint-Martin peuvent être raisonnablement attribuées à une seule espèce, *E. tobieni*.



Figure 19.— Mesure du paramètre delta - hauteur (Δ H). Cette hauteur, indépendante de l'usure (tant que celle-ci n'atteint pas la base de l'antésinuside, soit à un stade d'usure très avancé), est mesurée par la différence Hs (= hauteur du sinuside) - H ant. (= hauteur de l'antésinuside).

La plupart des Issiodoromyinae de Chéry-Chartreuve, relativement abondants, est attribuée à *E. engesseri*. En effet, de dimensions supérieures à *E. tobieni* de Robiac, la forme de Chéry-Chartreuve a des dimensions très comparables à celles d'*E. engesseri* décrit du gisement suisse des Alleveys (CHC: Lmoy. $M^{1-2} = 1,41$; lmoy. $M^{1-2} = 1,52$ et respectivement 1,39 et 1,52 aux Alleveys et Lmoy. $M_{1-2} = 1,48$; lmoy. $M_{1-2} = 1,32$ et respectivement 1,48 et 1,29 aux Alleveys; Hooker & Weidmann, 2007: Fig. 8, Table 3). Cette espèce est caractérisée par Hooker et Weidmann (2007) par sa taille supérieure à celle d'*E. tobieni* et, *a fortiori*, à celle d'*E. parvulus*, et quelques caractères morphologiques comme la rareté de la petite crête oblique mésiolabiale du métaconule, présente sur 2/15 M1-2 seulement.



Figure 20.— Paramètres dimensionnels des M_{1-2} des Issiodoromyinae *Elfomys* et *Pseudoltinomys* de Chéry-Chartreuve. En ordonnée, à gauche: valeurs de H/L (hypsodontie) en fonction de la longueur. Le chiffre indiqué à côté des figurés est le stade d'usure (Vianey-Liaud 1979); en ordonnée à droite: valeurs du Δ H (paramètre delta, indépendant du degré d'usure) en fonction de la longueur.



Figure 21.— Diagramme bivarié des dimensions (Longueur x largeur) des DP^4 et P^4 d'*Elfomys engesseri* et de *Pseudoltinomys* sp.de Chéry-Chartreuve.

Parmi le matériel d'Issiodoromyinae de Chéry-Chartreuve, quelques dents sont cependant de taille légèrement plus forte, même si les moyennes et les coefficients de variation V des molaires - M^{1-2} (n = 16, $LM^{1-2} = 1,42$, V = 5,18; $lM^{1-2} = 1,53$, V = 4,85) et M_{1-2} (n = 28, $LM_{1-2} = 1,51$, V = 5,73; $lM_{1-2} = 1,34$, V = 6,36) - s'accordent avec l'hypothèse d'une population homogène. Par contre, la mesure d'autres paramètres sur

les molaires, tels l'hypsodontie et le paramètre delta (Fig. 20), et aussi l'existence de deux groupes de dimensions des DP4 et P4 (Fig. 21), amènent à séparer cet ensemble en deux taxons. Le plus abondant est attribué à *Elfomys engesseri*, l'autre au genre *Pseudoltinomys*. Ce dernier correspond aux plus grands spécimens. Des différences morphologiques ténues, ainsi que des différences d'hypsodontie entre les molaires de ces deux taxons peuvent être décelées.

W/1-2		Hypsodontie (H/L)					delta			
Genre Elfomys	M.P	Ν	min	moy	max	Ν	min	moy	max	
Robiac Nord - Elfomys tobieni	16	21	0,46	0,58	0,7	24	0,08	0,21	0,3	
Fons 4 - Elfomys parvulus	17a	20	0,43	0,55	0,68	35	0,14	0,17	0,22	
Genre Pseudoltinomys		Ν	min	moy	max	Ν	min	moy	max	
Pontils 26 - Ps. cosetanus	16	1		0.58		2	0.10	(0.21)	(0.32)	
Mazateron - Ps. crebrum	15-16	7	0.52	0.62	0.68					
Lautrec - Ps. aff. mamertensis	16	1		0,66						
Le Bretou - Ps. a ff. mamertensis	16	59	0,45	0,68	0,79	59	0,08	0,26	0,46	
Lavergne - Ps. cf. phosphoricus	16	29	0,42	0,64	0,73	29	0,08	0,26	0,44	
Fons 4 - Ps. mamertensis popul. type	17a	9	0.61	0.66	0.75	11	0,08	0.27	0.38	
Perrière - Ps. phosphoricus		17	0,39	0,6	0.72	15	0,14	0,33	0,44	

Tableau 5.— Valeurs du rapport H/L (taux d'hypsodontie, tous stades d'usure confondus) et du paramètre Δ H de différentes populations d'Issiodoromyinae de l'Eocène supérieur (niveaux MP15 à MP17).

Le tableau 5 montre qu'à la fin de l'Eocène moyen, pour la période MP15 - MP17, les M1-2 de Pseudoltinomys sont en moyenne un peu plus hypsodontes que celles d'Elfomys mais les étendues de variation des taux d'hypsodontie se recouvrent largement pour les deux genres, de ce fait ce paramètre ne devient fiable que lorsqu'on compare des populations relativement abondantes. L'ensemble des dents de Chéry-Chartreuve (11 mesures possibles) présente un taux d'hypsodontie de 0,63 (min 0,58, max 0,68) comparable à celui de Pseudoltinomys crebrum PELÁEZ-CAMPOMANES de Mazaterón (Soria, Espagne), par ailleurs de plus grande taille (L.moy. = 1,76, l.moy. = 1,53). La valeur du paramètre ΔH (Fig. 19) des M1-2 chez différentes espèces d'issiodoromyinés (Tableau 5) est toujours plus importante, en moyenne, chez Pseudoltinomys. La mesure effectuée sur 15 dents de Chéry-Chartreuve sépare nettement deux lots de dents. Neuf d'entre elles ont un ΔH moyen de 0,14 compris entre 0,10 et 0,20 donc de type *Elfomys*, ces mêmes dents (degré d'usure = 1) ont un taux d'hypsodontie compris entre 0,60 et 0,63. L'autre groupe de dents (n = 6) a un ΔH moyen de 0,28 compris entre 0,24 et 0,32 donc plutôt apparenté au genre Pseudoltinomys; seules deux de ces dents ont une hypsodontie inférieure aux dents du lot précédent mais avec un degré d'usure plus important. La morphologie des molaires inférieures paraît conforter ce raisonnement puisque les dents du lot attribué à Elfomys ont un mésolophide absent à très court, à l'instar de leurs homologues d'E. engesseri type, tandis qu'il est la plupart du temps plus développé sur les dents de l'autre lot. Parmi les molaires supérieures, une seule (CHC228) possède une morphologie qui

Espèces	Localités	W 1-2 :	Lmax.	L. moy	L. min	H/L	Longueur M3
Remys minimus	Robiac	n = 4	1.10	1.07	1.05	0.55 à 0.60	1.14
Remys minimus	Le Bretou	n = 15	1.18		1.00		
Remys garimondi	Fons 1	Holotype		1.38		0.95	FS4:1.33
Remys garimondi	Malpérié	n = 5	1.34		1.26	0.65 à 0.75	1.37
Remys major nov.sp.	Chéry-Chartreuve	n = 2	1.66	1.55	1.44	(0,53) et 0.62	1.46

permet de l'exclure du lot Elfomys et de l'attribuer au genre Pseudoltinomys.

Tableau 6.— Fréquence des différents morphotypes du mésolophide des M_{1-2} d'espèces d'*Elfomys* de différents gisements. *Elfomys engesseri* de Chéry-Chartreuve (CHC) et Les Alleveys; *Elfomys tobieni* de Robiac Nord (RBN); *Elfomys parvulus* de Fons 4 (FS4) et Perrière (PRR). Pour Les Alleveys où quelques caractères (Hooker & Weidmann, 2007) ont pu être quantifiés de façon différente, le résultat est placé entre parenthèses.

	Niveau-repère	MP15	MP15-16	MP16	MP17a	MP17b
Mésolophide	Localité	СНС	Les Alleveys	Robiac N	Fons 4	Perrière
absent ou ébauché	fréquence	16 sur 18	8 sur 9	0 sur 29	2 sur 37	7 sur 45
court	fréquence	2 sur 18	1 sur 9	17 sur 29	25 sur 37	29 sur 45
moyen	fréquence	0 sur 13	0 sur 13	9 sur 29	10 sur 37	5 sur 45
long	fréquence	0 sur 13	0 sur 13	3 sur 29	0 sur 37	4 sur 45

Tableau 7.— fréquence de différents caractères des M^{1-2} d'espèces d'*Elfomys* de différents gisements. *Elfomys* engesseri de Chéry-Chartreuve (CHC) et Les Alleveys; *Elfomys tobieni* de Robiac Nord (RBN); *Elfomys parvulus* de Fons 4 (FS4).

Les tableaux 6 et 7 donnent des éléments de comparaison relatifs à différentes populations du genre Elfomys, relativement bien documentées, en provenance des gisements-repères de l'échelle MP (E. parvulus, espèce type du genre à Fons 4, localitétype du niveau-repère MP 17a, et Perrière de MP17b; Elfomvs tobieni à Robiac Nord, localité-type du niveau-repère MP16) entre E. engesseri des Alleveys (MP15/16) et l'Elfomys de Chéry-Chartreuve. Ils montrent que les fréquences de caractères morphologiques de ces deux derniers (développement du mésolophide, communication sinus-synclinide II, présence de la crête mésiolabiale du métaconule) sont plus proches qu'elles ne le sont d'E. tobieni et E. parvulus. Si on admet l'hypothèse classique d'une unique lignée du genre Elfomys entre les niveaux repères MP14 et MP 17 (Vianey-Liaud & Ringeade, 1993: 492) quelques tendances évolutives du genre seraient ainsi un allongement du mésolophide des M1-2, une réduction du paraconule et le développement de la crestule mésiolabiale postérieure du métaconule aux M¹⁻². Par ailleurs, Hooker et Weidmann (2007: 482) considèrent que l'absence de mésolophe aux M¹⁻² est un caractère primitif. Cependant les M1-2 de l'Elfomys de Laprade (Sudre et al., 1990; MP 14) possèdent pourtant un mésolophe bas, mais bien développé (P. 8, Fig. z), tandis qu'à l'inverse le développement du mésolophe est peu fréquent chez E. parvulus: la polarité de ce caractère chez Elfomys n'est peut-être pas celle supposée par Hooker &

Weidmann (2007: 489), ou bien plusieurs lignées avec une vitesse de formation du mésolophe différente pourraient co-exister. Ainsi, E. engesseri et E. tobieni pourraient appartenir à deux lignées évoluant séparément. Pour Hooker & Weidmann (2007: 481), les M¹⁻² de *E. engesseri* sont caractérisées par le faible développement du mésolophe, mais il est bien présent au moins sur 2/3 des M¹⁻² qu'ils figurent (Fig. 7b, c). Son développement est donc variable, comme à Chéry-Chartreuve. La crestule mésiolabiale est rare dans les deux localités: sur deux spécimens aux Alleveys (2/13) et un seul à Chéry-Chartreuve (1/11). A Chéry-Chartreuve le paraconule serait plus développé sur quelques spécimens mais l'estimation de ce paramètre est liée à l'observateur, il n'est pas quantifié, et nous n'avons pas observé directement le matériel des Alleveys. Le métalophule I est observé sur une seule dent aux Alleveys tandis que six spécimens (6/10) portent des crêtes assimilables à un métalophule I incomplet à Chéry-Chartreuve. Mais cette crête s'insère sur le métalophule II et non sur le métaconule comme c'est le cas pour la crestule mésiolabiale des dents de *E. parvulus* et *E. tobieni* figurées par Hartenberger (1973: pl VI, Fig. 3, 5, 8, 13); elle est présente (1/3) chez Elfomys sp. de Laprade (MP14) (Pl. 8, Fig. x, y) et existe de façon anecdotique (1/35) chez E. parvulus de Fons 4 (Spécimen FS4 5042). Le développement du mésolophide des M₁₋₂ est comparable dans les deux localités.

L'espèce de Chéry-Chartreuve ne diffère finalement d'*E. engesseri* typique des Alleveys que par le développement plus important du mésolophe des M^{1-2} et, semble-til, une plus grande fréquence de crêtes assimilables à un métalophule I incomplet. Ce dernier caractère est primitif, car fréquent sur les dents de *Protadelomys alsaticus* de Bouxwiller (Alsace). Ainsi, l'espèce de Chéry-Chartreuve apparaît un peu plus primitive, et peut être un peu plus ancienne, que celle des Alleveys. Plus primitives encore sont les 3 molaires d'*Elfomys* présentes à Laprade (Quercy, MP14). Le protocône et l'hypocône y sont rapprochés, réunis par un endolophe, le sinus interne peu marqué, et le mésolophide est absent à la M_{1-2} .

Genre PSEUDOLTINOMYS LAVOCAT, 1951

Espèce-type: Pseudoltinomys gaillardi LAVOCAT, 1951.

Espèces attribuées: *Pseudoltinomys cuvieri* (POMEL, 1853); *P. phosphoricus* HARTENBERGER, 1973; *P. mamertensis* HARTENBERGER, 1973; *P. gousnatensis* VIANEY-LIAUD, 1976; *P. major* VIANEY-LIAUD, 1976; *P. cosetanus* HARTENBERGER *in* Anadòn *et al.*, 1983; *P. crebrum* PELAEZ-CAMPOMANES, 1996; *P. amblesi* GARZÓN & LÓPEZ-MARTINEZ, 1978.

Répartition: Nombreuses localités depuis l'Eocène supérieur (MP15 à MP20) à l'Oligocène inférieur (MP21 à MP23); cf. les auteurs cités ci-dessus.

Diagnose: cf. Vianey-Liaud, 1976: 5.

Pseudoltinomys sp. 1

Matériel de Chéry-Chartreuve: (Pl. 6, a-h)

Dimensions: M¹⁻²: CHC228: 1,41 x 1,58; CHC229: 1,56 x 1,67; CHC230: 1,55 x 1,64.; Fig. 22.



Figure 22.— Diagramme bivarié des dimensions L x l de différentes espèces attribuées au genre *Pseudoltinomys*. Les mesures relatives à *P. crebrum* de Mazaterón et Miñana (Soria, Espagne) sont issues de Peláez-Campomanes (1993). En ce qui concerne les aires de répartition des dimensions de *P. aff. mamertensis* du Bretou le nombre de spécimens mesurés ici est de 59 M_{1-2} et 18 M^{1-2} .

