

**PAIROMYS ET ECTROPOMYS : LA FIN D'UNE AMBIGUITE ;  
MISE AU POINT SUR LES OLTINOMYINAE ET REMYINAE  
(RODENTIA, THERIDOMYIDAE)**

par

**Monique VIANEY-LIAUD \*, Norbert SCHMIDT-KITTLER \*\*  
& Pablo PELÁEZ-CAMPOMANES \*\*\***

SOMMAIRE

	Page
Abstract, Résumé .....	120
Introduction .....	120
Oltinomyinae .....	122
<i>Oltinomyys</i> .....	123
<i>Ectropomys</i> .....	125
<i>Ectropomys exiguus</i> .....	125
<i>Ectropomys monacensis</i> nov. sp. ....	133
<i>Ectropomys gliriformis</i> .....	136
Discussion .....	136
Remyinae .....	137
<i>Remys</i> .....	137
<i>Remys minimus</i> .....	137
<i>Remys garimondi</i> .....	139
<i>Pairomys</i> .....	140
<i>Pairomys crusafonti</i> .....	140
<i>Pairomys ibericus</i> nov. sp. ....	141
<i>Pairomys</i> aff. <i>ibericus</i> nov. sp. ....	143
Discussion .....	144
Origine des Theridomyidae .....	148
Conclusion .....	150
Bibliographie .....	151

\* Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C.N.R.S., Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

\*\* Johannes Gutenberg-Universität, Institut für Geowissenschaften, Paläontologie, Saarstr. 21, 6500 Mainz, Germany.

\*\*\* Dpto. Paleontología, Facultad de CC. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain.

**Mots-clés:** Theridomyidae, Eocène supérieur, Taxonomie, Phylogénie.

**Key-words:** Theridomyidae, Upper Eocene, Taxonomy, Phylogeny.

## ABSTRACT

The description of new material of the Upper Eocene of France, Southern Germany and Spain together with the restudy of the material described by Thaler (1966b) as *Pairomys* allows to confirm the validity of the genus *Ectropomys* up to now controversially discussed. As a consequence the subfamily Remyinae and Oltinomyinae can be defined precisely. The study of the dental characters shows that the Remyinae in fact belong to the Theridomyidae and represent a derived evolutionary unit within this family. The Oltinomyinae together with the Theridomyinae and Issiodoromyinae very probably form a monophyletic unit.

## RESUME

L'étude de nouveau matériel de l'Eocène supérieur de la France, Allemagne du Sud, et d'Espagne, ainsi que la reconsidération de l'assemblage attribué par Thaler (1966b) au genre *Pairomys*, permet d'affirmer la validité du genre *Ectropomys* jusque là contestée. Ainsi les deux sous-familles Remyinae et Oltinomyinae peuvent être précisément caractérisées. L'évaluation des caractères dentaires des Theridomyidae permet de conforter la position des Remyinae dans cette famille au sein de laquelle ils constituent un groupe divergeant précocement. Les Oltinomyinae semblent former un groupe monophylétique avec les Theridomyinae et les Issiodoromyinae, à l'intérieur des Theridomyidae.

## INTRODUCTION

Le présent article a pour but d'élargir et de mettre au point la connaissance d'un ensemble de théridomorphes bien individualisable par ses caractéristiques, mais très restreint quant au nombre de formes lui appartenant.

Une espèce de ce groupe était très anciennement connue, puisque décrite par Filhol en 1877, sous le nom de *Theridomys platyceps*. Elle fut séparée beaucoup plus tard du genre *Theridomys*, et nommée *Oltinomys* par Stehlin & Schaub (1951).

Ce n'est que vingt ans après, à l'occasion de la découverte de nouvelles faunes dans le Quercy, dans l'Ile de Wight et en Allemagne du Sud, que cette forme a été réévaluée, et sa singularité au sein des Theridomyidae reconnue. Le hasard voulut que des chercheurs appartenant à des équipes indépendantes découvrirent simultanément le problème. S'appuyant sur le genre *Oltinomys* comme forme singulière au sein des Theridomyidae, ils établirent une nouvelle sous-famille, les Oltinomyinae. Si les raisons conduisant à la création de cette nouvelle sous-famille étaient largement les mêmes dans les deux cas, les conceptions de cette entité taxonomique se distinguaient nettement. Dans la publication de Hartenberger (1971a), les Oltinomyinae réunissaient deux genres seulement: *Oltinomys* et *Estellomys*, genre nouvellement décrit dans le même article. Par contre, Bosma & Schmidt-Kittler (1972) rassemblaient quatre genres dans les Oltinomyinae. Outre *Oltinomys*, les genres *Remys* (Thaler, 1966a), *Pairomys* (Thaler, 1966b), ainsi qu'un nouveau genre qu'ils décrivaient, *Ectropomys*, y étaient inclus.

Comme nous allons le montrer à la lumière des données nouvelles, ni l'une ni

l'autre de ces deux conceptions de la sous-famille des Oltinomyinae ne peut être confirmée. La reconsidération de l'assemblage attribué par Thaler au genre *Pairomys* va être un élément déterminant dans la délimitation respective des sous-familles Oltinomyinae et Remyinae (Hartenberger, 1973).

Les données nouvelles à la base de ce travail sont fondées sur la révision du matériel original de San Cugat (Espagne), enrichi de matériel inédit, ainsi que sur des fossiles provenant de nouvelles localités. Il s'agit de Monac (Gard), découverte par B. Sigé (Vianey-Liaud & Ringeade, 1993), Miñana, Mazateron et Babilafuente (Espagne), exploitées par P. Peláez-Campomanes.

Le matériel des localités allemandes décrit ou discuté dans cette publication appartient au Bayerischer Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie,

Régions	FAMILLES et Espèces		OLTINOMYINAE					REMYINAE				
	Localités		<i>Ectropomys exiguus</i>	<i>Ectropomys monacensis</i>	<i>Ectropomys gliriformis</i>	<i>Oltinomys platyceps</i>	<i>Remys minimus</i>	<i>Remys garimondi</i>	<i>Pairomys ibericus</i>	<i>Pairomys crusafonti</i>		
Isle of Wight	Whitecliff Bay 2	MP 20										
	Headon Hill 7	MP 19										
Allemagne du Sud	Weissenburg 8	MP 19										
	Möhren 6	MP 19										
	Ehrenstein 1A	MP 18										
	Ehrenstein 2	MP 18										
	Herrlingen 3	MP 18										
	Herrlingen 6	MP 18										
	Tabarly	MP 20										
Quercy	Rosières 2	MP 19										
	Escamps, Sindou D	MP 19										
	Malpérié	MP 17										
	Le Bretou	MP 16										
Languedoc	Monac	MP 19-20										
	Fons 1, Fons 4	MP 17										
	Robiac	MP 16										
Espagne	Biniamar	MP 19-20										
	Rocafort de Queralt	MP 19										
	San Cugat	MP 19										
	Miñana	MP 17 ?										
	Mazateron	MP 17 ?										
	Babilafuente	MP 16 ?								aff.		

Figure 1.— Localisation géographique des espèces étudiées. La position stratigraphique des gisements les renfermant est donnée par les niveaux-repères mammaliens (MP).

München. Celui des localités espagnoles se trouve dans les collections de l'Instituto de Paleontologia Miguel Crusafont de Sabadell (pour San Cugat) ou de l'Universidad Complutense de Madrid (pour Mazateron et Miñana). Enfin les fossiles français et une partie du matériel de San Cugat et Rocafort de Queralt sont conservés à l'Université Montpellier II.

#### OLTINOMYINAE HARTENBERGER, 1971

Parmi les Oltinomyinae, nous regroupons seulement les genres *Ectropomys* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, et *Oltinomys* STEHLIN & SCHAUB. Le genre *Estellomys* de FONS 4 (Eocène supérieur, MP 17), dès sa création par Hartenberger (1971a), est annoncé comme l'ancêtre d'*Oltinomys platyceps* (MP 19-20). Cette filiation supposée est fondée sur l'apparente plus faible hypsodontie de ce genre comparativement à celle des *Theridomys* et *Pseudoltinomys* contemporains. Pour aller plus loin et dans la mesure où, d'une part, cette hypsodontie n'a pas été quantifiée et ou, d'autre part, les degrés d'hypsodontie de ces différents Theridomyidae sont relativement faibles, on peut considérer la signification des proportions dentaires et des caractères morphologiques. Chez *Oltinomys*, les dents de lait et les prémolaires sont nettement plus courtes que les molaires. Les dimensions données par Hartenberger pour les  $P_4$  d'*Estellomys* sont de l'ordre des dimensions des  $M_{1-2}$ . Par ailleurs, un fragment de mandibule de FONS 4 portant deux dents montre, après dégagement, qu'il s'agit de  $P_4-M_1$ ;  $P_4$  est de longueur égale à celle de  $M_1$ , et montre une morphologie typique de Theridomyinae primitif. La faible hauteur du mésolophide, et l'abondance des crêtes accessoires ne peuvent être des arguments éloignant *Estellomys* des Theridomyinae. En effet, les plus anciens *Theridomys* et *Blainvillimys* montrent un mésolophide parfois incomplet, et certains portent des crêtes accessoires, rares chez *Theridomys golpei*, ou en abondance chez *Thalerimys*. Il en est de même pour la présence de l'antéroconide, constante chez les Theridomyinae les plus anciens. Tous ces caractères primitifs n'autorisent pas à rapprocher plus *Estellomys* des Oltinomyinae que des Theridomyinae. Par contre, la taille relativement grande, pour un Theridomyidae ancien, des prémolaires inférieures, tout comme le développement de la crête longitudinale sur les molaires supérieures, apparaissent comme des caractères évolués que l'on ne retrouve pas chez *Oltinomys*. Ainsi, *Estellomys cansouni* semble plutôt être un Theridomyinae que nous placerions volontiers à l'origine d'une lignée du genre *Theridomys* ou *Thalerimys*.

**Définition des Oltinomyinae:** denture jugale faiblement à moyennement hypsodonte;  $P_4$  et  $D_4$  de taille petite relativement aux molaires (par exemple: pour *Oltinomys platyceps* d'Escamps:  $LP_4/LM_{1-2} = 0,84$ ;  $LP_4/LM^{1-2} = 0,90$ ); absence de crête longitudinale aux dents jugales supérieures; jonction basse entre les flancs contigus des métacône et hypocône, formant parfois un endolophe; présence d'un tubercule ou d'une crête doublant antérolabialement le métacône, au moins sur les  $M^3$ ; métaconule absent; présence de la crête longitudinale aux dents jugales inférieures; présence d'un antésinuside, doublé d'un antérosynclinide chez les formes les moins spécialisées; mésolophide généralement complet; tendance à la réalisation d'un ectolophide par

élévation des fermetures linguales des synclinides II et IV.

## SYSTEMATIQUE

*OLTINOMYS* STEHLIN & SCHAUB, 1951

**Espèce-type** et unique espèce: *Oltinomys platyceps* (FILHOL, 1877).

**Localité-type:** Anciennes collections, Quercy.

**Autres localités:** Escamps, Sindou D, Rosières 2, Tabarly (Quercy, nouvelles récoltes), MP 19-20.

**Diagnose émandée:** Oltinomyinae de grande taille faiblement hypsodonte; endolophe très bas aux molaires supérieures; mésolophe plus bas que les autres lophes;  $D_4$  plus petite relativement aux molaires que chez *Ectropomys*; mésolophide atteignant toujours le bord lingual, mais souvent interrompu à son origine avec le mésoconide; mésoconide renflé; mésolophide plus bas que les autres lophides; antéroconide bien individualisé, bordé lingualement par un antérosynclinide et labialement par un antérosinuside. Maxillaire constituant une partie du bord antérieur de l'orbite; foramens palatins antérieurs courts; présence d'un ou deux orifices sur le départ de la surface inférieure de la branche horizontale de l'arcade zygomatique; bord antérieur de la branche montante de la mandibule plus incliné vers l'arrière que chez *Blainvillimys* et moins incliné que chez *Remys*.