Description et comparaison:

Dents supérieures:

Le spécimen CHC228 (degré d'usure 1, selon les critères de Vianey-Liaud, 1979), montre des synclinaux très peu profonds, tandis que les anticlinaux offrent de larges plages d'usure. Le paraconule occupe à sa base 50% de la distance axe du protolophe bord mésial de la dent mais, à sa base, comme au niveau de sa table d'usure, a la même largeur que le protolophe. De ce fait, le paraconule apparaît discret dans le schéma dentaire. La préhypocrista se poursuit, au niveau d'un angle marqué, dans un mésolophe complet linguolabialement et sans mésostyle différencié. En avant du métalophe se développe un discret renflement mésial du métaconule. Le métalophe est relié au postérolophe par l'hypolophule et, également mais faiblement, à l'hypocône. Sur CHC229 (Pl. 6, Fig. g), le mésolophe est très bas dans sa partie centrale. Le paraconule est faible. Le métalophe est court et orienté vers la préhypocrista qu'il n'atteint pas. De dimensions comparables au spécimen précédent, le spécimen CHC230 montre le même type de connexion postérieure métalophule-postérolophe que CHC228. Le paraconule occupe à sa base 50% de la distance au bord mésial de la dent. La préhypocrista atteint le milieu de la dent et n'est pas prolongée par un mésolophe. Ainsi, le mésostyle est isolé. Sur les trois spécimens on observe un petit soulèvement de l'émail entre protocône et hypocône dans la communication sinus-synclinal II, vestige probable de l'endolophe.

Pour CHC228, la hauteur sous le protocône est de 0,96 mm pour une longueur de 1,41 mm et un rapport H/L de 0,68. Pour CHC230, la hauteur sous le protocône est de 1,2 mm et H/L = 0,77. Ces valeurs sont inférieures à ce que l'on observe chez *Pseudoltinomys* aff. *mamertensis* du Bretou (n = 13 spécimens de degré d'usure 1; H/L moyen = 0,86, H/L min = 0,78, H/L max = 0,93; coeff. variation = 4,76). Elles chevauchent la partie inférieure des valeurs de *P. crebrum* de Mazaterón (n = 10, degré

d'usure non précisé *in* Peláez-Campomanes, 1993: 155; H/L moyen = 0,81, H/L min = 0,73, H/L max = 0,89; coeff. variation = 6,73) et de *P. cosetanus* de Pontils 26 (2 spécimens mesurables: PONT008, H/L = 0,70 (usure 2); PONT010, H/L = 0,82 (usure 1).

Dents inférieures:

M₁₋₂: les crêtes apparaissent plus en relief que sur les dents d'*Elfomys engesseri*, la postmétacristide (crête métastylide) étant en particulier toujours présente et bien développée. L'antérolophide est long, dans le prolongement du métalophulide lingual. Sur deux dents (CHC226 et CHC227), il est encore nettement renflé au niveau de l'antéroconide. Sur cinq dents, la partie labiale du métalophide se dirige d'abord transversalement puis s'incurve légèrement vers l'arrière du talonide, sur les autres (3/8), il est relié à la partie linguale du métalophide. L'entolophide est présent mais très incomplet sur trois spécimens, alors qu'il est bien constitué et continu sur deux autres. Sur une seule dent, l'antésinuside ne communique pas avec le talonide (CHC226; Pl. 6, Fig. d). Le mésolophide est absent (CHC222 et 227), court à moyen (5/8) avec des renflements d'émail dans le bassin du talonide (Pl. 6, Fig. e). Sur CHC225, ces renflements forment une crête basse qui prolonge le mésolophide et rejoint l'extrémité de la postmétacristide. L'ectolophide est bas et n'atteint pas le haut de la surface des autres lophides sur CHC220, il est encore plus creusé profondément sur CHC222 et 227, sans que la communication sinuside-synclinide II soit complète. Le postérolophide s'abaisse un peu du côté lingual, mais le postérosynclinide reste clos. L'hypoconulide est plus ou moins développé.

Comparaison:

Les dimensions (Lxl) des dents de *Pseudoltinomys* sp. 1 entrent dans les limites de variation de *P*. aff. *mamertensis* du Bretou (MP16). Leur hypsodontie (degré d'usure 1, n = 6, 0,58 < H/L < 0, 68, H/ moyen L = 0,62; usure 2: n = 2, 0,65 < H/L < 0,66; et pour l'ensemble de la population, n = 8: H/L moyen = 0,63, coefficient de variation 5,60) est comparable à celle de *P. crebrum* de Mazaterón (0,52 < H/L < 0,68), et un peu plus faible que celle de *P. aff. mamertensis* (0,45 < H/L < 0,79) du Bretou. Dans ce dernier gisement, le mésolophide peut être faible et en deux parties (labiale et linguale; 8/18), mais il est généralement nettement plus développé, et 13/18 dents ont acquis le morphotype « typique » de l'antérolophide de *Pseudoltinomys* (antéroconide relié au bras antérieur du protoconide par l'antérolophulide, absence d'antérocingulide lingual, partie labiale de l'antérolophide = partie labiale du métalophide, et antésinuside redressé (vertical). Cette morphologie (mésolophide court à moyen) s'observe chez les *Pseudoltinomys* des niveaux MP16 et MP 17a.

Les M_{1-2} diffèrent de *P. crebrum* de Mazaterón par une plus grande fréquence du mésolophide, autant qu'on puisse en juger sur la base d'un faible nombre de spécimens dans les deux gisements. Elles diffèrent de celles de *P. cosetanus* par leur plus faible degré d'hypsodontie, les synclinides moins profonds, le mésolophide moins développé, parfois absent.

Pseudoltinomys sp. 2

Matériel de Rocourt-St-Martin: (Pl. 6, Fig. i, j)

M¹⁻² sin. RSM70: 1,62 x 1,65.

La morphologie de cette dent (i.e. la massivité des anticlinaux, le paraconule discret, la préhypocrista prolongée après angulation par le mésolophe long, ainsi que la communication sinus-synclinal II sans trace de crête longitudinale) permet de l'attribuer au genre *Pseudoltinomys*. La largeur ne peut être exactement mesurée car la couronne est endommagée. Elle est de dimensions comparable à celle de deux des spécimens de *Pseudoltinomys* sp. 1 de Chéry-Chartreuve, se plaçant comme eux dans la partie inférieure des limites de variation des M^{1-2} de *Ps. crebrum* de Mazaterón (Soria, Espagne, MP16).

Discussion:

Hartenberger (1973: Fig. 19) puis Vianey-Liaud (1976: Fig. 60) et Vianey-Liaud & Ringeade (1993: tab. 17) proposent pour l'évolution du genre Pseudoltinomys l'hypothèse d'une simple lignée avec six espèces qui se succèdent dans le temps: P. mamertensis - P. phosphoricus - P. gousnatensis - P. cuvieri - P. gaillardi - P. major. Le premier jalon de cette lignée serait P. cosetanus, connu de Pontils 26, daté alors de MP15 (Anadon et al., 1983). P. crebrum (Peláez-Campomanes, 1996; MP16), est de plus grande taille et plus hypsodonte que l'espèce plus récente P. mamertensis (MP17a), et moins hypsodonte que P. phosphoricus (MP17b). Hooker et Weidmann (2000: 46) font état de quelques dents de Sossís attribuées à P. cf. phosphoricus par Hartenberger (1973: 50) que cet auteur qualifie de moins hypsodontes que celles de la population-type de Perrière. L'âge de Sossís étant considéré comme pénécontemporain de Fons 4, localité-type de Ps. mamertensis, deux lignées de Pseudoltinomys cohabiteraient à cette époque. Une nouvelle lecture du matériel des collections de l'Université Montpellier 2 dans le cadre d'une révision des Issiodoromyinae de l'Eocène supérieur (Comte, en préparation) montre que l'hypsodontie des spécimens de Sossis s'intègre parfaitement dans les limites de variation de P. phosphoricus de Perrière (Fig. 23). Elle montre également qu'il est probable qu'au cours du Bartonien deux lignées ont évolué parallèlement, l'une conduisant à P. mamertensis, l'autre à P. phosphoricus. Ps. mamertensis, dont le gisement type est Fons 4 (MP17a) est particulièrement bien représenté au Bretou par une forme voisine (P. aff. mamertensis) non encore renommée, qui a été identifiée par quelques dents à Robiac. Une dent du gisement de Lautrec est typique du genre, sa taille la rapproche de *P. mamertensis*. Au moins deux M¹⁻² de Grisolles semblent devoir être rapportées à la même lignée. Par ses dimensions P. crebrum de Mazaterón se placerait dans l'ascendance de P. phosphoricus. Il en est de même des deux M₁₋₂ des Alleveys (attribuées à P. crebrum), et dont l'hypsodontie s'accorde avec celle de la lignée de P. phosphoricus. Pseudoltinomys cosetanus de Pontils 26 comporte seulement deux M¹⁻² de dimensions intermédiaires entre les deux lignées. L'espèce avait été attribuée initialement à P. aff. mamertensis (Anadon & Feist, 1981). Les longueurs des M¹⁻² de Chéry-Chartreuve, avec une plus grande étendue de variation, englobent celles de P. cosetanus. Mais si ce dernier montre les caractères indiscutables d'un Pseudoltinomys, (cf. p. xx), la forme de Chéry-Chartreuve présente des morphotypes plus primitifs, ressemblant aux premiers représentants du

genre Elfomys. Dans les niveaux postérieurs, la fréquence des mêmes caractères évolue différemment et à des vitesses différentes dans les deux genres, qui acquièrent progressivement les caractéristiques de leurs populations types. Pour la période correspondant aux niveaux repères MP16 - MP17 les populations du genre Pseudoltinomys se distinguent de celles du genre Elfomys par: la liaison quasiconstante de l'antéroconide avec le bras antérieur du protoconide (antérolophulide), l'absence presque générale de cingulide antérolingual, un mésolophide plus souvent développé (rarement court). Chez Elfomys (Robiac, Fons 4) environ la moitié des dents montre une séparation de la partie linguale du métalophide d'avec sa partie labiale (= bras antérieur du protoconide). Cette séparation est absente ou très rare chez *Pseudoltinomys* qui, de plus, diffère du genre *Elfomys* par son degré d'hypsodontie plus élevé, son ΔH (cf. Fig.19) plus fort, l'ouverture du sinuside moins large. Sur le bord lingual des M₁₋₂, le vestige d'un métastylide et une petite vallée séparant le cingulum postérieur de l'entoconide sont des caractères fréquents chez les Elfomys. Chez Pseudoltinomys, peu marqués lorsqu'ils sont présents, ils sont le plus souvent absents. D'autres caractères, non immédiatement quantifiables, distinguent les M₁₋₂ des deux genres: synclinides plus profonds chez Pseudoltinomys, lophides plus massifs chez Pseudoltinomys (base plus large que chez Elfomys, avec pour corollaire des bassins de dimensions réduites, au contraire d'*Elfomys* ou les bassins paraissent plus vastes).



Figure 23.— Longueurs des M_{1-2} et valeurs du rapport H/L de différentes populations du genre *Pseudoltinomys* placées dans l'ordre chronologique probable dans l'Eocène supérieur: Chéry-Chartreuve est considéré ici comme le plus ancien des gisements, un peu plus ancien que Les Alleveys, puis Mazaterón; D'après leur faune de rongeurs au moins, Pontils 26, Lautrec et Robiac seraient d'âge voisin du niveau MP16, tandis que les autres localités sont proches des niveaux MP 17a et b. Le trait noir représente l'étendue de la variation de la longueur des M_{1-2} dont la moyenne est indiquée par un tiret vertical, N correspond au nombre de dents mesurées; l'étendue de variation du rapport H/L (tous stades d'usure confondus) et donnée, avec le nombre de dents ayant autorisé la mesure entre parenthèses.

Sousfamille THERIDOMYINAE ALSTON, 1876

Genre ESTELLOMYS HARTENBERGER, 1971

En l'attente d'une révision, ce genre est pour l'instant placé dans la sousfamille Theridomyinae.

Espèce-type: Estellomys cansouni HARTENBERGER, 1971.

Espèce attribuée: Estellomys ibericus (THALER, 1966).

Répartition: Sossís (Huesca, Espagne), MP16; Les Alleveys (Mormont, Suisse), MP15/16; Fons 4 (Gard, France), MP17.

Diagnose originale du genre: « Theridomyidae proche de *Sciuroides* mais à nette tendance à l'hypsodontie » (Hartenberger, 1973: p. 18).

Diagnose émendée: Theridomyidae, alliant des caractères primitifs (protocône plus développé que l'hypocône, mésolophide parfois peu développé) à des caractères dérivés (mésolophide parfois long, fort antésinuside bordé d'un fort cingulide labial; mésolophe labial le plus souvent long, préhypocrista courbe prolongée, après angulation, par la partie linguale du mésolophe, forte réduction à absence d'endolophe sur les molaires et présence de la mure sur M³, hypsodontie de faible à moyenne).

Diffère clairement de *Sciuroides* notamment par l'absence d'endolophe élevé sur les molaires, le très faible paraconule et le métaconule absent, le mésoconide absent, le très court ectolophide et le sinuside plus pincé et plus enfoncé labiolingualement.

Estellomys nov. sp. (Pl. 7, a-j)

Matériel de Chéry-Chartreuve:

Dimensions:

M¹⁻²: CHC136: 1,47 x 1,66; CHC137: 1,49 x 1,67; CHC138: (1,66) x 1,93; CHC139: 1,47 x 1,68

M₁₋₂: CHC125: 1,89 x 1,69; CHC1261: 1,67 x 1,49; CHC127: 1,57 x 1,54; CHC128: 1,88 x 1,70; CHC129: 1,77 x 1,58; CHC130: 1,68 x 1,47. (Fig. 24).

Description:

M¹⁻²: des quatre spécimens, un seul (CHC138) est endommagé sans que cela nuise à la lecture de son plan dentaire. Ils montrent un contour plus large que long et plus ou moins retréci à l'arrière en liaison avec le plus fort degré de développement du pro tocône par rapport à l'hypocône mais aussi du paracône par rapport au métacône. Cette forme dentaire ne serait pas seulement d'origine positionnelle mais pourrait être un caractère du genre (Hooker & Weidmann, 2007).

Le bras antérieur de l'hypocône, en arc de cercle, atteint le milieu de la dent. Il fait ensuite un angle marqué pour se prolonger en un mésolophe bas d'importance variable, et plus ou moins complet, lingualement au mésostyle. Continu sur CHC136 et 137, quoique localement bas (Pl. 7, Fig. a-b), il est encore largement interrompu sur CHC138 et 139 (Pl. 7, Fig. c). Le paraconule est bien développé. La mesure de sa projection entre l'axe du protolophe et son bord mésial représente 48% à 62% de la distance de cet axe au bord antérieur de la dent (4 spécimens mesurés). Le protolophe parallèle à l'antérolophe apparaît comme une longue crête perpendiculaire à l'axe antéropostérieur de la dent tandis que le métalophe (= métalophule I?), nettement plus court, se dirige obliquement vers l'avant en direction du milieu du bras antérieur de l'hypocône avec lequel il peut se relier (3 dents sur 4). Sur CHC136, les métalophules I et II sont présents, faiblement reliés entre eux ainsi qu'au bras antérieur de l'hypocône. Sur CHC137, le métalophule II est connecté à ce dernier, tandis que le métalophule I joint le mésolophe. Seule la partie labiale du mésolophe est présente sur CHC138. Un endolophe très bas est présent sur trois spécimens formant une jonction basse du protocône avec l'hypocône (Pl. 7, Fig. a). Une crestule mésiodistale est présente sur CHC137, et rejoint le postérolophe sur CHC139. Sur cette dernière, peu usée lingualement (stade d'usure 1 selon Vianey-Liaud, 1979: 139-140), le protocône mesure 1,08 mm de hauteur et la longueur de la dent est 1,44 mm; la hauteur est donc 75 % de la longueur. Sur CHC136 (stade d'usure 1), le protocône mesure 0,94 mm de hauteur et la longueur de la dent est 1,47 mm; la hauteur est donc 64 % de la longueur.