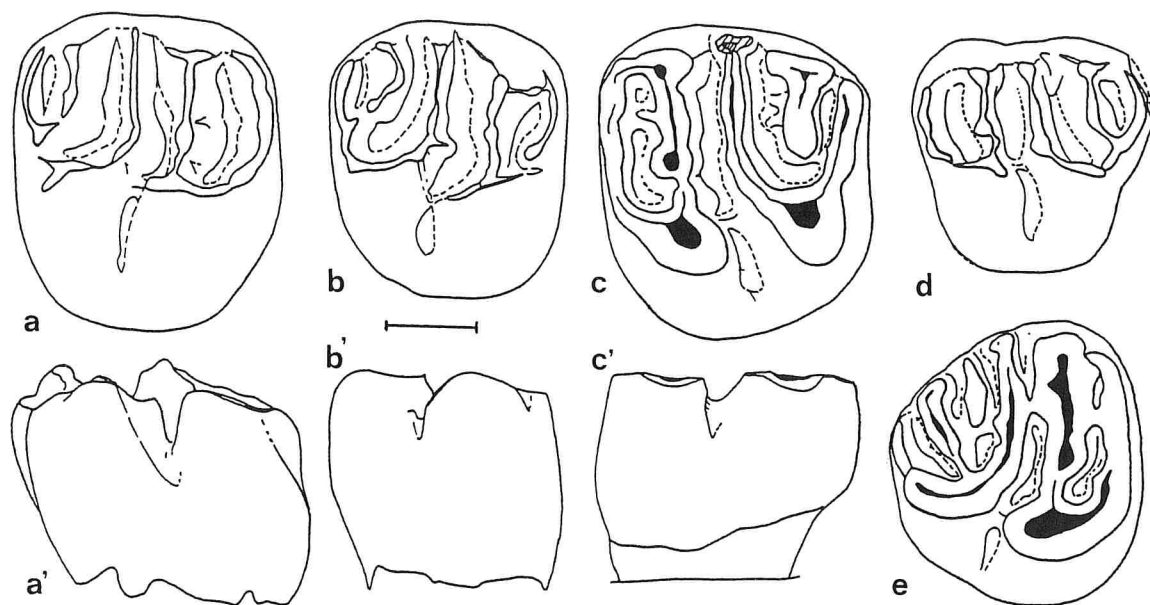


Figure 2.— *Oltinomys platyceps* (FILHOL, 1872), Escamps C; a: ECC 1901,  $M^{1-2}$  dex., vue occlusale; a': id., vue linguale; b: ECC 1896,  $M^{1-2}$  dex., vue occlusale; b': id., vue linguale; c: ECC 1904,  $M^{1-2}$  sin., vue occlusale; c': id., vue linguale; d: ECC 1894,  $D^4$  sin., vue occlusale; e: ECC 1906,  $M^3$  dex., vue occlusale. L'échelle représente 1mm.

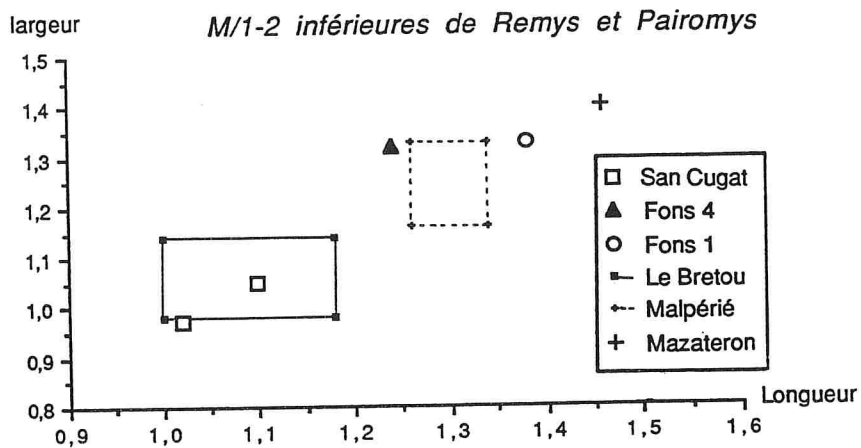
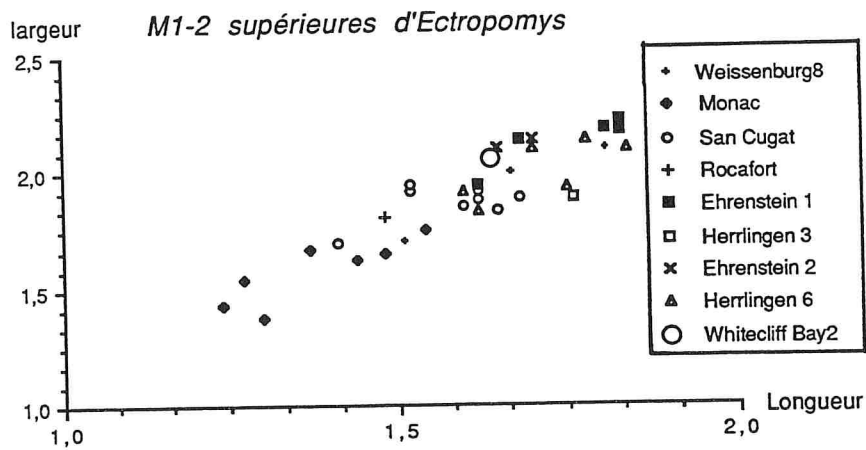
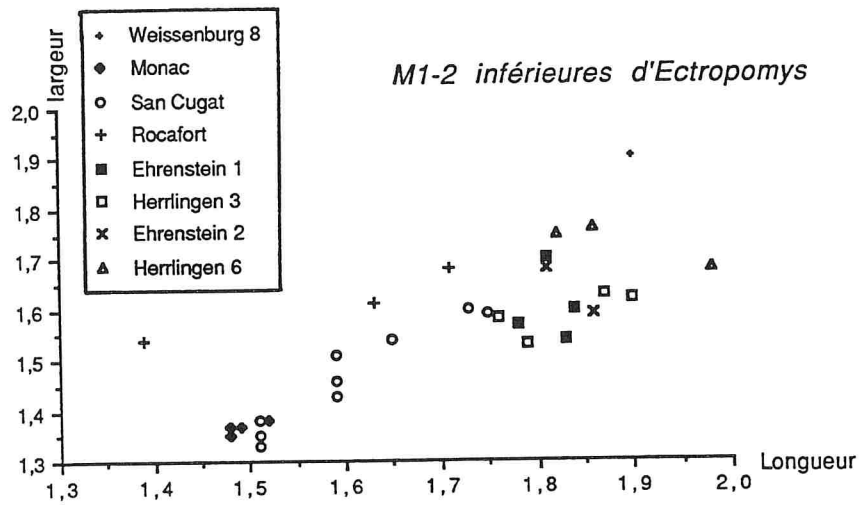


Figure 3.— Diagrammes bivariés (Longueur x largeur) des molaires de Remyinae et Oltinomyinae. *Ectropomys exiguus*: Weissenburg 8, San Cugat, Rocafort, Ehrenstein 1, Ehrenstein 2, Herrlingen 3, Herrlingen 6; *Ectropomys monacensis*: Monac; *Pairomys crusafonti*: San Cugat; *Pairomys ibericus* nov. sp.: Mazateron; *Remys minimus*: Le Bretou; *Remys garimondi*: Fons 4, Fons 1, Malpérié.

*ECTROPOMYS* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972

**Espèce-type:** *Ectropomys exiguus* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972.

**Localité-type:** Whitecliff Bay, 2B (Isle of Wight), MP 20.

**Diagnose du genre:** Oltinomyinae avec endolophe de hauteur variable, généralement présent; mésolophe aussi élevé que les autres lophes; métacône généralement doublé sur son flanc antéro-labial par un petit tubercule pouvant s'allonger lingualemment en crête. Taille nettement inférieure à celle d'*Oltinomys*.

*Ectropomys exiguus* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972

**Holotype:** M<sup>1-2</sup> sin. (G.I.U. WB 2B 101), pl. 1, fig. 1 (Bosma & Schmidt-Kittler, 1972).

**Localité type et âge:** Whitecliff Bay 2B (Isle of Wight, England): Bembridge Marls, Eocène terminal (MP 20).

**Autres localités:** Headon Hill 7 (Isle of Wight, MP 19); Weißenburg 8, Möhren 6 (Allemagne du Sud, MP 19); Ehrenstein 1A, Ehrenstein 2, Herrlingen 3, Herrlingen 6 (Allemagne du Sud, MP 18); San Cugat (Catalogne, Espagne, MP 19).

**Diagnose:** espèce d'*Ectropomys* de grande taille (type M<sup>1-2</sup> = 1,64 x 2,06 mm); mésolophide parfois incomplet; ectolophe montrant des ruptures au niveau de l'ouverture des synclinaux; molaires inférieures avec antésinuside et antérosynclinide.

Matériel de l'Isle of Wight et d'Allemagne

(Fig. 4 et 5)

Nous avons repris les mesures de l'ensemble du matériel allemand, afin que les comparaisons soient plus fiables. L'astérisque (\*) indique que la base de la couronne est incomplète. Les dimensions (longueur, largeur) sont prises sur les bords extrêmes de la couronne et, pour la hauteur, sur son flanc lingual pour les supérieures, et sur son flanc labial pour les inférieures.

**Mensurations** (L x l x H en mm; H/L)

Herrlingen 6:

D <sup>4</sup> :	GPJM-P-3944: 1,54 x 1,59 x 0,63; 0,41
	3945: 1,60 x 1,70 x 0,81; 0,51
P <sup>4</sup> :	3946: 1,76 x 1,84 x 1,13; 0,64
M <sup>1-2</sup> :	3947: 1,60 x 1,92 x 1,22; 0,76
	3948: 1,71 x 2,10 x 1,16; 0,68
	3949: 1,62 x 1,84 x 1,21; 0,75
	3950: 1,84 x 2,11 x 1,19; 0,65
	3951: 1,75 x 1,94 x 1,16; 0,66
	3952: 1,70 x 2,10 x 0,95; 0,56

- 3953: 1,78 x 2,14 x 1,19; 0,67
- M<sup>3</sup>: 3954: 1,68 x 1,81 x 1,03; 0,61  
3955: 1,49 x 1,52 x 1,06; 0,71  
3956: 1,68 x 1,86 x —; —
- M<sub>1-2</sub>: 3957: 1,98 x 1,68 x 0,95; 0,48  
3958: 1,83 x 1,75 x 0,95; 0,52  
3959: 1,86 x 1,76 x 0,68; 0,37
- M<sub>3</sub>: 3960: 1,92 x 1,57 x 0,75; 0,39
- Ehrenstein 1:
- D<sup>4</sup>: 1968 VII-885: 1,62 x 1,60 x 0,81; 0,50
- P<sup>4</sup>: 888: 1,52 x 1,94 x 0,83; 0,55
- M<sup>1-2</sup>: 886: 1,62 x 1,95 x 0,95\*; 0,59\*  
891: 1,83 x 2,22 x 1,16\*; 0,63\*  
887: 1,68 x 2,14 x 1,11; 0,66  
892: 1,83 x 1,98 x 1,06\*; 0,58\*  
890: 1,81 x 2,19 x 1,38; 0,76
- M<sup>3</sup>: 894: 1,59 x 1,83 x 1,06; 0,67  
896: 1,60 x — x 1,21; 0,76  
895: 1,67 x 1,89 x 1,00; 0,60
- M<sub>1-2</sub>: 897: 1,81 x 1,70 x 1,19; 0,66;  
899: 1,83 x 1,54 x 1,22; 0,67  
898: 1,84 x 1,60 x 1,03\*; 0,56\*  
900: 1,78 x 1,57 x 1,11; 0,62
- Ehrenstein 2:
- D<sup>4</sup>: 1971 XXVI-21: 1,54 x 1,56 x 0,81; 0,53  
22: 1,46 x 1,48 x 0,81; 0,55
- M<sup>1-2</sup>: 23: 1,70 x 2,14 x 0,78; 0,46  
24: 1,65 x 2,10 x 1,02; 0,62
- M<sub>1-2</sub>: 25: 1,86 x 1,59 x 1,21; 0,65  
26: 1,78 x 1,57 x 1,06\*; 0,59\*
- Herrlingen 3:
- M<sup>1-2</sup>: 1972 XVIII-4: 1,76 x 1,89 x 1,37; 0,78
- M<sub>1-2</sub>: 5: 1,79 x 1,54 x 0,92; 0,51  
6: 1,87 x 1,63 x 1,03; 0,55  
7: 1,90 x 1,62 x 1,11; 0,58  
8: 1,76 x 1,59 x 0,84; 0,48
- Weißenburg 8:
- P<sup>4</sup>: 1966 XXXIV-61: 1,63 x 1,89 x 1,02; 0,63  
62: 1,54 x 1,78 x 1,27; 0,82