• Estellomys ibericus Les Alleveys (Hooker 1986)

Figure 24.— Diagramme bivarié (Longueur x largeur) de répartition des dents attribuées au genre *Estellomys* dans divers gisements. Les dimensions du spécimen UM 1918 ont été prises sur le dessin du type de *E. ibericus* (Thaler 1966, Fig. 9, p. 47), le spécimen UM 1887 (collections UM2) a été remesuré.

 M_{1-2} , CHC132 (Pl. 7, Fig. d): la dent est endommagée, l'émail ayant disparu largement sur les murailles et au sommet des crêtes. Toutefois l'essentiel de sa structure peut être dégagé. Elle devait être légèrement plus large que longue, les tubercules

principaux se situant approximativement aux angles d'un rectangle légèrement allongé transversalement. Le bord antérieur de la dent est formé par la partie linguale du métalophide prolongée dans l'antérolophide. Une courte crestule mésiodistale s'en détache à mi-parcours. Il n'y a pas d'antérolophulide, ce qui fait que l'antésinuside (ici, presque effacé par l'usure) est confluent avec le bassin du talonide. A l'arrière du métaconide, la postmétacristide s'abaisse jusqu'à la base de l'entoconide. Il n'y pas de métastylide distinct. La partie labiale du métalophide se recourbe distalement à son extrémité. Le bras postérieur du protoconide, oblique, fortement usé, est large et se relie à l'entolophide par le biais du court ectolophide, aminci. A l'extrémité du bras oblique se trouve un très court mésolophide qui se connecte avec une petite crestule orientée mésiodistalement qui rejoint l'entolophide. Ce dernier court de façon quasiment rectiligne entre les deux cuspides postérieures. Il n'y a pas trace d'hypoconulide. Le postérolophide étroit relie l'hypoconide et l'entoconide; il n'y a pas trace d'hypoconulide. Cette dent ressemble au type de *Es. ibericus* de Sossis, UM 1918, figuré par Thaler (1966: Fig. 9) mais ses dimensions (1,57 x 1,54), sont nettement inférieures.

CHC128 (Pl. 7, Fig. e): plus fraîche que le spécimen précédent, elle est un peu rétrécie en avant (M1?). Il n'y a pas d'antérolophulide, et l'antésinuside est ainsi confluent avec le bassin du talonide. Elle montre la tendance à la liaison entre le bras antérieur du protoconide, recourbé à l'arrière en une crestule et le mésolophide, qui est développée et quasi constante chez *Es. cansouni*. Sont présents un très faible hypoconulide et une crestule mésiodistale courte partant de l'entolophide. Deux autres spécimens montrent un schéma comparable compliqué de plissotements ou pointements d'émail dans le talonide (Pl. 7, Fig. f).

Matériel de Rocourt-Saint-Martin:

M¹⁻²: l'unique dent est attribuée au genre *Estellomys* en raison de sa forme nettement rétrécie en arrière à la fois au niveau de l'hypocône et au niveau du métacône, la présence simultanée d'éléments de mésolophe et de métalophule I, ainsi que de la crestule mésiodistale, néanmoins incomplète. Il n'y a pas de crête longitudinale, ce qui autorise la communication synclinal II - sinus, le fond de ce dernier étant toutefois barré lingualement par un vestige d'endolophe.

M³: ce spécimen est attribué avec réserve au genre *Estellomys* du fait de son fort degré d'usure qui ne permet pas de connaître complètement le dessin dentaire. Le protocône est massif à côté d'un hypocône réduit et en retrait. Le paraconule occupe 55% de la distance de l'axe du protolophule au bord mésial. Le sinus communique avec le synclinal II, un vestige d'endolophe est présent. On devine la trace d'un mésostyle, le métacône est distinct et le métalophule relié au postérolophe.

Discussion:

Les spécimens de Chéry-Chartreuve montrent des caractères (semi-hypsodontie; M_{1-2} avec entolophide rectiligne, ectolophide court, absence de mésoconide, partie linguale du métalophide recourbée et tendant à se lier avec le mésolophide; M^{1-2} plus larges que longues avec protocône étendu plus lingualement que l'hypocône et lobe postérieur réduit en largeur, éléments de métalophule I, mésolophe fragmenté mais atteignant le bord labial) qui existent ou se développent chez les espèces décrites du genre *Estellomys, Es. ibericus* et *Es. cansouni*. Ils en diffèrent cependant par leurs

dimensions plus faibles. Ils représentent une nouvelle forme de ce genre que la pauvreté du matériel ne permet pas de définir de façon satisfaisante et qui est laissée en nomenclature ouverte.

Estellomys ibericus (THALER, 1966) est décrit du gisement de Sossís (Huesca, Espagne) et *Estellomys cansouni* HARTENBERGER (1971) de Fons 4 (Gard, France), ces deux localités étant considérées comme Bartonien supérieur (MP17a). La diagnose originale de *Es. ibericus* a été donnée par Thaler (1966: 48): « *Pseudosciuridae légèrement hypsodonte à bassin postérieur du talonide complètement entouré par un postérolophide et un hypolophide robustes; mésolophide seulement ébauché; une ébauche aussi d'antémésolophide (= partie labiale du métalophide très courte) ». Hooker & Weidmann (2007: 485) attribuent le matériel des Alleveys (Mormont, Suisse; MP15/16) à <i>Es. ibericus*, et proposent une diagnose émendée de l'espèce: « petite espèce du genre Estellomys, moyenne des longueurs des M¹⁻² = 1,74 mm (traduction de l'anglais) ». Cet amendement ne peut être validé car les dimensions de *Es. ibericus* (Hartenberger, 1973: 20, Fig. 5), sur lesquelles il est basé, (Hooker & Weidmann 2007: 485) sont erronées. Pour la même raison, *Estellomys cansouni* HARTENBERGER n'est actuellement pas validé sur la seule base de la définition donnée par l'auteur: « légèrement plus grand que *Es. ibericus* ».

En effet, Hooker & Weidmann (2007) comparent les dimensions de Es. ibericus des Alleveys avec les dimensions de Es. ibericus de Sossís et Es. cansouni de Fons 4 fournies par Hartenberger (1973, Fig. 5). Hartenberger (1973) considérait, avec réserve, Es. ibericus de Sossís comme un ancêtre possible d'Es. cansouni de Fons 4. Ce scénario leur paraît improbable, ces deux derniers gisements du Bartonien supérieur étant pénécontemporains, et Es. cansouni de dimensions plus fortes qu'Es. ibericus. Sur cette base, il existerait ainsi deux lignées d'Estellomys dans le Bartonien supérieur. Or, cet argumentaire repose sur des données antérieures erronées. Les mesures des deux spécimens qui servent à établir la plus forte taille de Es. cansouni (Hartenberger, 1973: 20 et Fig. 5B) doivent en effet être réévaluées. Que ce soit à partir du dessin de Thaler (1966: Fig. 9) ou, directement, du spécimen UM1887 (Coll. UM2: Thaler, 1966: 48), les dimensions sont 2,09 x 1,90. Ainsi, ces dents, décrites par Thaler (1966), s'intègrent dans la variation des dimensions des dents homologues de Fons 4. Sur cette seule base, de la taille, le taxon Estellomys cansouni HARTENBERGER deviendrait nomen nudum et il n'existerait qu'une seule espèce dans les gisements contemporains du niveau MP 17a: il s'agirait de E. ibericus. Toutefois, Es. cansouni de Fons 4 possède, en comparaison des deux seuls spécimens de la population type de E. ibericus, un schéma dentaire nettement plus compliqué qui pourrait argumenter une diagnose valide. En effet, les deux dents de Sossís ne montrent aucune des nombreuses crestules accessoires d'Es. cansouni. Une relecture de l'ensemble du matériel attribué à Estellomys pourrait permettre de donner une réponse à ces interrogations.

Le schéma occlusal des molaires inférieures des Alleveys (Hooker & Weidmann, 2007: Fig. 10) est comparable à celui observé sur les dents de Fons 4, et il est beaucoup plus complexe à la fois que celui de Chéry-Chartreuve, et que celui d'*Es. cansouni* typique. Les deux molaires inférieures qui constituent la population type d'*Es. ibericus* montrent une morphologie simple qui contraste avec celle de leurs homologues d'*Es. cansouni* de Fons 4. En restant réservé, compte tenu de l'indigence du matériel de

Sossís, on peut penser qu'il existe dans les deux gisements pénécontemporains de Sossís et Fons 4 (niveau repère MP 17a) deux espèces de dimensions comparables mais morphologiquement différentes.

L'espèce des Alleveys pourrait être une forme affine plutôt d'*Es. cansouni* que d'*Es. ibericus* dont les M_{1-2} ont des dimensions inférieures à celles de l'espèce de Fons 4 (MP17a). Le matériel des Alleveys attesterait la présence de cette espèce dans un niveau plus ancien (MP15/16), et d'une augmentation de la taille de cette lignée au cours du temps.

Issues du même domaine géographique qu'*Es. cansouni*, les dents de Chéry-Chartreuve sont toujours situées dans la partie inférieure des dimensions connues pour le genre, et recouvrent seulement en partie les dimensions de l'*Estellomys* des Alleveys. Le nombre réduit de spécimens n'autorise pas la création d'un nouveau taxon, cependant la forme de Chéry-Chartreuve apparaît comme le plus ancien représentant connu de cette lignée. Une révision de l'ensemble des populations d'*Estellomys* disponibles pourraît conduire à préciser leurs relations phylogénétiques, et aussi montrer tout leur intérêt biostratigraphique.

Genre BLAINVILLIMYS STEHLIN & SCHAUB, 1951

Plusieurs radiations adaptatives sont observées au sein des Theridomyinae à tendance hypsodonte, de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur, marquées par l'existence de nombreuses espèces. Parmi elles, au moins une douzaine de lignées évolutives ont pu être mises en évidence dans l'Eocène supérieur (Priabonien), tandis qu'encore huit lignées ont existé pendant l'Oligocène, certaines étant apparentées (par exemple: Bosma, 1974; Gad, 1987; Vianey-Liaud, 1972, 1979, 1998; Vianey-Liaud & Ringeade, 1993). Plusieurs de ces lignées illustrent des cas d'évolution parallèle, notamment au sein et entre les genres Blainvillimys et Theridomys. Il est tout à fait possible de les déceler, en regardant au plus près les éléments de la morphologie dentaire et leur variabilité (e.g. Vianey-liaud, 1989). A côté de ces lignées, d'autres ont été décrites, comme celles des genres Thalerimys TOBIEN ou Patriotheridomys VIANEY-LIAUD, morphologiquement bien définis, et pour le dernier, dont on peut suivre les tendances évolutives, avec plusieurs stades évolutifs au cours de l'Eocène supérieur (Patriotheridomys sudrei VIANEY-LIAUD & RINGEADE, entre MP18 et MP17; Pat. altus neboulensis VIANEY-LIAUD & RINGEADE, MP18; Pat. altus VIANEY-LIAUD, MP 19-20).

Avec le grand nombre de localités fossilifères, et l'abondance de ces rongeurs, l'utilisation de genres « fourre-tout », comme *Isoptychus* POMEL, pour des espèces de *Theridomys* ou *Blainvillimys* de l'Eocène supérieur (par exemple: Bosma, 1974) devient progressivement obsolète. Cela est d'autant plus vrai que ce genre a été défini sur une espèce du début de l'Oligocène (*I. aquatilis* AYMARD), montrant des caractères plus proches de ceux d'espèces attribuées initialement aux genres *Trechomys* (*Tr. Bonduelli*, MP19) ou *Theridomys* (*T. major*, MP22, ou *T. golpei*, MP18b-19, par exemple) que d'espèces attribuées au genre *Blainvillimys* (*B. civracensis*, MP 18a, *B. pseudosiderolithicus*, MP19 ou les espèces de la lignée *B. langei - B. gregarius -B.helmeri - B. blainvillei*, de MP 21 à MP 25). Là où les choses se compliquent, c'est lorsqu'on remonte dans le temps, au Bartonien, à l'origine des premiers Theridomyinae hypsodontes (MP16 et MP17). En l'absence d'une étude détaillée de la morphologie avec une analyse de la variabilité de populations relativement abondantes, comportant la mise en œuvre de méthodes raisonnablement statistiques, il était bien difficile de savoir si les espèces *euzetensis* (DEPÉRET, 1917) et *varleti* HARTENBERGER & LOUIS devaient être attribuées à *Theridomys* ou *Blainvillimys*, ou à un tout autre genre. "*Il est peut être préférable de mentionner l'alternative Theridomys/Blainvillimys… pour poser le problème*" (Vianey-Liaud & Ringeade, 1993: 462). Ce problème a continué à se poser (Hooker & Weidmann, 2000) car ces auteurs attribuent l'espèce *euzetensis (Theridomys euzetensis* HARTENBERGER) d'Eclepens B au genre *Isoptychus*, suivant en cela la démarche "pragmatique et arbitraire" de Bosma (1974).

Suivant une autre démarche, celle qui a été employée pour l'étude de diverses populations de Theridomyinae de l'Eocène supérieur ou de l'Oligocène (e.g. Vianey-Liaud & Ringeade, 1993 ; Vianey-Liaud, 1998), il est possible de faire l'hypothèse de relations phylogénétiques entre les espèces *varleti* (MP16), *euzetensis* (MP17) et *civracensis* VIANEY-LIAUD & RINGEADE (1993: 469-474; MP18b), qui montrent un accroissement de l'hypsodontie, et le développement de lophes plus continus et complets, notamment les mésolophe et mésolophide. Les trois populations type ont été directement comparées. Ces trois espèces sont dans la même gamme de taille, *varleti* étant de taille légèrement plus petite. Si chez l'espèce la plus primitive (*varleti*), la caractéristique différentielle majeure du genre *Blainvillimys* d'avec *Theridomys* - amincissement notable de l'émail de l'un des flancs des anticlinaux, anticlinides, synclinaux et synclinides - est difficilement caractérisable, elle est par contre plus claire sur les spèces au genre *Blainvillimys*, tel qu'il se distingue actuellement du genre *Theridomys* (e.g. Vianey-Liaud & Ringeade, 1993: 462).

Blainvillimys varleti (HARTENBERGER & LOUIS, 1976) (Fig. 25)

Holotype : DP₄ sin., GRI 699, coll. P. Louis (dépôt Université Montpellier 2)

Localité-type et âge : Grisolles (Aisne), Bartonien, MP16.