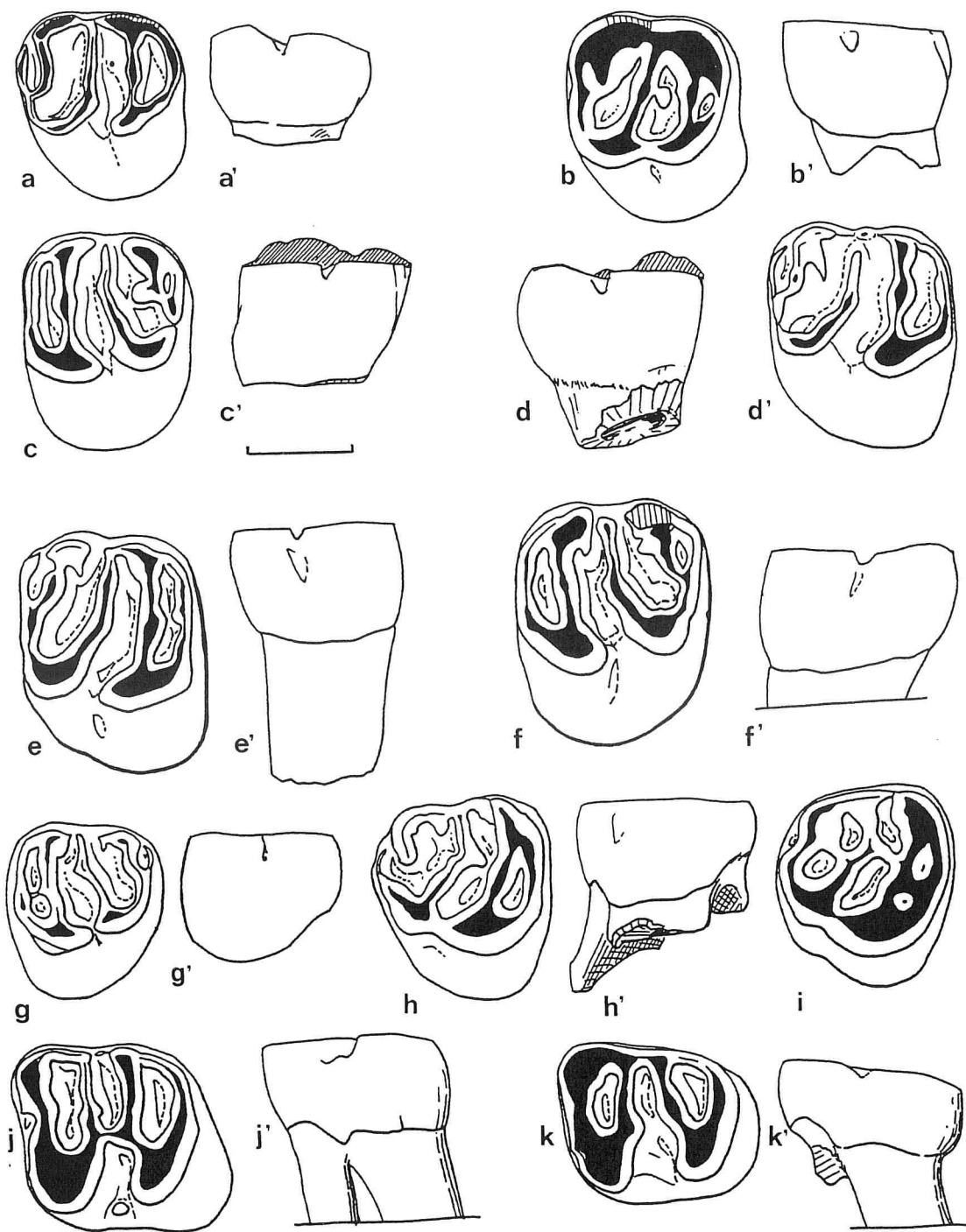


Figure 4.— *Ectropomys exiguus* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972, Herrlingen 6; a: 3945,  $M^{1-2}$  dex., vue occlusale; a': id., vue linguale; b: 3946;  $M^{1-2}$  dex., vue occlusale; b': id. vue linguale; c: 3947,  $M^{1-2}$  sin., vue occlusale; c': id., vue linguale; d: 3949,  $M^{1-2}$  dex., vue occlusale; d': id., vue linguale; e: 3950  $M^{1-2}$  dex., vue occlusale; e': id., vue linguale; f: 3952,  $M^{1-2}$  sin., vue occlusale; f': id., vue linguale; g: 3956,  $M^3$  sin., vue occlusale; g': id., vue linguale; h: 3954,  $M^3$  dex., vue occlusale; h': id., vue linguale; i: 3955,  $M^3$  dex., vue occlusale; j: 3957,  $M_{1-2}$  sin., vue occlusale; j': id., vue labiale; k: 3961,  $M_3$  sin., vue occlusale; k': id., vue labiale. L'échelle représente 1 mm.

M <sup>1-2</sup> :	63: 1,51 x 1,71 x 1,29; 0,85
	65: 1,81 x 2,10 x 1,27; 0,70
	64: 1,67 x 2,00 x 1,59; 0,95
M <sub>1-2</sub> :	66: 1,90 x 1,90 x 0,89; 0,47

### Description

L'espèce type d'*Ectropomys* a été décrite à partir d'un matériel provenant de plusieurs localités de l'Isle of Wight et d'Allemagne du Sud. A la lumière des données nouvelles, il y a peu à ajouter à la description originale (Bosma & Schmidt-Kittler, 1972), sinon quelques observations de détail.

Le matériel connu de cette espèce était très réduit; ainsi, il était impossible de comparer les taux d'hypsodontie des dents jugales provenant des différentes localités datées de MP 18 à MP 20. L'ensemble des dents du niveau MP 18 est à présent enrichi par les échantillons de Ehrenstein 2, Ehrenstein 3, Herrlingen 3 et Herrlingen 6. Il semble que les molaires de ces sites soient moins hypsodontes que celles de Weißenburg 8 (MP 19). Le caractère plus primitif de la population de Herrlingen 6 se manifeste aussi au niveau du protolophe des M<sup>1-2</sup>. Celui-ci est pourvu d'un petit gonflement en son milieu, reminiscence d'un protoconule. Ce dernier disparaît totalement à Weißenburg 8. Par ailleurs, il s'avère que les trois molaires supérieures figurées dans l'article original ne montrent pas un détail morphologique présent sur

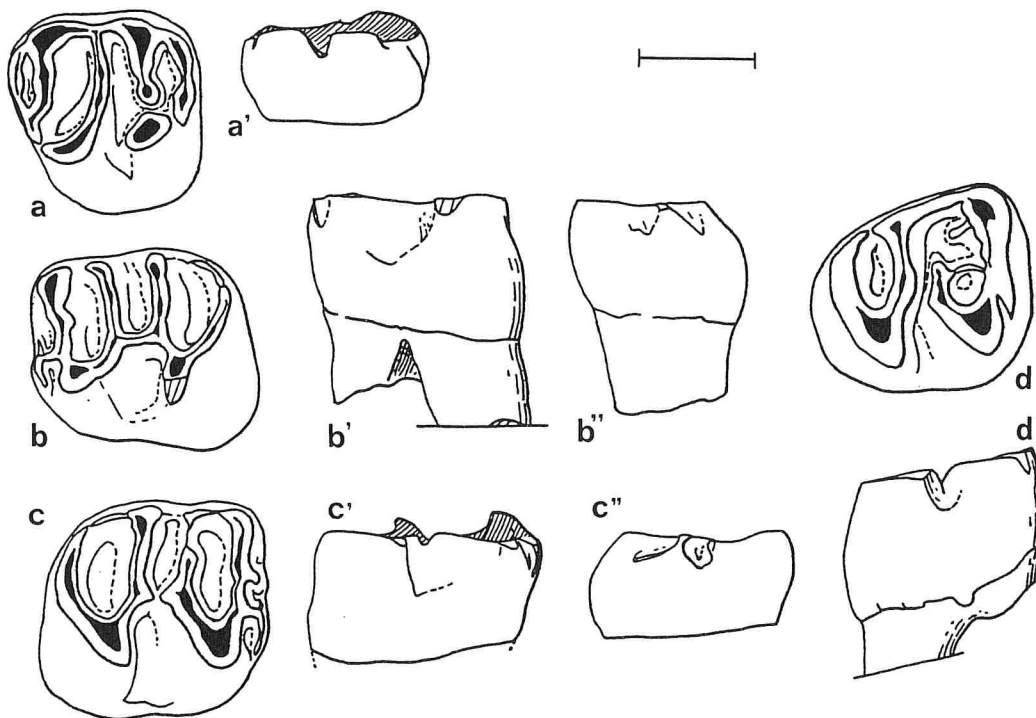


Figure 5.— *Ectropomys exiguus* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972, Ehrenstein 2 (a, b, c), Ehrenstein 1 (d); a: 1971 XXVI-21, D<sup>4</sup> dex., vue occlusale; a': id., vue linguale; b: 1971 XXVI-27, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; b': id., vue labiale; b'': id., vue antérieure; c: 1971 XXVI-28, M<sub>1-2</sub> dex., vue occlusale; c': id., vue labiale; c'': id. vue linguale; d: 900, M<sub>3</sub> dex., vue occlusale; d': id., vue labiale. L'échelle représente 1mm.

d'autres dents supérieures des échantillons étudiés. Il s'agit d'un petit tubercule, pouvant se transformer en une petite crête, doublant antéro-labialement le métacône. Ce caractère avait semblé accessoire, sans mériter une mention particulière. Les spécimens additionnels des nouvelles localités d'Allemagne du Sud et San Cugat, et aussi le matériel de Monac, décrit ci-après comme une nouvelle espèce du genre, démontrent qu'il s'agit d'un caractère signifiant. Quoique pas représenté sur toutes les dents, il apparaît dans toutes les populations d'*Ectropomys*, mais aussi d'*Oltinomys*.

De plus, il nous semble important de corriger une ambiguïté terminologique de la description originale des molaires inférieures. La structure nommée synclinide I dans cette publication (fig. 1 et p. 188) n'est probablement pas un homologue du synclinide I des thériomorphes, mais correspond plutôt à un antérosynclinide au sens propre, s'enfonçant entre le métalophide et le bras buccal de l'antéroconide. Il est présent sur toutes les  $M_{1-2}$ , mais manque toujours sur les  $M_3$ . Il faut également souligner que si la crête longitudinale est clairement développée sur les  $M_{1-2}$ , elle apparaît être toujours absente sur les quelques très rares  $M_3$  des gisements anglais et allemands.

Enfin, une  $M_1$  d'Ehrenstein 2 a sa racine postérieure complète. Il apparaît qu'elle est très longue, plus de trois fois la hauteur de la couronne. Ceci suppose une hauteur du corps de la mandibule relativement importante. Si l'on se réfère à *Oltinomys*, ou les proportions sont voisines, la hauteur de la mandibule d'*Ectropomys* sous  $M_1$  devrait avoisiner 4,3 mm.

### Matériel de San Cugat

(Fig. 6)

Les premières figurations de dents supérieures d'*Ectropomys* de San Cugat (Colluspina) (Thaler, 1966b:  $P^4$  [CSP1, CSP2, ?CSP3] et  $M^3$  [CSP4, CSP5] puis Hartenberger, 1973:  $P^4$ ,  $M^{1-2}$ ,  $M^3$  [fig. 18]) étaient rapportées par ces auteurs au genre *Pairomys*. Cependant Bosma & Schmidt-Kittler (1972) ainsi que Hartenberger (1973) et plus tard De Bruijn *et al.* (1979) signalaient déjà l'apparente hétérogénéité de l'assemblage des molaires supérieures et inférieures proposé par Thaler. La morphologie très simplifiée et la taille nettement plus petite des molaires inférieures, laissaient planer un doute sur l'appartenance des deux catégories de dents au même genre *Pairomys*. D'ailleurs de Bruijn *et al.* considéraient que les molaires supérieures attribuées par Thaler à *Pairomys* appartenaient à une nouvelle espèce d'*Ectropomys*.

Dans le matériel récolté par Thaler, et non exploité depuis, nous avons pu reconnaître les molaires inférieures (une  $P_4$ , dix  $M_{1-2}$ , trois  $M_3$ ) compatibles avec les molaires supérieures figurées, ainsi que d'autres molaires supérieures (deux  $D^4$ , cinq  $M^{1-2}$ , trois  $M^3$ ). Il apparaît que la morphologie de toutes ces dents est vraiment très voisine de celle d'*Ectropomys exiguus*, comme nous allons le voir. Il faut donc laisser à *Pairomys* uniquement les molaires inférieures décrites par Thaler (1966b).

### DENTURE INFÉRIEURE

Toutes les dents inférieures sont biradiculées.