Diagnose originale : « Espèce (de *Theridomys*) plus petite que *Theridomys euzetensis*. Caractère hypsodonte moins marqué que chez cette dernière espèce ; dents supérieures moins hautes ; racines antérieures des M_{1-2} rarement dédoublées. D_4^4 peu étirées, dessin des crêtes du lobe antérieur moins compliqué que chez *T. euzetensis.*»

Diagnose émendée : Espèce primitive de *Blainvillimys* : molaires inférieures biradiculées ; tubercules saillants ; dents de lait de longueur voisine de celle des molaires, et de plus faible largeur ; faible hypsodontie ; émail épais, sans différenciation notable de l'épaisseur de l'émail sur les flancs opposés des crêtes ; antéroconide présent sur les molaires inférieures, isolé ou connecté soit au protoconide, soit au métaconide, soit les deux ; mésolophide rarement complet ; sinuside peu enfoncé, et communication fréquente entre sinuside et synclinide opposé (SIII) ; présence de crestules descendant des crêtes transverses, parfois nombreuses dans les vallées antérieures (synclinides II et III, et parfois IV ; synclinaux I et II) ; molaires supérieures avec ou sans mure. Proche

de *B. civracensis*par la morphologie générale du dessin dentaire - notamment la présence et la disposition des crestules - et par sa taille, cependant un peu inférieure; elle en diffère par le moindre allongement des dents de lait relativement aux molaires, les plus faibles hypsodontie et lophodontie.

Description et discussion:

Le nombre de dents de Grisolles disponibles actuellement est différent de celui initialement attribué à l'espèce *varleti* (Hartenberger & Louis, 1976), pour les P₄ (4 au lieu de 5), les M_{1-2} (9/13), les M_3 (0/3), les DP⁴ (8/9), les P⁴ (1/6) et les M¹⁻² (4/14).

La majorité des DP_4 (4/5) montre une morphologie voisine du type de l'espèce (GRI699), avec un contour large relativement à la longueur et de nombreuses crestules sur toute la dent (Fig. 25; Vianey-liaud & Ringeade, 1993: Fig. 34 c-d). Une seule est plus allongée (Fig. 25, GRI807) et montre des crestules essentiellement dans le postérosynclinide (SIV) ; sur deux autres dents, le protoconide est nettement plus fort et aussi élevé que le métaconide. Les variations de taille et de morphologie sont relativement importantes dans les 4 P₄ de Grisolles disponibles. Si la P₄ GRI816 montre un protoconide peu saillant, et de nombreuses crestules, sur les trois autres dents, dont GRI697 (Hartenberger & Louis, 1976: Pl. 1-3), le protoconide est nettement plus fort, aussi élevé que le métaconide dont il est séparé par une faible encoche antérieure. La variabilité des M₁₋₂, tant morphologique que dimensionnelle apparaît quant à elle peu importante : elle se manifeste surtout au niveau des relations entre l'antéroconide, libre (4/6 dents bien conservées), ou bien connecté au bras antérieur du protoconide (1/6) ou à la fois à ce bras et à l'antérolophide. Elle concerne aussi le parcours du mésolophide, relié au bras postéro - lingual du métaconide (3/6) ou isolé à la fois de ce bras et de l'ectolophide (2/6), ou relié aux deux (1/6). La seule M₃ disponible est attribuée à une autre espèce (Vianey-Liaud & Ringeade, 1976: 482, Fig. 341).

Parmi les DP⁴, la majorité montre une morphologie et une taille relativement homogènes (7/8) (Fig. 25 p-u; Hartenberger & Louis, 1976: Pl. 1, Fig. 9; Vianey-Liaud & Ringeade, 199: Fig. 34 a) avec de nombreuses crestules, le sinus largement ouvert et court, la mure généralement absente ou très basse. Le synclinal postérieur (SIV) est de longueur labio-linguale variable : de long, sur GRI813, à court sur GRI810, du fait de la crestule connectant le métalophe au postérolophe. Sur cette dent, le métalophe ne rejoint pas l'hypocône ; il en est de même pour 4 autres DP⁴. Une seule dent s'écarte de ce schéma, de plus grosse taille, avec le sinus plus comprimé mésio-distalement que sur les autres dents et un long synclinal postérieur, qui a été attribuée, comme la M3 GRI700, avec doute à Theridomys/Blainvillimys euzetensis (Vianey-Liaud & Ringeade, 1993: Fig. 34 g-i): nous les référons ici à Blainvillimys sp. indet. Les variations morphologiques des 4 M¹⁻² disponibles se manifestent dans la plus ou moins grande lisibilité des crestules accessoires, de très nombreuses et visibles sur GRI353, à rares et peu saillantes sur GRI220. Suivant l'orientation du métalophe le synclinal IV est long (1/4, métalophe rattaché vers l'avant, au bras antérieur due l'hypocône) ou plus court (2/4, métalophe rattaché vers l'arrière, au postérolophe), ou bien l'extrémité linguale du métalophe est libre (1/4), ce qui fait communiquer lingualement les synclinaux IV et III. La mure n'est bien visible que sur GRI353.



Figure 25. — Dents de Theridomyinae en vue occlusale. *Blainvillimys varleti* (HARTENBERGER & LOUIS) de Grisolles (Aisne), **a-z**; **a**: GRI699, DP₄ sin., Holotype; **b**: GRI802, DP₄ dex.; **c**: GRI806, DP₄ dex.; **d**: GRI808, DP₄ dex.; **e**: GRI807, DP₄ sin.; **f**: GRI697, P₄ dex.; **g**: GRI816, P₄ sin.; **h**: GRI817, P₄ dex.; **i**: GRI818, P₄ sin.; **j**: GRI380, M₁ dex.; **k**: GRI337, M₂ sin.; **l**: GRI377, M₁₋₂ sin.; **m**: GRI379, M₁₋₂ sin.; **n**: GRI305, M₁₋₂ sin.; **o**: GRI341, M₁₋₂ sin.; **p**: GRI698R, DP⁴ dex.; **q**: GRI809, DP⁴ dex.; **r**: GRI810, DP⁴ sin.; **s**: GRI811, DP⁴ dex.; **t**: GRI812, DP⁴ dex.; **u**: GRI813, DP⁴ dex.; **v**: GRI823, P⁴ sin.; **w**: GRI218, M¹⁻² dex.; **x**: GRI353, M¹⁻² dex.; **y**: GRI820, M¹⁻² dex.; **z**: GRI919, M¹⁻² dex.; **a**: *Blainvillimys* aff. *varleti* de Rocourt-Saint-Martin, RSM78, P₄ sin.; *Blainvillimys* sp. indet. de Grisolles (Aisne), **ab-ac**; **ab**: GRI803, DP₄ dex.; **a**: GRI700R, M₃ sin..

Après examen, pour comparaison, du matériel de Grisolles en dépôt dans les Collections de l'Université Montpellier 2, il est apparu que plusieurs numéros de catalogue pour différents taxons publiés par Hartenberger & Louis (1976) et Sigé (1976) faisaient doublon. Afin de ne pas complètement désorganiser la collection, la solution suivante a été retenue: les numéros faisant doublon entre Rodentia et Lipotyphla sont distingués par l'adjonction d'un R (Rodentia) ou d'un L (Lipotyphla). Elle est très basse sur les trois autres spécimens, chez qui les sinus interne et le synclinal III communiquent.

Blainvillimys aff. varleti (HARTENBERGER & LOUIS, 1976) (Pl. 7, Fig. k - 1)

Matériel: deux dents inférieures seulement de Rocourt-Saint-Martin sont rapprochées de l'espèce *B. varleti*, une P_4 et une M_{1-2} .

Description:

 P_4 , RSM75 (2,05 x 1,72) (Pl. 7, Fig. k): le lobe antérieur et relativement court et large. Métaconide et protoconide sont contigus et le protoconide est réduit et bas. Des crénulations basses sont nombreuses dans la partie antérieure du talonide et parmi elles, on distingue une double crestule mésiodistale dans le lobe antérieur, et des éléments de mésolophide. Des crénulations sont aussi présentes contre l'avant et surtout en arrière de l'entolophide, dans le postérosynclinide. Les dimensions de cette dent s'intègrent dans le domaine des variations des dimensions des P_4 de la population type de *B. varleti* de Grisolles (Hartenberger & Louis, 1976).

 M_{1-2} : cette dent est très fragmentaire. On identifie l'antéroconide et la communication entre l'antésinuside et le talonide; le sinuside est très pincé contre le bras antérieur de l'hypoconide, comme sur la P_4 . Le mésolophide est très incomplet, réduit à un îlot d'émail.

Comparaison:

La prémolaire de Rocourt-Saint-Martin présente des ressemblances avec la P_4 de Grisolles figurée par Hartenberger & Louis (1976: GRI697, Pl. I, Fig.3) et surtout avec le spécimen GRI816 (Fig. 25 g). Avec ce dernier, RSM75 partage la même taille, les nombreuses crestules, et la réduction du protoconide. La morphologie de la M_{1-2} fragmentaire est tout à fait compatible avec celle des M_{1-2} à antéroconide isolé et mésolophide réduit de Grisolles, telle GRI377.

Sousfamille **REMYINAE** HARTENBERGER, 1973

Genre type: Remys THALER, 1966.

Genres attribués: *Remys* THALER, 1966 (MP16-17a); *Pairomys* THALER, 1966 (MP17-19); *Frontanyamys* QUER & AGUSTI, 2010 (MP14).

Genre REMYS THALER, 1966

Description et position systématique originale: Thaler 1966: 98-100.

Diagnose émendée (complétée de Vianey-Liaud *et al.*, 1994): Remyinae brachyodonte à faiblement hypsodonte. Diffère de *Pairomys* par la présence du bras lingual de l'hypoconide, en continuité ou non avec l'entolophide. Diffère de *Frontanyamys* par l'augmentation de la longueur relative du synclinide postérieur par rapport au bassin

antérieur; par la réduction du volume des cuspides relativement aux lophes et lophides; et parfois IV; synclinaux I et II); molaires supérieures avec ou sans mure.

Ce genre n'est représenté dans les niveaux étudiés que par trois molaires inférieures de Chéry-Chartreuve dont les grandes dimensions les rapprochent des molaires supérieures des Alleveys décrites par Hooker et Weidmann (2007). Quelques caractéristiques morphologiques ainsi que la taille de ce matériel autorisent la création d'un nouveau taxon.

Remys major nov. sp. (Pl. 5, a - d)

Holotype: CHC121: M₁₋₂, 1,66 x 1,55.

Localité-type: Chéry-Chartreuve (Aisne, France).

Diagnose: Espèce du genre *Remys* de plus grande taille et de morphologie voisine de celle *Remys minimus* et *Remys garimondi*, mais plus primitive: elle en diffère par la présence d'un vestige d'antérolophide, d'une trace de mésolophide et l'hypoconulide développé.

Espèce attribuée: Remys sp., Les Alleveys (Mormont, Suisse).

Répartition: Chéry-Chartreuve (Aisne, France, MP15 ?), Les Alleveys (Mormont, Suisse, MP15/16).

Matériel de Chéry-Chartreuve: CHC121: M₁₋₂, 1,66 x 1,55; CHC123: M₁₋₂, 1,44 x 1,27; CHC122: M₃, 1,46 x 1,28.

Description:

M₁?, CHC121 (Holotype): la dent possède deux racines, le lobe postérieur de la couronne est un peu plus large que le lobe antérieur. La hauteur maximale de la couronne sous le protoconide est de 1,14 mm soit 68% de la longueur de la dent. Les deux lobes sont séparés par la communication du sinuside et du synclinide central. Au niveau du lobe antérieur le métalophide relie directement métaconide et protoconide et constitue la paroi antérieure de la dent qui présente une angulation à la jonction du bras antérieur du protoconide et du métalophide. Il n'y a ni antérolophide, ni antéroconide, ni cingulum antéroexterne. Le bras postérieur du protoconide est puissant et se recourbe vers le centre du talonide. L'absence d'ectolophide ouvre le sinuside sur la vallée médiane. Il n'y a pas de mésoconide, ni de mésolophide, hormis si l'on interprète comme tels le crochet à l'extrémité linguale du bras postérieur du protoconide. Cette interprétation peut être soutenue par la structure observée sur CHC123. Le court bras lingual de l'hypoconide se dirige sans l'atteindre vers l'entolophide légèrement oblique vers l'arrière. Il n'y a donc pas liaison continue entre entoconide et hypoconide. Le postérolophide, parallèle au bras postérieur du protoconide et d'épaisseur comparable à ce dernier dans sa partie labiale, présente un hypoconulide développé au delà duquel il se poursuit jusqu'au flanc de l'entoconide, en fermant le bassin postérieur de la dent.

M₂?, CHC123: seule subsiste la couronne pour cette dent qui ressemble fortement, avec des dimensions nettement supérieures, au spécimen RBN3225 type de *Remys*
minimus figuré par Hartenberger (1973, Fig. 17 F). Un vestige d'antérolophide est visible sur la muraille mésiale de la couronne sous la liaison entre le métalophide et le bras antérieur du protoconide. Un faible soulèvement d'émail est présent dans le talonide (vestige du mésolophide?), tandis que l'extrémité linguale du bras postérieur du protoconide n'est pas recourbée lingualement. La liaison entoconide-hypoconide est complète. L'hypoconulide est bien renflé. La base de la couronne est endommagée, sa hauteur est de 0,70 mm sous le protoconide et 0,76 mm sous l'hypoconide, soit respectivement 49 % et 53 % de la longueur de la dent. Cette dent plus petite que CHC121 pourrait être une M_1 , ce rapport de taille étant observé sur plusieurs rangées dentaires complètes de *Remys minimus* du Bretou, sur lesquelles la taille des M_1 est réduite par rapport à celle des M_2 .

 M_3 , CHC122: seule subsiste la couronne, endommagée à la base du protoconide. La mesure de la hauteur de la dent, peut-être sous estimée, a donné 0,90 mm soit 62% de la longueur de la dent. Cette dent montre des affinités avec la précédente par sa structure générale en deux lobes séparés par la large communication du sinuside et de la vallée qui correspondrait au synclinide III. Au niveau du lobe antérieur on remarque, comme sur la dent précédente, le fort développement du bras postérieur du protoconide. Il n'y a pas d'antéroconide mais une ondulation de la crête antérieure marque la liaison du bras antérieur du protoconide et du métalophide. A ce niveau s'observent sur la muraille antérieure les vestiges du cingulum antéroexterne et de l'antésinuside. La dent est considérée comme une M_3 en raison de son lobe postérieur nettement réduit. L'entolophide est oblique vers l'arrière et relié au bras lingual de l'hypoconide. Le postérolophide est fort dans sa partie labiale mais sans hypoconulide; plus grêle dans sa partie linguale, il ne rejoint pas l'entoconide laissant le bassin postérieur ouvert vers l'arrière.

Discussion (Tableau 8):

La sousfamille Remyinae HARTENBERGER (1973) a été élevée au rang familial par Quer et Agusti (2010) qui y incluent le genre Zamoramys PELÁEZ-CAMPOMANES & LÓPEZ-MARTINEZ (1996) et l'éloignent des Theridomyidae. Les quatre genres, *Remys, Pairomys, Frontanyamys* et Zamoramys partageraient un ensemble de caractères uniques qu'ils considèrent comme dérivés: 1) la petite taille des DP⁴ et P⁴; 2) le paraconule réduit ou absent; 3) le gros métaconule aligné avec le protocône et le métacône; 4) le gros hypoconulide sur M_{1-2} et pas sur M_3 . Au moins les 1, 3 et 4 sont des caractères primitifs, le deuxième est un caractère dérivé présent chez les Theridomyoidea. Par ailleurs, il faut constater qu'aucune analyse phylogénétique à proprement parler ne vient argumenter cette hypothèse dans cet article. Or, celle effectuée par Marivaux *et al.* (2004), implicant 81 taxa, et analysant 108 caractères, place Zamoramys au sein d'un groupe-frère Paramyidae des Theridomyidae. *Remys* y est inclus dans les Theridomyidae, comme groupe frère des Issiodoromyinae + Theridomyinae.

Par leur couronne divisée en deux lobes, les trois dents de Chéry-Chartreuve évoquent celles des genres *Remys* de Robiac et Le Bretou et *Bernardia marandati* de Lavergne (Vianey-Liaud, 1991; MP16), mais leur faible degré d'hypsodontie les sépare de ce dernier. Pour ces niveaux, le genre *Remys* se caractérise par la présence du bras lingual de l'hypoconide en continuité ou non avec l'entolophide. L'interruption médiane de l'entolophide est occasionnelle chez *R. minimus* et devient constante chez *R. garimondi. Pairomys* diffère du genre *Remys* essentiellement par l'absence de ce bras lingual de l'hypoconide. Les dents de Chéry-Chartreuve montrent à la fois des affinités avec *R. minimus* puisque l'une possède un entolophide continu, et aussi avec *R. garimondi*, les deux autres dents ayant comme chez ce dernier un entolophide interrompu. Elles sont de dimensions nettement plus fortes que celles de *R. minimus* de Robiac, et surpassent même celle de *R. garimondi* (Tableau 8). La présence d'un antéroconide vestigial et d'une trace de mésolophide sur CHC123, et l'hypoconulide développé sont des caractères primitifs observés également chez *Frontanyamys russelli* du gisement plus ancien (MP14) de Sant Jaume de Frontanyà (Quer & Agusti, 2010: 54). Les autres caractères (sinuside largement communicant avec le synclinide opposé, métalophide continu, cuspides moins renflées) sont plus évolués dans le sens *Remys* que chez *Frontanyamys*.

Caractère Fréquence	снс	Les Alleveys	Robiac N	Fons 4
Communication sinus-synclinal II ouverte (absence d'endolophe)	10 sur 11	11 sur 12	8 sur 11	25 sur 28
Crête mésiolabiale du métaconule présente	1 sur 11	2 sur 13	8 sur 13	31 sur 31
extension du paraconule > 55% de sa distance à l'antérolophe	1 sur 10	0 sur 10	5 sur 20	2 sur 30
extension du paraconule > 35 à 55%	9 sur 10	13 sur 13	15 sur 20	22 sur 30
extension du paraconule < 35%	0 sur 12	0 sur 13	0 sur 20	6 sur 30

Tableau 8. - Comparaison des dimensions des molaires inférieures de différentes espèces du genre Remys.

Les spécimens de Chéry-Chartreuve représentent donc une espèce jusque là inconnue du genre *Remys* de relativement grande taille mais présentant des caractères primitifs. Hooker et Weidmann (2007: 477) décrivent deux M^{1-2} (1,18 x 1,46 et 1,19 x 1,43) du gisement Suisse des Alleveys dont la morphologie ressemble à *R. minimus* du Bretou mais de dimensions plus grandes, comparables à celles de *R. garimondi* de Malpérié (n = 5, L: 1,12 à 1,22; l: 1,40 à 1,50). Sur les 14 M^{1-2} de la collection du Bretou « le sinus interne communique toujours avec les deuxième synclinal externe » (Hartenberger, 1988: 108) tandis que sur les deux M^{1-2} des Alleveys le sinus est fermé par un endolophe sur une grande partie de sa hauteur (Hooker & Weidmann, 2007: 477). Ce trait des molaires supérieures est primitif chez *Remys*, et pourrait être le pendant des traits primitifs notés sur les Malleveys s'accordent aussi avec la taille des dents inférieures de la forme de Chéry-Chartreuve. Ce matériel, bien que réduit, appartient vraisemblablement à la même espèce du genre *Remys*.

DISCUSSION - CONCLUSIONS

Relations phylogénétiques:

Comme dans la plupart des gisements éocènes européens, les rongeurs de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin sont répartis entre trois grandes superfamilles, les Ischyromyoidea, les Gliroidea et les Theridomyoidea. La première est représentée par la famille des Ischyromyidae et seulement à Chéry-Chartreuve; elle comprend, à côté du genre *Plesiarctomys* connu aussi dans l'Eocène supérieur, un nouvel Ailuravinae *Ailuravus subita* nov. sp. Cette espèce, de petite taille comparativement à celles de l'Eocène moyen et supérieur, présente des affinités morphologiques avec l'espèce Yprésienne de même taille *Ailuravus michauxi* HARTENBERGER, avec des caractéristiques plus évoluées. Elle représenterait donc une deuxième lignée jusque là inconnue à la fin de l'Eocène moyen.

Les Gliroidea (Gliridae) sont très peu abondants dans les deux gisements étudiés mais représentent au moins deux genres, *Glamys* et *Gliravus*, que l'on peut relier aux espèces déjà décrites *Glamys robiacensis* HARTENBERGER et *Gliravus* sp. (aff. *daamsi* BOSMA & de BRUIJN).

Les autres espèces de rongeurs appartiennent à la superfamille des Theridomyoidea. Leur étude a conduit à mieux cerner les caractères distinctifs des deux familles Theridomyidae et Pseudosciuridae. L'une des apomorphies les plus claires des molaires inférieures des Theridomyidae réside dans le décalage du mésoconide - qui de plus est très réduit - à l'extrémité du bras postérieur oblique du protoconide. En même temps, l'ectolophide est très court, parfois absent. Les Pseudosciuridae quant à eux conservent un ectolophide distinct rectiligne ou courbe, portant un mésoconide marqué et souvent gros en son milieu, à l'origine ou non d'un très court mésolophide. Sur ces bases et en l'état des connaissances, la famille des Remyidae ne peut être exclue des Theridomyoidea.

Les autres caractères apomorphes des Theridomyidae, comme le long mésolophe complet des molaires supérieures, ne sont pas établis d'emblée chez les premiers représentants de cette famille. En effet, s'il est toujours absent à court et réduit à sa portion labiale chez les Pseudosciuridae, il n'est pas d'emblée long chez les Theridomyidae. C'est le cas des genres éocènes Protadelomys, Paradelomys et du nouveau genre Tardenomys (T. chartreuvensis nov. gen. nov. sp.). Le fait qu'ils partagent l'apomorphie de la région bras postérieur du protoconide / mésoconide / ectolophide avec les autres Theridomyidae conforte leur inclusion dans cette famille. Par ailleurs, le regroupement de Paradelomys avec Sciuromys et Columbomys au sein de la sousfamille des Columbomyinae ne peut être justifié seulement sur la base de l'absence du mésolophide. En effet, dans la lignée Sciuromys - Columbomys, dès la base de l'Oligocène, ce caractère s'accompagne d'un décalage relatif vers l'avant de l'entolophide qui se retrouve en position médiane ce qui n'est pas le cas chez Paradelomys; il s'accompagne aussi de prémolaires inférieures portant antéroconide et métaconide séparés par une profonde encoche antérieure, ce qui n'est pas non plus le cas chez Paradelomys dont les dents inférieures antérieures montrent un seul tubercule.

Ensuite, au sein de chacune des familles de Theridomyoidea, les sousfamilles et les genres sont définis par le niveau de molarisation des prémolaires et des dents déciduales, les tailles et positions respectives des paraconule et métaconule, protocône et hypocône, ainsi que par les éléments constitutifs de l'antérolophide, la présence ou l'absence d'antésinuside et/ou d'antéroconide, bordés ou non par un cingulide labial, très ou peu élevé (une des différences entre *Pseudoltinomys* et *Elfomys*), le degré d'approfondissement du sinuside et la présence ou l'absence de l'ectolophide et de la

mure, ou du mésolophide, chez les Theridomyidae, le degré de développement de la mure chez les Theridomyidae (elle est toujours absente chez les Pseudosciuridae). L'existence de crênulations et crestules remarquables (comme les crestules mésiodistales obliques dans la zone antérieure du bassin du talonide de *Tardenomys*), peut parfois intervenir aussi au niveau de la définition des genres, ou aussi des espèces, suivant les lignées. Ce caractère de l'organisation des crêtes antérieures de la molaire pourrait aussi définir une apomorphie partagée entre *Protadelomys*, *Tardenomys* et *Estellomys*, hypothèse qui reste à développer, par une étude plus approfondie notamment des populations connues d'*Estellomys*. Et enfin, à tous ces caractères s'ajoutent l'augmentation de la hauteur de la couronne, différente suivant les lignées au sein des Theridomyidae, ou bien le développement de la sélénodontie chez certains Pseudosciuridae (*Pseudosciurus*).

Comparaisons fauniques:

Les faunes de rongeurs des deux gisements étudiés ici apparaissent très différentes (Tableau 1 et 9). Elles sont respectivement comparées à un ensemble de faunes de France, Suisse, Angleterre et Espagne, le cas échéant.

Celle de Rocourt-Saint-Martin, qui comprend huit espèces, est dominée par *Paradelomys crusafonti*. Cinq des espèces présentes, dont *Blainvillimys* aff. *varleti*, sont communes avec la faune de Grisolles (Aisne). Les dimensions relativement faibles de *Paradelomys* et *Sciuroides* à Rocourt-Saint-Martin pourraient indiquer une légère antériorité de ce gisement par rapport à Grisolles, cependant ces dents sont très peu nombreuses et elles se placent dans l'amplitude de variation de celles de Grisolles. Il en est de même pour les dents de Rocourt-Saint-Martin et Grisolles attribuées à *Treposciurus*, qui se situent par ailleurs dans la moitié inférieure des limites de variation de l'espèce de Creechbarrow (Hampshire Basin, England) (Fig. 8 et 9). La présence d'*Elfomys tobieni* connu seulement de gisements référés au niveau repère de Robiac (MP16, Aguilar *et al.*, 1997) indique un âge voisin de ce dernier (Tableau 9). Aucun élément objectif ne vient donc argumenter l'antériorité de Rocourt-Saint-Martin par rapport à Grisolles ou Creechbarrow, et de Robiac par rapport à Grisolles (contra Hartenberger & Louis, 1976: 83).

La petite collection inédite de rongeurs en provenance de Lautrec a permis d'identifier huit espèces (Tableau 9). A côté de *Paradelomys* sp., *Remys minimus*, *Pseudoltinomys* aff. *mamertensis* (Pl. 8, Fig. j à m), *Elfomys* aff. *tobieni*, et *Glamys robiacensis* permettent de rapprocher cette faune de celle de Robiac. Contre toute attente, du fait de sa position biochronologique établie jusqu'ici (Hartenberger *et al.*, 1968; Hartenberger, 1971; Aguilar *et al.*, 1997), la faunule de La Livinière II, que nous avons ré-examinée, est à rapprocher de ce premier ensemble de faunes. En effet, les rongeurs de ce site sont attribuables à *Remys minimus*, *Elfomys tobieni*, *Glamys robiacensis* et *Paradelomys* sp. (Pl. 8, Fig. j-m).

	Chery Chartreuve	Les Alleveys	Rocourt St Martin	Grisolles	Robiac	La Livinière II	Lautrec	Pontils 26	Eclepens A	Eclepens B	Creechbarrow	Faerkingen a et 8
Plesiarctomys picteti		-	-	1				-				x
Plesiarctomys spectabilis	1		-					1		1		×
Plesiarctomys huerzeleri	×	-	1		x			concentration and a	x		x	
Plesiarctomys gervaisi						are because of the			x			
Plesiarctomys curranti						0.219/11/10/88					x	-
? Manitshinae indet.				1			-		and the second sec		x	
Ailuravus stehlinschaubi				1	x	#101-118.0.11	Constant of the second	-	hereeroni	x	2-85-434-42-956-494	-
Ailuravus subita nov. sp.	x				Concer 1 vanto	unum dat-selaki	-		10.000000000			
Glamvs hookeri		17 (The \$2000) No. 6.64									x	
Gliravus sp.	×			1		****************			1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.		1.processors.com	
Glamvs robiacensis	aff		aff	aff	x	x	x					
Sciuroides rissonei		1		·							x	
Sciuroides russeli			x	x								
Sciuroides siderolithicus		¥	1 ^	1								
Sciuroides romani				1	x			aff				
Sciuroides ebrensteinensis					^			,		¥		
Sciuroides en ensiemensis			1	+			Y			^		
Traposojurus sp		at					2					
		-		aff							v	
Protodolomum contioni			aff.	÷				A.A			^	
Protadelomys carlien	×					Designation					are constant to be	-
Protadelomys sp.	×							~				
Protadelomys sp.2	10.1119 (1995) (1995) additi (1994)							X				
Suevosciurus sp.	X	X										
Suevosciurus autnodon											x	
Tarnomys helveticus						Delectric de contra				X		
Tardenomys chartreuvens/s nov.gen. nov. sp.	X			-								
Tardenomys . sp.		X				presentation parts.	monena					
Paradelomys crusafonti	understand		ct.	ct.						X		
Paradelomys sp.		X				x	aff		-			>
Elfomys tobieni			X		X	x						
Elfomys engesseri	X	X	ļ				aff	and the second sec		ļ		
Elfomys parvulus	1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1									X		
Peudoltinomys mamertensis			1		x							
Peudoltinomys sp. (? lignée mamertensis)	X			X			x					
Peudoltinomys sp.			cf.						x	x		
Pseudoltinomys crebrum		aff,										
Pseudoltinomys cosetanus			ļ					X				
Remys mínimus	_				X	x	X	ļ				
Remys major nov.sp.	X	X										
Estellomys ibericus		aff,	ļ									
Estellomys sp.	X	-	X							aff	*******	
Estellomys cansouni										an	Consult-References	
Patriotheridomys altus neboulensis*		x*										
Blainvillimys varleti			x	x								
Blainvillimys euzetensis										x	-	
Theridomyinae gen. et sp. indet		x										

Tableau 9.— Comparaison des associations de rongeurs des localités de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin avec celles des gisements bartoniens européens.