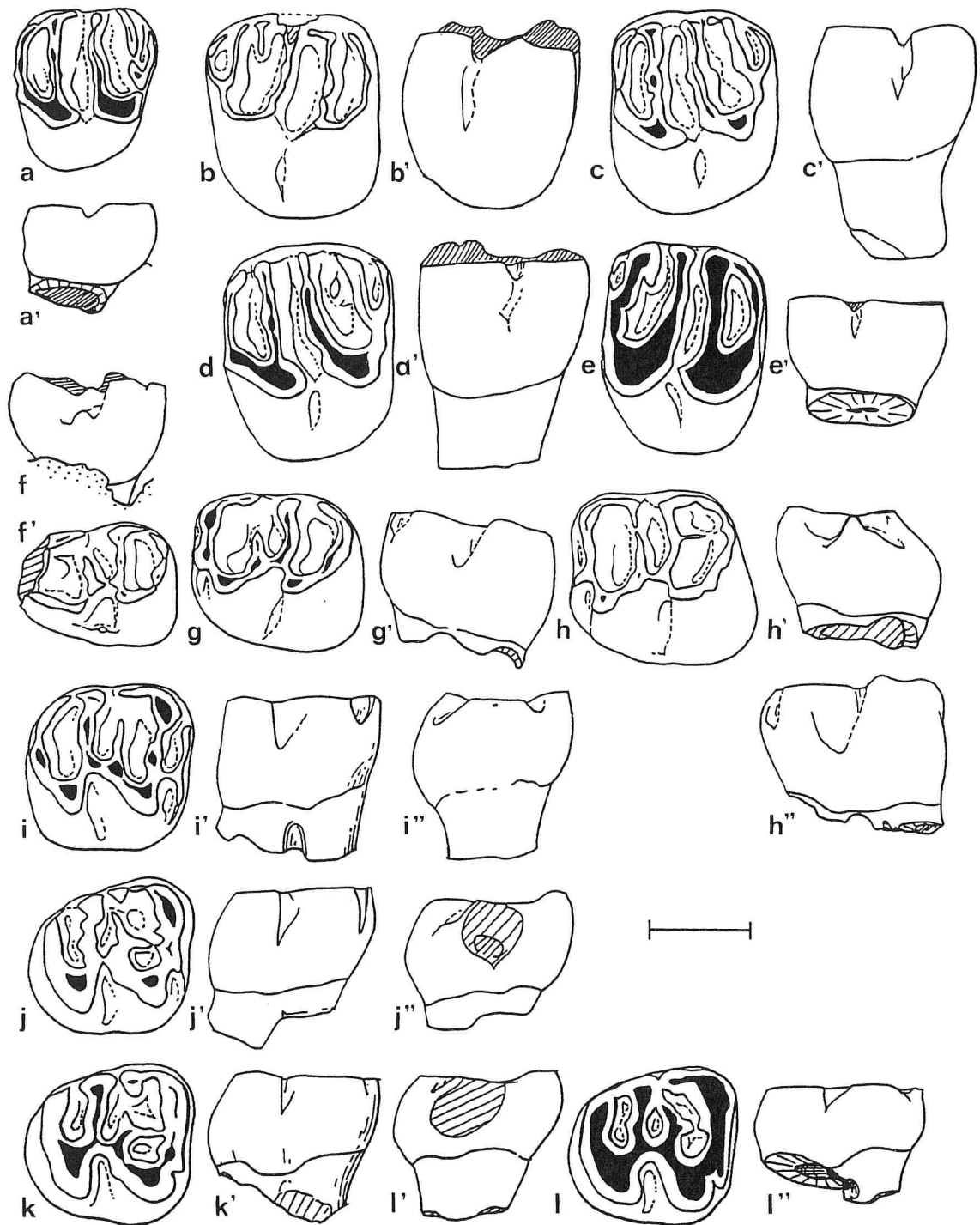


Figure 6.— *Ectropomys exiguus* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972, San Cugat; a: SCT 51, D<sup>4</sup> sin., vue occlusale; a': id., vue linguale; b: SCT 57, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; b': id., vue linguale; c: SCT 56, M<sup>1-2</sup> sin., vue occlusale; c': id., vue linguale; d: SCT 54, M<sup>1-2</sup> sin., vue occlusale; d': id., vue linguale; e: SCT 55, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; e': id., vue linguale; f: SCT 60, P<sub>4</sub> sin., vue occlusale; f': id., vue labiale; g: SCT 66, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; g': id., vue labiale; h: SCT 68, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; h': id., vue antérieure; h'': id., vue labiale; i: SCT 67, M<sub>1-2</sub> dex., vue occlusale; i': id., vue labiale; i'': id., vue antérieure; j: SCT 71, M<sub>3</sub> dex., vue occlusale; j': id., vue labiale; j'': vue antérieure; k: SCT 72, M<sub>3</sub> dex., vue occlusale; k': id., vue labiale; l: SCT 73, M<sub>3</sub> dex., vue occlusale; l': id., vue antérieure; l'': id., vue labiale. L'échelle représente 1 mm.

**Mensurations** (L x l x H, en mm; H/L):

P <sup>4</sup> :	CSP 60: 1,51 x 1,11 x 0,59; 0,59
M <sup>1-2</sup> :	CSP 61: 1,51 x 1,38 x 1,11; 0,74
	CSP 62: 1,59 x 1,51 x 1,06; 0,67
	CSP 63: 1,51 x 1,33 x 1,03; 0,68
	CSP 64: 1,73 x 1,60 x 1,27; 0,73
	CSP 65: 1,65 x 1,54 x 0,95; 0,58
	CSP 66: 1,75 x 1,59 x 1,24; 0,71
	CSP 67: 1,51 x 1,35 x 0,97; 0,64
	CSP 68: 1,59 x 1,46 x 1,14; 0,72
	CSP 69: 1,59 x 1,43 x 1,16; 0,73
M <sup>3</sup> :	CSP 71: 1,48 x 1,67 x 0,95; 0,64
	CSP 72: 1,46 x 1,59 x 0,62; 0,42
	CSP 73: 1,51 x 1,62 x 0,87; 0,58

**Description**

• P<sub>4</sub> (fig. 6f)

La morphologie de l'unique P<sub>4</sub> de San Cugat apparaît très semblable à celle des P<sub>4</sub> de Whitecliff Bay; seul un petit tubercule labial supplémentaire au front du sinuside en

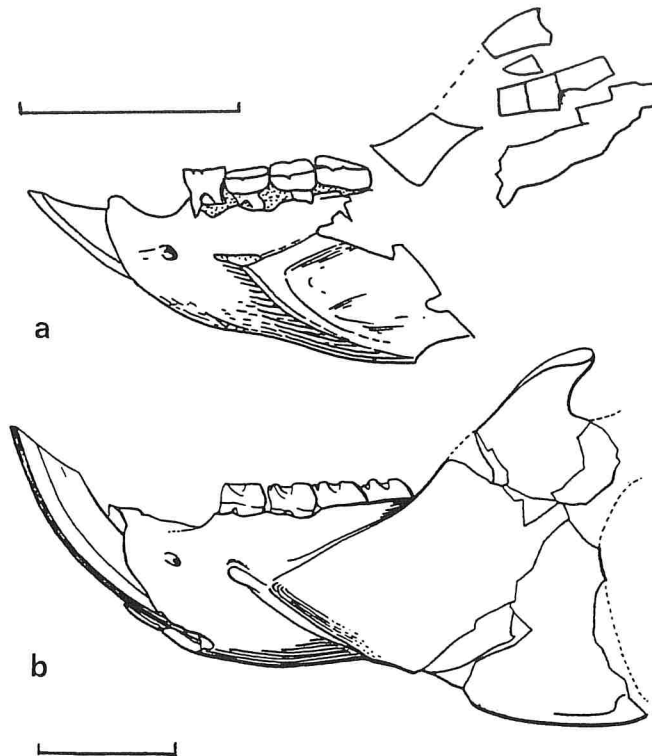


Figure 7.— a: *Ectropomys exiguus* BOSMA & SCHMIDT-KITTLER, 1972, Rocafort de Queralt ROQ 19, mand. sin., vue latérale. b: *Oltinomys platyceps* (FILHOL, 1872), Escamps, ESC 1501, mand. sin., vue latérale; d'après M. Vianey-Liaud, 1974, fig. 17. L'échelle représente 6 mm.

diffère. Si elle est aussi longue que celles de l'Isle of Wight, elle est cependant clairement plus étroite.