Mammalia	Chery-Chart	Rocourt-St-N	Amphibia, Squamata	Chery-Chart
Marsupialia			Amphibia	
Herpetotheriidae indet.		х	Caudata	
			Salamandridae	
Lipotyphla			Triturinae	x
cf. Saturninia grisollensis ?	х		Anura	
Heterohyus sp.	х		Famille indet.	
Heterohyus sudrei		x	Thaumastosaurus sp.	x
			Pelobatidae	х
Chiroptera				
Palaeochiropterygidae indet.	х		Squamata	
Stehlinia sp.	x		Iguania	
			lguanidae:	
Perissodactyla			Geiseltaliellus grisolli	x
Propalaeotherium sp.	х		Gekkota	
Palaeotherium sp.	х		Gekkonidae:	x
Palaeotherium siderolithicum		x	Scincomorpha	
Palaeotherium sp.		x	Lacertidae:	
Plagiolophus sp.		x	<i>Dormaalisaurus</i> sp.	cf.
<i>M</i> etanchilophus sp.		x	Anguimorpha	
Lophiotherium sp.		x	Anguidae	
Pachynolophinae indet.	х		Glyptosaurinae	x
Lophiodontidae indet.		x	Anguinae:	
Lophiodon lautricense		x	Anguis	cf.
Chasmotherium cf. cartieri		x	indet. A	x
			indet. B	x
Artioodactyla			Anguimorpha Platynota	
Cebochoerus indet.	х		Necrosauridae:	
Amphirhagatherium Iouisi	x		Necrosaurus sp.	x
Amphirhagatherium sp.		x		
? Leptotheridium sp.	х		Serpentes	
? Pseudamphimeryx sp. ou ? Haplomeryx sp.	х		Boidae	
			Erycinae	
Primates			Calamagras sp.	x
Adapidae indet.		x	? "Tropidophiidae":	
Microchoerus cf. wardi		x	Dunnophis sp.	cf.
Pseudoloris parvulus	x			

Tableau 10.— Autres tétrapodes : Liste préliminaire des grands mammifères de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin, d'après J. Sudre et J. Remy, com. pers, et Métais *et al.*, (2010). La liste des amphibiens et squamates de Chéry-Chartreuve a été établie par M. Augé (2005) et J.-C. Rage (com. pers.).

Parmi les grands mammifères présents à Rocourt-Saint-Martin, les Perissodactyla (à l'exception des Lophiodon) ont été examinés par J. Remy (com. pers., Tableau 10). La présence du périssodactyle cératomorphe Chasmotherium cf. cartieri ainsi que les Lophiodon (Lophiodon cf. lautricense in Métais et al., 2010) lui confèrent un âge biochronologique qui ne peut pas être plus récent que Robiac, niveau-repère MP16. L'assemblage de Palaeotheriidae, associant un Plagiolophus avec deux Palaeotherium, un Lophiotherium et un Metanchilophus, est compatible avec cette datation. Le Palaeotherium siderolithicum est considéré par Remy comme une forme assez ancienne de cette lignée, avec réserve toutefois en raison du matériel peu représentatif. La petite taille de Chasmotherium cf. cartieri et de Palaeotherium cf. siderolithicum comparativement aux formes correspondantes de Robiac constitue peut-être l'indice d'une certaine antériorité de Rocourt-Saint-Martin par rapport à ce gisement-repère, quoique la rareté et l'insuffisance des faunes immédiatement antérieures (périssodactyles absents à Grisolles) empêchent d'estimer l'importance de cet éventuel décalage chronologique (Remy, com.pers.). Une espèce indéterminée d'artiodactyle (Amphirhagatherium sp.) est présente (Sudre, com. pers.). Au total la faune de mammifères de Rocourt-Saint-Martin apparaît proche de celle de Robiac.

La faune de rongeurs de Chéry-Chartreuve, plus diverse avec onze espèces, montre une composition tout à fait originale et fournit des informations inédites sur les rongeurs de la base du Marinésien. Le rongeur Plesiarctomys huerzeleri, qui n'est actuellement connu que de gisements référés au niveau repère MP16 (Schmidt-Kittler, 1987; Aguilar et al., 1997), est représenté à Chéry-Chartreuve par une seule dent: sa variabilité dans ce site demeure donc inconnue. La faune de rongeurs dans son ensemble apparaît très différente de celle de Rocourt-Saint-Martin, notamment par la présence des taxons Ailuravus et Protadelomys, genres abondants à l'Eocène moyen, qui représentent à Chéry-Chartreuve des éléments archaïques, mais également par l'abondance du nouveau genre Tardenomys et l'absence de Paradelomys. Par le reste de sa composition cette faune présente quelque ressemblance avec celle des Alleveys (Suisse). Une espèce de Tardenomys (= ?Protadelomys sp., Hooker et Weidmann, 2007: 474) est représentée aux Alleveys seulement par des dents inférieures, mais un peu plus grosses et plus dérivées que celles du Tardenomys chartreuvensis nov.gen. nov.sp. de Chéry-Chartreuve. Une nouvelle espèce de Remyinae de grande taille de Chéry-Chartreuve, Remys major nov. sp, est probablement représentée aussi par quelques dents aux Alleveys. Elfomys engesseri de Chéry-Chartreuve ne diffère que peu de l'espèce type des Alleveys, et par quelques caractères considérés ici comme primitifs dans cette lignée d'Elfomys: cela argumenterait aussi une plus grande ancienneté du gisement tardenois. Estellomys sp., de morphologie plus simple et de plus petite taille que Estellomys ibericus des Alleveys, pourraît aussi représenter une forme ancestrale par rapport à cette dernière. Une remarque doit être faite à propos de l'une des dix espèces de rongeurs des Alleveys, attribuée avec doute au genre Patriotheridomys (Hooker & Weidmann, 2007: Fig. 12 a-b). Après comparaison avec les différentes espèces de Patriotheridomys connues (Pat. sudrei, MP18a; Pat. altus neboulensis, MP 18b; Pat. altus, MP19-20), cette dent peut être attribuée avec certitude à Pat. altus neboulensis. Compte tenu des informations biochronologiques du reste de la faune, la présence de cette dernière résulterait d'un apport plus récent dans le remplissage karstique. Ainsi, le nombre de taxons de rongeurs bartoniens présents aux

Alleveys serait de neuf espèces.

Les autres mammifères sont rares à Chéry-Chartreuve, et ne peuvent donner de grande précision pour sa position dans le Bartonien. Quelques pièces (Collection M. Sabatier et Collection P. Louis) ont permis à J. Sudre (com. pers.) d'établir pour les artiodactyles la liste faunique suivante: *Cebochoerus* indet., *Amphirhagatherium louisi, Leptotheridium* sp., *?Chasmotherium, ? Pseudamphimeryx* ou *? Haplomeryx.* Ce gisement n'a livré jusqu'ici que 3 dents de Palaeotheriidae (*Palaeotherium* sp., *Propalaeotherium* sp. et Pachynolophinae indet.) qui ne fournissent que des indications biochronologiques très vagues, sachant que les premiers *Palaeotherium* apparaissent au niveau MP 13, et que les derniers *Propalaeotherium* sont rencontrés au niveau MP 17. Le primate *Pseudoloris parvulus* y est représenté par une seule dent de dimensions inférieures à celles de Grisolles (P. Louis, com. pers.).

Corrélations: (Fig. 26)

Les deux faunes bartoniennes du Bassin de Paris étudiées dans ce travail proviennent d'une région où les importantes variations latérales de faciès dans les formations rendent difficiles les corrélations régionales, même à courte distance. Topographiquement les niveaux fossilifères de Rocourt-Saint-Martin paraissent stratigraphiquement un peu plus bas que ceux du gisement très proche de Grisolles (Fig. 1 et 2), et peu au dessus des sables auversiens. Quelques kilomètres au Nord-Est, la position altitudinale du gisement de Chéry-Chartreuve par rapport aux sables auversiens diffère de moins d'un mètre de celle de Rocourt-Saint-Martin. Cependant leurs faunes de rongeurs, notamment, montrent des différences importantes. La présence d'éléments qui confèrent un cachet archaïque à la faune de Chéry-Chartreuve suggére un âge plus ancien et, par conséquent, un diachronisme plus important des deux sites que ne le laisse penser leur différence de niveau stratigraphique au dessus des sables auversiens.

La faune de Chéry-Chartreuve est nettement plus ancienne que celle de Rocourt-Saint-Martin et pourrait ainsi documenter la période très mal connue du début du Bartonien qui comprend le niveau repère mammalien MP15 (Aguilar *et al.*, 1997). Signalons d'ailleurs que les deux gisements de Rocourt-Saint-Martin et Chéry-Chartreuve ont été rapportés à un niveau MP15b (Métais *et al.*, 2010), niveau à notre connaissance non validé par la communauté paléontologique.

Le cadre biochronologique dans lequel s'inscrivent ces faunes est compris entre, au sommet, le gisement de Robiac (faune repère du niveau MP16) et à la base deux localités, Pontils 26 (Espagne, MP15?) et La Livinière II (France, faune repère du niveau MP15)

Sur la base de l'étude des charophytes (Grambast, 1962, 1964, 1972), Robiac a été corrélé avec le sommet du calcaire de Saint-Ouen et, indirectement, avec le chron 17r (Legendre et Levêque, 1997). Ce niveau repère est ainsi situé quelque part dans ce chron 17r, dans le Bartonien supérieur, chron actuellement daté entre -38 et -36,8 ma.

La faune de la Livinière II, très mal documentée (10 espèces de mammifères dont 4 rongeurs; Aguilar *et al.*, 1997: 786) n'a été considérée que « faute de mieux » comme faune repère du niveau MP15. Le site est situé sur un affleurement en bord de route d'une dizaine de mètres d'épaisseur (cf. extrémité SSE du schéma d'Hartenberger *et al.*,

1968), dont le sommet est une épaisse formation gréseuse chenalisée, ravinant quelques mètres de marno calcaires, avec des passages plus ou moins ligniteux riches en coquilles de gastéropodes. Les grands mammifères donnés dans la liste de La Livinière II proviennent des grès, tandis que les quelques dents de rongeurs proviendraient de ces

Ма	Etage	Chrons	Niveaux Repères Mammaliens	Localités fossilifères
37.5 - 38.0-		C17r	MP .16	Robiac Lautrec La Livinière II ?Pontils 26 Grisolles Rocourt-St-Martin Creechbarrow
38.5 — 39.0 —	RTONIEN	C18n		Les Alleveys Eclepens Gare
39.5_	BAR	ßr	•	Chéry-Chartreuve ?Pontils 26
40.0-		C18	, MP 14	Egerkingen α, β

Figure 26.— Succession des principales localités à mammifères du Bartonien d'Europe Occidentale. Echelle magnétostratigraphique d'après Gradstein et al (2004). Corrélation de l'échelle MP, et des localités fossilifères, avec l'échelle magnétostratigraphique d'après Levêque (1993), Legendre & Levêque (in Aguilar et al., 1997), Hooker & Weidmann (2007), Costa et al. (2012), et la présente étude.

passées ligniteuses. Toutes les tentatives postérieures à 1968 pour récolter du matériel de micromammifères dans le niveau marneux de La Livinière II ont échoué: malgré le lavage-tamisage d'une grande quantité de ces marnes, aucun reste de mammifère n'a pu en être obtenu. Les grands mammifères de la liste donnée pour La Livinière II (Pachynolophus livinierensis. ?Dichobune sp., Lophiodon *leptorhynchum*) proviennent de la barre de grès, et non des marnes sous - jacentes. La faune classique de grands mammifères de La Livinière I provient d'un niveau gréseux (grès et argile d'Aigne; Richard, 1946), dont l'ancienneté est attestée par la dernière occurence du Lutétien Lophiodon leptorhynchum et la présence de charophytes de la zone de Raskyella pecki (Riveline, 1986: 177). La liste des taxons de la microfaune de La Livinière II, quant à elle, ne se différencie d'une faune du niveau MP16, comme Robiac, que par la présence de *Pseudoltinomys cosetanus*. C'est sur la base de cette présence que La Livinière II et Pontils 26 ont été corrélés. Ps. cosetanus est identifié à La Livinière II d'après deux dents (LIV 61 et LIV 62). Or, celles-ci se révèlent appartenir à Remys minimus (Pl. 8, Fig. f - g) dont la localité-type est Robiac, et qui est connu également au Bretou. A la suite de cela, toute la microfaune de La Livinière II a été réexaminée. Une nouvelle liste faunique peut être établie; elle comprend Peratherium sudrei, Saturninia hartenbergeri, Saturninia intermedia, Glamys robiacensis, Paradelomys sp., Remys minimus, Elfomys tobieni (Pl. 8, Fig. 1). Tous ces taxons s'avèrent donc être communs avec ceux de Robiac. La comparaison de la faunule de « La Livinière II » fait apparaître un état de conservation des dents identique à ce que l'on peut trouver à Robiac. Il est possible que cette faunule ait été le résultat d'une pollution au niveau du traitement du sédiment, sachant que le gisement de Robiac était en exploitation en même temps, dans le milieu des années 1960. Pour en être absolument certains, des analyses chimiques comparatives de ce matériel auraient pu être tentées; la faible quantité de matériel disponible les a différées jusqu'ici. Mais, quoi qu'il en soit, du seul fait de sa composition faunique, identique à celle de Robiac, La Livinière II doit être abandonné comme gisement-repère d'un niveau MP15.

Concernant le site de Pontils 26 (Espagne), au sommet de la série du « Groupe Pontils », il a été corrélé avec le chron 18r (Legendre et Lévêque, 1997), et plutôt à son sommet, c'est-à-dire entre -40 et -39,5 ma (Costa et al. 2012, fig. 6). La faune de Pontils 26 est très pauvre (4 espèces de rongeurs, et un Lipotyphla indet., Anadon et al., 1983), le rongeur caractéristique étant Pseudoltinomys cosetanus, connu de ce seul gisement. Une biozonation du Paléogène continental de la zone orientale du bassin de l'Ebre sur la base des charophytes (Anadon et al., 1992) situe le gisement de Pontils 26 Raskyella vadaszi et la disparition de Raskyella pecki et correspond à la biozone de R. SBZ 17 (Anadon et al., 1983) a déjà été soulevé (Hooker et Weidmann 2000; 2007: du « groupe Pontils » est corrélée avec le chron 18r, un épisode normal N3 -qui n'existe

dans la biozone 10, laquelle est définie par l'intervalle compris entre l'apparition de vadaszi de Riveline (1986). La zone à Raskyella vadaszi est bien corrélée avec le Bartonien supérieur (Martin-Closas et al., 1999) et contient le gisement de Robiac (niveau repère MP16) et les faunes mammaliennes qui y sont référées. Le problème de l'association de R. vadaszi à Pontils 26 en association avec les zones marines NP 17 et Fig. 2). Rappelons toutefois que, connue comme caractéristique du Bartonien supérieur, l'espèce Raskyella vadaszi a été décrite par Rasky (1945) à partir d'échantillons de forage attribués à l'Eocène moyen et pourrait donc avoir une extension plus importante, plus ancienne, que celle qui lui est actuellement reconnue. D'un autre côté, Pseudoltinomys cosetanus avait été identifié initialement comme Pseudoltinomys aff. mamertensis en accord avec une morphologie qui apparaît évoluée pour un niveau ancien, beaucoup plus que ne l'est Pseudoltinomys (lignée mamertensis) de Chéry-Chartreuve. Nous avons indiqué que Sciuroides aff. romani de Pontils 26 (Pl. 8, Fig. r et s) a des dimensions comparables à l'espèce de Robiac et pensons avoir identifié un grand Protadelomys dans le gisement (Pl. 8, Fig. p). Mais la calibration magnétostratigraphique récente, fondée sur la relation avec les microfaunes marines, laisse le gisement vers le bas du Bartonien (chron 18r), tandis que la microfaune continentale (charophytes et mammifères) pencherait pour un niveau plus récent dans le Bartonien (chron 17r). Cette calibration peut cependant être discutée, dans la mesure où la section composite de Miralles-La Tossa n'a pas un enregistrement paléomagnétique continu. Son interprétation laisse quelques zones d'ombre. En effet, si la partie terminale pas dans le chron 18r - est ignoré dans la corrélation proposée (Costa *et al.*, 2012: 79, Fig. 6). Pour tout cela, la position de Pontils 26 dans le Bartonien demeure donc sujette à discussion. Ainsi, dans l'échelle biochronologique mammalienne manque-t-il (au moins) un niveau à définir, intermédiaire entre MP16 et MP14, à la base du Bartonien. Il faut donc trouver un gisement repère fiable pour un niveau MP15, voire deux repères successifs MP15a et MP15b.

La faune de la localité de Chéry-Chartreuve apparaît indiscutablement différente, et aussi nettement plus archaïque, que celles habituellement référées au niveau repère MP16. Située à la base du Marinésien, elle serait un peu plus ancienne que celle du gisement Suisse des Alleveys, que Hooker et Weidmann placent dans l'intervalle -38,5 à -37,8 ma (2007: Fig. 2). Par ailleurs, le niveau repère MP14 (Faunes d'Egerkingen α et β) est corrélé avec la base du Bartonien, soit aux alentours de -40 à -40, 4 ma. Ainsi, avec ses onze espèces de rongeurs bien définies, et lorsque le reste de la faune mammalienne sera mieux connu (12 espèces répertoriées jusqu'ici: tableau 10), sans oublier les 13 taxons d'autres tétrapodes, Chéry-Chartreuve pourrait être la faune de référence d'un niveau repère MP15 dans le Bartonien inférieur, situé entre ces deux estimations chronologiques, entre -40 et -38,5 ma.

REMERCIEMENTS

En premier lieu, nous souhaitons rendre hommage à feu Pierre Louis[†], paléontologue amateur et collaborateur sans failles des paléontologues professionnels. Sa passion pour la découverte de fossiles s'est accompagnée d'une curiosité toute scientifique qui l'a conduit à s'intéresser de près à l'histoire et à l'évolution de certains groupes de mammifères fossiles (primates, insectivores, équidés, marsupiaux). La liste faunique du tableau 10 lui doit beaucoup en la matière. Sa connaissance des faunes mammaliennes du Paléogène du Bassin de Paris a ainsi conduit à la publication de nombreux articles en collaboration, avec le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, comme avec l'Université Montpellier 2. Par ailleurs son enthousiasme et sa passion ont su fédérer et encourager tout un groupe de naturalistes, amateurs de paléontologie, dont l'un d'entre nous (M.S., Docteur en Paléontologie, Université Montpellier 2). Les premiers indices de mammifères fossiles ont été trouvés à Rocourt-Saint-Martin par M. Dégremont, fils du fondateur de la Société Laonnoise et Axonaise de Paléontologie (SLAP, Crécy-sur-Serre). P. Louis a vivement encouragé l'un de nous (M.S.) à prospecter et exploiter les carrières de cette région de l'Aisne. Ainsi, le site fossilifère de Chéry-Chartreuve a été mis au jour, le sédiment prélevé, lavé, tamisé et trié (M.S.). Nos remerciements vont donc aux membres de la SLAP qui ont participé aux prélèvements, et aussi à C. Aubas⁺, propriétaire de la carrière de Chéry-Chartreuve, qui a donné toutes facilités d'accès.

Enfin, nous sommes redevables à J.-C. Rage et M. Augé (Muséum d'Histoire Naturelle, Paris) pour l'identification des amphibiens et squamates de Rocourt-Saint-Martin et Chéry-Chartreuve, et à J. Remy et J. Sudre (Université Montpellier 2) pour celle des mammifères périssodactyles et artiodactyles, ainsi que pour leurs commentaires. Les auteurs remercient L. Marivaux pour ses remarques et critiques constructives.

Publication ISE-M n° 207-2012.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S., & MICHAUX, J., Eds., 1997. Actes du congrès « Biochro'M », *Mémoires des Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes*, Montpellier, **21**: 818 p.
- ANADON, P., FEIST, M., 1981. Charophytes et biostratigraphie du Paléogène inférieur du bassin de l'Ebre oriental. *Palaeontographica*, Stuttgart, **178**: 143-168.
- ANADON, P., FEIST, M., HARTENBERGER, J-L., MULLER, C. & VILLALTA-COMELLA, J., de, 1983. — Un exemple de corrélation biostratigraphique entre échelles marines et continentales dans l'Eocène: la coupe de Pontils (Bassin de l'Ebre, Espagne). Bulletin de la Société géologique de France, 25: 747-755.
- ANADON, P., CABRERA, L., CHOI, S.J., COLOMBO, F., FEIST, M. & SAEZ, A., 1992. Biozonación des Paleógeno continental de la zona oriental de la cuenca del Ebro mediante carófitas: implicationes en la biozonación general de carófitas de Europa occidental. *In* Homenage a Oriol Riba Arderiu, *Acta geologica hispanica*, 27 (1-2): 69-94.
- AUGE, M., 2005. Evolution des lézards du Paléogène en Europe. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 192: 5-369.
- BOSMA, A.A., 1974. Rodent biostratigraphy of the Eocene-Oligocene transition strata of the Isle of Wight. *Utrecht Micropaleontological Bulletin. Special Publications*, **1**: 1-128.
- BOSMA, A.A. & INSOLE, A.N. 1976. Pseudosciuridae (Rodentia, Mammalia) from the Osborn beds (Headonian) Isle of Wight, England. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, (B) **79**: 1-8, 1pl.
- BOSMA, A.A. & BRUIJN, H., de, 1982. Eocene and Oligocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Isle of Wight, England. Part II. *Gliravus minor* n.sp., *Gliravus daamsi*, n.sp., and *Bransatoglis bahloi* n.sp. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, (B) 85, 4: 365-380, 3pl..
- CARTE GÉOLOGIQUE de Fismes, 1/50 000, 1976. nº 131, Edition BRGM.
- COSTA, E., GARCÉS, M., LÓPEZ-BLANCO, M., SERRA-KIEL, J., BERNAOLA, G., CABRERA, L. & BEAMUD, E., 2012 in press. — The Bartonien-Priabonien marine record of the eastern South Pyrenean Foreland Basin (NE Spain): A new calibration of the largers foraminifers and calcareous nannofossil biozonation. *Geologica Acta*: 67-89.
- CROCHET, J.Y., HARTENBERGER, J.L., REMY, J.-A., SUDRE, J. & WELCOME, J.-L., 1997. Découvertes de vertébrés continentaux de l'Eocène moyen dans le bassin des Matelles (Hérault, Sud de la France) et redécouverte du *"Lophiodon* des Matelles". *Géologie de la France*, **1**: 35-45.
- DUPRAT, M., 1997. Les faciès à mammifères (MP 6 à MP 16) dans le Nord-Est du bassin de Paris (France): Argumentation du modèle tectono-sédimentaire des dépôts paléogènes. In AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S., & MICHAUX, J., Eds., 1997. Actes du congrès « Biochro'M », Mémoires des Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 21: 315-336, 5 fig., 2pl..
- ESCARGUEL, G., 1997. Une nouvelle méthode morphométrique pour l'étude des dents jugales inférieures de mammifères: application au genre *Protadelomys*. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **34**: 65-72.
- ESCARGUEL, G., 1998. *Protadelomys maximini* nov. sp. Apport à la connaissance du genre *Protadelomys* et implications biochronologiques. *Geobios*, **31** (3): 371-383.
- ESCARGUEL, G., 1999. Les rongeurs de l'Eocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. Systématique, phylogénie, biochronologie et paléogéographie des niveaux repères MP7 à MP14, *Palaeovertebrata*, Montpellier, **28**, 2-4: 89-351, 24 fig., 11 tabl., 26pl..

- GAD, J., 1987. *Theridomys brachydens* n. gen., a new *Theridomys* species from Möhren (South Germany). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **10**: 269-272, 6 fig., 1 tabl..
- GARZON, M.G. & LOPEZ-MARTINEZ, N., 1978. Los roedores fósiles de Los Barros (Ávila). Datación del Paleógeno continental en el Sistema Central". *Estudios Geologicos*, **34**: 571-575.
- GRADSTEIN, F.M., OGG. J.G. & SMITH, A.G., (Eds) 2004. A geologic Time Scale, *Cambridge University Press*: 589 p..
- GRAMBAST, L., 1962. Aperçu sur les Charophytes tertiaires du Languedoc et leur signification stratigraphique. Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France, Paris, 10: 313-314.
- GRAMBAST, L., 1964. Indications fournies par les Charophytes pour la stratigraphie du Paléogène. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et minières*, Paris, **28**: 1009-1011.
- GRAMBAST, L., 1972. Principes de l'utilisation des Charophytes. Applications au Paléogène d'Europe Occidentale. Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et minières, Paris, 77: 319-328.
- HARRISON, D.L., 2002. A new species of Dormouse (Rodentia: Gliridae) from the Creechbarrow Limestone Formation (Late Middle Eocene) of Dorset, England. *Tertiary Research*, **21** (1-4): 11-18, 5 fig., 1 tabl..
- HARTENBERGER, J.-L., 1965. Gliravus robiacensis n. sp., nouveau Rongeur (Gliridae) de l'Eocène supérieur du Languedoc. Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France, Paris, 10: 326-327.
- HARTENBERGER, J.-L., 1969. Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **3**: 27-61.
- HARTENBERGER J.-L., 1971a. La systématique des Theridomyoidea. Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, (D) 273: 1817-1920.
- HARTENBERGER J.-L., 1971b. Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **4**: 97-135.
- HARTENBERGER J.-L., 1973. Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mémoires de la Société Géologique de France*, n.s. LVII, **117**: 1-74, 8 pl..
- HARTENBERGER, J.-L., 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. V- Rongeurs, *Palaeontographica*, Stuttgart, A 205: 103-112.
- HARTENBERGER, J.-L., 1989. Observations sur la morphologie comparée des prémolaires déciduales et définitives des rongeurs fossiles. *Geobios*, mém. sp. 12: 199-205.
- HARTENBERGER, J.-L., 1990. L'origine des Theridomyidae; données nouvelles et hypothèses. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 2, **311**: 1017-1023.
- HARTENBERGER, J.-L., SIGE, B., & SUDRE, J., 1968. Nouveaux gisements de vertébrés dans l'Eocène continental du Minervois. *Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, Paris, 1: 22.
- HARTENBERGER, J.-L., SIGE, B., & SUDRE, J., 1973. La plus ancienne faune de mammifères du Quercy: Le Bretou. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6** (3): 177-196.
- HARTENBERGER, J.-L. & LOUIS, P. 1976. Nouveaux rongeurs dans l'Eocène supérieur de Grisolles (Aisne). *Geobios*, **9**: 81-95.
- HOOKER, J.J., 1986. Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, Southern England. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, London, (Geol) **39** (4): 191-478.
- HOOKER, J.J., 1991. Two new pseudosciurids (Rodentia, Mammalia) from the English Late Eocene, and their implications for phylogeny and speciation. *Bulletin of the British Museum of Natural*

History (Geol.), London, 47: 35-50.

- HOOKER, J.J. & WEIDMANN, M., 2000. The Eocene mammals' faunas of Mormont, Switzerland; systematic revision and resolution of dating problems. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **120**: 1-143, 80 fig., 23 tabl..
- HOOKER, J.J. & WEIDMANN, M., 2007. A diverse rodent fauna from the middle Bartonien (Eocene) of Les Alleveys, Switzerland: snapshot of the early theridomyid radiation. *Swiss journal of Geosciences*, **10**: 469-493.
- HOOKER, J.J. & WEIDMANN, M., 2010. Erratum to: A diverse rodent fauna from the middle Bartonien (Eocene) of Les Alleveys, Switzerland: snapshot of the early theridomyid radiation. Swiss journal of Geosciences, 103 (1): 137.
- LAVOCAT, R., 1951. Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Sciences et Avenir*, Paris, 156 p.
- LEVÊQUE, F., 1993. Correlating of the Eocene-Oligocene mammalian biochronological scale from S.W. Europe with the marine anomaly sequence. *Journal of the Geological Society*, London, **150**: 661-664.
- LEGENDRE, S., & LEVÊQUE, F., 1997. Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe Occidentale: vers une intégration à l'échelle globale. *In* AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S., & MICHAUX, J., Eds., Actes du congrès « Biochro'M », Mémoires des Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 21: 461-473.
- MARIVAUX, L., VIANEY-LIAUD, M., & JAEGER, J.-J., 2004. High Level Phylogeny of early Tertiary Rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **142**: 105-134.
- MÉTAIS, E., MÉTAIS, G., & DUPRAT, M., 2010. Biostratigraphy and tectono-sedimentary context of the Bartonian deposits of the Tardenois (Aisne, France). In STRATI 2010 4th "French" Congress on Stratigraphy: Section 2, abstract online.
- MARTIN-CLOSAS C., SERRA-KIEL J., BUSQUETS P. & RAMOS-GUERRERO E. 1999. New correlation between charophyte and larger foraminifera biozones (Middle Eocene, Southeastern Pyrenees). *Geobios*, Lyon, **32** (1): 5-18.
- PELÁEZ-CAMPÓMANES, P., 1993. Micromamíferos des Paleógeno continental español. Sistemática, biochronología y paleoecología. *Thesis*, Universidad Complutense de Madrid, 388 p. [non publiée].
- PELÁEZ-CAMPÓMANES, P., 1995. Primates and rodents from the middle Eocene of Casa Ramon (Huesca, Spain). Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 98 (3): 291-312.
- PELÁEZ-CAMPÓMANES, P., 1996. Upper Eocene Rodents from the Almazan basin (Soria, Spain). Eclogae geologicae Helvetiae, 89: 1363-1385.
- POMEL, A., 1853. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier. J.B. Baillère pub., Paris: 193 p.
- QUER, R. & AGUSTI, J., 2010. A new genus of rodents (Remyidae, Mammalia) from the Iberian Eocene. *Paleontology*, **53** (1): 53-58.
- RASKY, K., 1945. Fossile Charophyten-Friichte aus Ungarn. Magyar Nemzeti Museum Naturwiss Mon. Budapest, 2: 1-75, 3 pl..
- RICHARD, M., 1946. Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine: les gisements de Mammifères tertiaires. Mémoires de la Société géologique de France, Paris, n.s. 52: 380 p.
- RIVELINE, J., 1984. Les gisements à charophytes du Cénozoïque (Danien à Burdigalien) d'Europe occidentale: lithostratigraphie, biostratigraphie, chronostratigraphie. Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris (Mémoire Hors Série) 4: 523 p.

- RIVELINE, J., 1986. Les Charophytes du Paléogène et du Miocène inférieur d'Europe occidentale. Biostratigraphie des formations continentales. *Cahiers de Paléontologie*, Ed. C.N.R.S., Paris: 227 p.
- SCHLOSSER, M., 1884. Die Nager des europaïschen Tertiärs. *Palaeontographica*, Stuttgart, 117-160.
- VIANEY-LIAUD, M., 2003. Gliridae (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène européen: origine 31: 1-143, 8 pl..
- SCHMIDT-KITTER, N., 1970. Ein neuer Pseudosciuride vos Ehreinstein westlich Ulm. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historischen Geologie: 10.
- SCHMIDT-KITTLER, N., 1971. Odontologische Untersuchungen ab Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. Abhandlungen der Bayerishen Akademie der Wissenschaften. München, Mathematisch.- Naturwissenschaftliche Klasse, nf., 150: 1-133, 2 pl.
- SCHMIDT-KITTER, N., Ed., 1987. Proceedings of the International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene, München: 312 p.
- SCHMIDT-KITTLER, N., VIANEY-LIAUD M., COMTE, B. & MÖDDEN, C. 1997. Biostratigraphic relevance of the rodent genus *Issiodoromys* in the European Upper Oligocene. *In* AGUILAR J.P, LEGENDRE S. & MICHAUX J., Eds. BiochroM'97, Montpellier, *Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes*, Montpellier, **21**: 375-395.
- STEHLIN, H.G & SCHAUB, S., 1951. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 67: 385 p.
- SUDRE, J., SIGE, B., REMY, J.A., MARANDAT, B., HARTENBERGER, J.L, GODINOT, M., & CROCHET, J.-Y. 1990. — Une faune du niveau d'Egerkingen (MP14; Bartonien inférieur) dans les Phosphorites du Quercy (Sud de la France). *Palaeovertebrata*, Montpellier, **20**: 1-32.
- THALER L., 1966. Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, ns C, XVII: 1-293.
- VIANEY-LIAUD, M., 1972. L'évolution du genre Theridomys à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 98 (18): 295-372.
- VIANEY-LIAUD, M. 1976. Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène inférieur en Europe Occidentale. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 7 (1-2): 1-115.
- VIANEY-LIAUD, M., 1979. Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale, Palaeontographica, Stuttgart, A, 166: 136-236.
- VIANEY-LIAUD, M., 1991. Un Theridomyidae (Mammalia, Rodentia) très hypsodonte dans l'Eocène supérieur (MP16) du Quercy. *Geobios*, 13: 79-88.
- VIANEY-LIAUD, M., 1994. La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe occidentale et sa descendance Oligocène. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, 26: 117-160.
- VIANEY-LIAUD, M., 2003. Gliridae (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène européen: origine de trois genres miocènes. *Coloquios de Paleontología*, Madrid, Homage to late Dr. Remmert Daams, v. extr. 1 : 669-698.
- VIANEY-LIAUD, M. & RINGEADE, M., 1993. La radiation des Theridomyidae (Rodentia) hypsodontes à l'Eocène supérieur. *Geobios*, **26**: 455-495
- VIANEY-LIAUD, M., & SCHMID B., 2009. Diversité, Datation et Paléoenvironnement de la faune de mammifères oligocène de Cavalé (Quercy, SW France): contribution de l'analyse morphométrique des Theridomyinae (Mammalia, Rodentia). Mémoire Jubilaire L. de Bonis, *Géodiversitas*, **31** (4): 223-255.

VIANEY-LIAUD, M, GOMES RODRIGUES H., & MARIVAUX, L., 2010. - A new oligocene

Ctenodactylinae (Rodentia, Mammalia) from Ulan Tatal (nei Mongol) : new insight on the phylogenetic origins of the modern Ctenodactylidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **160**: 531-550.

- WOOD, A.E., & WILSON, R.W. 1936. A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. *Journal of Paleontology*, 10 : 388-391.
- WOOD, A.E., 1970. The European Eocene Paramyid Rodent, *Plesiarctomys. Verhandlungen der* Naturforschenden Gesellschaft in Basel, **80**: 237-278.

LEGENDES DES PLANCHES

a: Plesiarctomys huerzeleri WOOD; CHCH88, M₁₋₂ dex.;

b-g: *Ailuravus subita* nov. sp.; **b**: CHC14, M^1 sin., Holotype; **c**: CHC17, M^2 dex.; **d**: CHC20, M^3 dex.; **e**: CHC23, P_4 sin.; **f**: CHC24, M_2 sin.; **g**: CHC33, M_3 sin.;

h-m: *Glamys* aff. *robiacensis* (HARTENBERGER): **h**: CHC41, P⁴ sin.; **i**: CHC42, M^{1-2} sin.; **j**: CHC45, M^{1-2} sin.; **k**: CHC48, M_{1-2} sin.; **l**: CHC47, M_{1-2} dex.; **m**: CHC46, M_{1-2} sin.;

n: *Gliravus* sp., CHC49, M_{1-2} sin. Barres d'échelle = 1 mm.



k

Sciuroides russelli HARTENBERGER & LOUIS.

a-d, h: Rocourt-Saint-Martin - **a**: P⁴ dex., RSM05; **b**: M¹⁻² dex., RSM06; **c**: M³ dex., RSM08; **d**: M³ sin., RSM07; **h**: M₁₋₂ dex., RSM09; **e-g**: Rocourt-Saint-Martin argile à coquilles - **e**: P⁴ sin. RNC03; **f**: M¹⁻² dex., RNC02; **g**: M₁₋₂ dex., RNC01;

Treposciurus aff. preecei HOOKER.

i, j, k, n, p: Rocourt-Saint-Martin - i: P⁴ dex., RSM11; j: M¹ dex., RSM13; k: M² sin., RSM14; n: M₃ dex., RSM19; p: P₄ dex., RSM21; Grisolles - l: M¹⁻² dex., GRI955; *Treposciurus* sp.: Chéry-Chartreuve - o: M₁₋₂ dex., CHC63;

Glamys robiacensis (HARTENBERGER), Rocourt-Saint-Martin - m: M¹⁻² dex. RSM01;

Suevosciurus sp., Chéry-Chartreuve - q: M₁₋₂ dex., CHC60;

Protadelomys sp.,

r à **w**: Chéry-Chartreuve - **r**: P⁴ sin. inversée, CHC62; **s**: M^{1-2} dex., CHC53; **t**: M^{1-2} dex. CHC51; **u**: M^{1-2} dex. CHC50; **v**: M_{1-2} sin. CHC56; **w**: M_{1-2} dex., CHC55.



r s t

u

v

w

Tardenomys chartreuvensis nov. gen. nov. sp. de Chéry-Chartreuve.

a: DP⁴ sin., CHC195; **b**: DP⁴ dex., CHC196; **c**: DP⁴ dex., CHC199; **d**: DP⁴ dex., CHC190; **e**: P⁴ dex., CHC180; **f**: P⁴ dex., CHC177; **g**: P⁴ sin., CHC175; **h**: CHC172 fragment de maxillaire droit n^o CHC172 portant P⁴-M²; **i**: M¹⁻² dex., CHC170; **j**: M¹⁻² sin., CHC157; **k**: M¹⁻² dex., CHC166, Holotype; **l**: M¹⁻² dex., CHC169; **m**: M³ dex., CHC207; **n**: P₄ sin., CHC66; **o**: P₄ sin., CHC68; **p**: M₁₋₂ sin., CHC80; **q**: M₁₋₂ sin., CHC75; **r**: M₃ dex., CHC75; **r**: M₃ dex., CHC89. Barres d'échelle = 1 mm.



Paradelomys crusafonti THALER.

a, b: Rocourt-Saint-Martin - a: RSM31, DP⁴ dex.; b: RSM32, DP⁴ sin.; c: Grisolles - GRI930, DP⁴ sin.; d: Rocourt-Saint-Martin - RSM33, P⁴ sin.; e: Grisolles - GRI945, P⁴ sin.; f: Rocourt-Saint-Martin - RSM38, P⁴ sin.; g: Grisolles - GRI961, P⁴ sin.; h à i: Rocourt-Saint-Martin - h: RSM45, M¹⁻² sin.; i: RSM43, M¹⁻² sin.; j: Grisolles - GRI1009, M¹⁻² dex.; k, l: Rocourt-Saint-Martin - k: RSM49, M¹⁻² sin.; l: RSM40, M¹⁻² dex.; m: Rocourt niveau à coquille - M¹⁻² sin. RNC6, vue occlusale; m': id. vue mésiale; n à q: Rocourt-Saint-Martin - n: RSM54, M³ dex.; o: RSM58, DP₄ dex., p: RSM56, M1-2 sin.; q: RSM55, M1-2 sin.; r à u: Rocourt niveau à coquille - r: RNC09, M₁₋₂ sin.; s: RNC08, M₁₋₂ sin.; t: RNC10, M₁₋₂ sin.; u: RNC11, M₃ sin.



s

r

u

Elfomys engesseri HOOKER & WEIDMANN, de Chéry-Chartreuve.

a: DP⁴ sin., CHC237; **b**: P⁴ sin., CHC241; **c**: P⁴ dex. inversée, CHC240; **d**: M¹⁻² sin., CHC258; **e**: M¹⁻² dex., CHC253, vue occlusale; **f**: id., vue linguale; **g**: M¹⁻² dex., CHC241, vue occlusale; **h**: id., vue linguale; **i**: M¹⁻² dex., CHC255; **j**: M³ sin., CHC263; **k**: M³ dex. inversée, CHC264; **l**: DP₄ sin., CHC281; **m**: DP₄ sin., CHC283; **n**: DP₄ dex., CHC282; **o**: P₄ dex., CHC288; **p**: P₄ dex., CHC280; **q**: P₄ dex., CHC293, vue occlusale; **r**: id. vue labiale; **s**: M₁₋₂ dex., CHC278, vue occlusale; **t**: id., vue linguale; **u**: M₁₋₂ dex., CHC276; **v**: M₁₋₂ sin., CHC275; **w**: M₃ sin., CHC247; **x**: M₃ sin., CHC248.



Pseudoltinomys sp.

a à **h**: Chéry-Chartreuve - **a**: P₄ dex., CHC235, vue occlusale; **a**': id, vue labiale; **b**: $M_{1-2} \sin$, CHC226; **c**: $M_{1-2} \sin$, CHC227; **d**: $M_{1-2} \sin$, CHC220, vue occlusale; **d**': id, vue labiale; **e**: $M_{1-2} \sin$, CHC261, vue occlusale; **e**': id, vue labiale; **f**: M^{1-2} dex., CHC252; **g**: M^{1-2} dex., CHC229; **h**: $M^{1-2} \sin$, CHC230; Rocourt-Saint-Martin: **i**: $M^{1-2} \sin$, RSM70; **j**, **l**, **m**, **o** à **r**: *Elfomys* cf. *tobieni* de Rocourt-Saint-Martin - **j**: P⁴ dex., RSM70; **k**: P⁴ dex., RBN 13395 de Robiac Nord, pour comparaison; **l**: M1-2 dex., RSM62; **m**: M^{1-2} dex., RSM63; **n**: *Elfomys parvulus*, M^{1-2} dex., RFS4-970 de Fons 4, pour comparaison; **o**: $M^3 \sin$, RSM69; **p**: P₄ sin., RSM67; **q**: $M_{1-2} \sin$. RSM65; **r**: $M_3 \sin$. RSM68.



a à **f**: *Estellomys* sp. de Chéry-Chartreuve; **a**: CHC136, M¹⁻² dex.; **b**: CHC137, M¹⁻² sin.; **c**: CHC139, M¹⁻² dex., vue occlusale; **c**': id., vue linguale; **d**: CHC127, M₁₋₂ dex; **e**: CHC128, M₁₋₂ dex., vue occlusale; **e**': id., vue labiale; **f**: CHC130, M₁₋₂ sin., vue occlusale; **f**': id., vue labiale; **g**, **g**': *Estellomys ibericus* de Sossís: **g**: UM 1887, M₁₋₂ dex., vue occlusale; **g**': id., vue labiale; **h**, **h**': *Estellomys cansouni* de Fons 4: **h**: M₁₋₂ dex., vue occlusale; **h**': id., vue labiale; **i**, **j**: *Estellomys* sp. de Rocourt Saint-Martin: **i**: RSM71, M¹⁻² sin.; **j**: RSM72, M³ sin.; **k**, **l**: *Blainvillimys* aff. *varleti* de Rocourt-Saint-Martin: **k**: RSM78, P₄ sin.; **l**: RSM76, M₁₋₂ sin., fragmentaire.



Remys major nov. sp., Chéry-Chartreuve.

a: CHC123, M₁ sin., vue occlusale; **b**: CHC121, M₂ dex., Holotype, vue occlusale; **b**': id. vue latéro-externe; c: CHC122, M₃ dex., vue occlusale; **c**': id. vue latéro-externe; **d**: *Remys* aff. *minimus*, Lautrec - **f**: LTN 108, M₁₋₂ dex., vue occlusale (1,17 mm x 1,16 mm);

e à **i**: Robiac Nord - **e**: *Remys minimus*, M^{1-2} dex., RBN 13415; **f**: M^{1-2} dex. RBN 13400; **g**: *Elfomys tobieni*, M_1 dex. RBN 13254; **h**: *Pseudoltinomys mamertensis*, M_{1-2} dex., RBN 13429; **i**: *Paradelomys crusafonti*: M^{1-2} dex. RBN T 48;

j à **m**: La Livinière II - **j**, **k**: *Remys minimus*, **j**: M^{1-2} dex., LIV 62 inversée; **k**: M^{1-2} dex., LIV 61; **l**, **m**: *Elfomys tobieni*, **l**: M_1 dex., LIV 60; *Paradelomys crusafonti*, **m**: M^{1-2} dex., LIV 72.;

n à **q**: Lautrec: *Remys minimus*, **n**: M^{1-2} dex., LTN 102; **o**: M_{1-2} dex., LTN 108; *Pseudoltinomys* aff. *mamertensis*, **p**: M^{1-2} dex., LTN 104; **q**: M_{1-2} dex. inversée, LTN 107;

r à **w**: Pontils 26: **r**-**s**, *Pseudoltinomys cosetanus*, **r**: M^{1-2} dex, PONT 12; **s**: P^4 (*P. cosetanus* non *Elfomys*), PONT 010; **t**: *Protadelomys* sp. (non *Sciuroides* cf. *romani*), DP⁴ sin., PONT 002; **u**: *Protadelomys alsaticus* DP⁴ sin., de Bouxwiller pour comparaison; **v**-**w**: *Sciuroides* cf. *romani*, **v**: M^{1-2} dex., PONT 001; **w**: M_{1-2} sin., PONT 003;

x à **z**: Laprade (MP14): *Elfomys* sp: **x**: M^{1-2} dex., LAP 243 inversée; **y**: M^{1-2} dex., LAP 245; **z**: M_{1-2} dex., LAP 242.