•  $M_{1-2}$  (fig. 6g à i)

Si quelques dents sont de taille égale à celle des  $M_{1-2}$  d'Ehrenstein 1, la majorité s'avère plus petite. Mais la morphologie est très voisine, avec le mésolophide le plus souvent incomplet lingualement, l'antéroconide comprimé antéro-postérieurement délimitant labialement un très net antésinuside ainsi que, lingualement, un antérosynclinide. Cet antérosynclinide apparaît moins marqué sur la  $M_1$  que sur la  $M_2$ . Une petite crête accessoire longitudinale partage en son milieu le dernier synclinide de l'un des spécimens. Compte tenu du faible nombre de dents dans les gisements, on ne peut pas prouver de différence d'hypsodontie.

•  $M_3$  (fig. 6j à l)

Comme les spécimens anglais et allemands, les  $M_3$  de San Cugat montrent seulement un antésinuside et pas d'antérosynclinide. Le mésolophide est court, et, sur les trois spécimens, son extrémité envoie une courte crête postéro-antérieure rejoindre le métalophide. Le spécimen le moins usé montre un amincissement très net de la crête longitudinale: il est probable qu'il aurait été interrompu superficiellement sur une dent vierge. Cette interruption est toutefois moins profonde que sur les  $M_3$  d'Herrlingen 6 ou Ehrenstein 1.

#### DENTURE SUPERIEURE

##### Mensurations (L x l x H; H/L)

$D^4$ :	CSP 50: 1,37 x 1,44 x 0,76; 0,55
	CSP 51: 1,35 x 1,49 x 0,81; 0,60
$M^{1-2}$ :	CSP 52: 1,52 x 1,95 x 0,92; 0,61
	CSP 53: 1,62 x 1,87 x 1,40; 0,86
	CSP 54: 1,52 x 1,92 x 1,21; 0,80
	CSP 55: 1,65 x 1,84 x 1,59; 0,96
	CSP 56: 1,62 x 1,92 x 1,35; 0,83
	CSP 57: 1,46 x 1,70 x 1,27; 0,87
	CSP 58: 1,67 x 1,89 x 1,03; 0,62
CSP 59: 1,60 x 1,86 x 1,21; 0,76	

Les dents supérieures ( $D^4$ ,  $M^{1-2}$ ,  $M^3$ ) diffèrent du matériel allemand et anglais essentiellement par leur taille plus petite. La morphologie est très proche, avec un endolophe assez élevé, l'ectolophe interrompu au niveau de l'ouverture labiale du synclinal II, le synclinal IV moyennement développé (1/2 à 1/3 du cingulum postérieur) s'ouvrant postéro-labialement, la présence variable d'un petit tubercule ou crête doublant antérieurement le métacône.

Les troisième molaires montrent souvent une petite crête longitudinale coupant en deux le synclinal III et/ou le synclinal I.

L'hypsodontie maximum mesurée sur une  $M^{1-2}$  vierge est semblable à celle mesurée dans les mêmes conditions à Weißenburg 8.

## Matériel de Rocafort de Queralt

### Mensurations: (L x l x H, mm)

D <sup>4</sup> :	ROQ 11: 1,48 x 1,03 x 0,70
P <sup>4</sup> :	ROQ 15: 1,48 x 1,43 x 0,87
M <sup>2</sup> :	ROQ 12: 1,72 x 1,69 x 0,98
M <sup>3</sup> :	ROQ 14: 1,48 x 1,32 x 0,78
M <sup>1-2</sup> :	ROQ 13: 1,48 x 1,81 x 0,66
M <sup>3</sup> :	ROQ 10: 1,41 x 1,55 x 0,83
Mand. gauche: ROQ 19:	P <sub>4</sub> : 1,37 x 1,54 x 0,53
	M <sub>1</sub> : 1,39 x 1,53 x 0,53
	M <sub>2</sub> : 1,63 x 1,61 x 0,60
	M <sub>3</sub> : 1,50 x 1,60 x 0,69

### Description

Ce matériel a été attribué par Anadon *et al.* (1987) à *Pairomys* cf. *crusafonti*. Il s'agit en fait d'un *Ectropomys* voisin de celui de San Cugat. La faible quantité de matériel ne permet pas de se faire une idée complète de la variation morphologique de cette population (six dents isolées non abîmées, quatre dents très usées sur la mandibule). La mandibule, bien qu'assez endommagée, montre une morphologie et des proportions des dents et des os voisines de celles d'*Oltinomys platyceps*, tant dans la position du foramen mentonnier que dans le relief important de la crête massétérique inférieure et l'inclinaison de la branche montante (fig. 7).

### *Ectropomys monacensis* nov. sp.

(Fig. 8)

**Holotype:** M<sub>2</sub> dex., MOA 31 (fig. 8h).

**Localité-type et âge:** Monac (Gard, France); Eocène terminal (MP 19-20?).

**Diagnose:** espèce du genre *Ectropomys* de plus petite taille qu'*E. exiguus* (type M<sub>1-2</sub> = 1,48 x 1,35 x 0,98); molaires supérieures toujours dépourvues d'antérosynclinide; mésolophide toujours complet; aux dents jugales supérieures ectolophe et endolophe généralement plus élevés que chez *Ectropomys exiguus*; synclinal IV faiblement plus réduit que chez cette espèce.

### DENTURE INFÉRIEURE

#### Mensurations (L x l x H; H/L)

D <sub>4</sub> :	MOA 29: 1,54 x 1,10 x 0,70; 0,45
M <sub>1-2</sub> :	MOA 31: 1,48 x 1,35 x 0,98; 0,66
	MOA 32: 1,52 x 1,38 x 1,03; 0,68

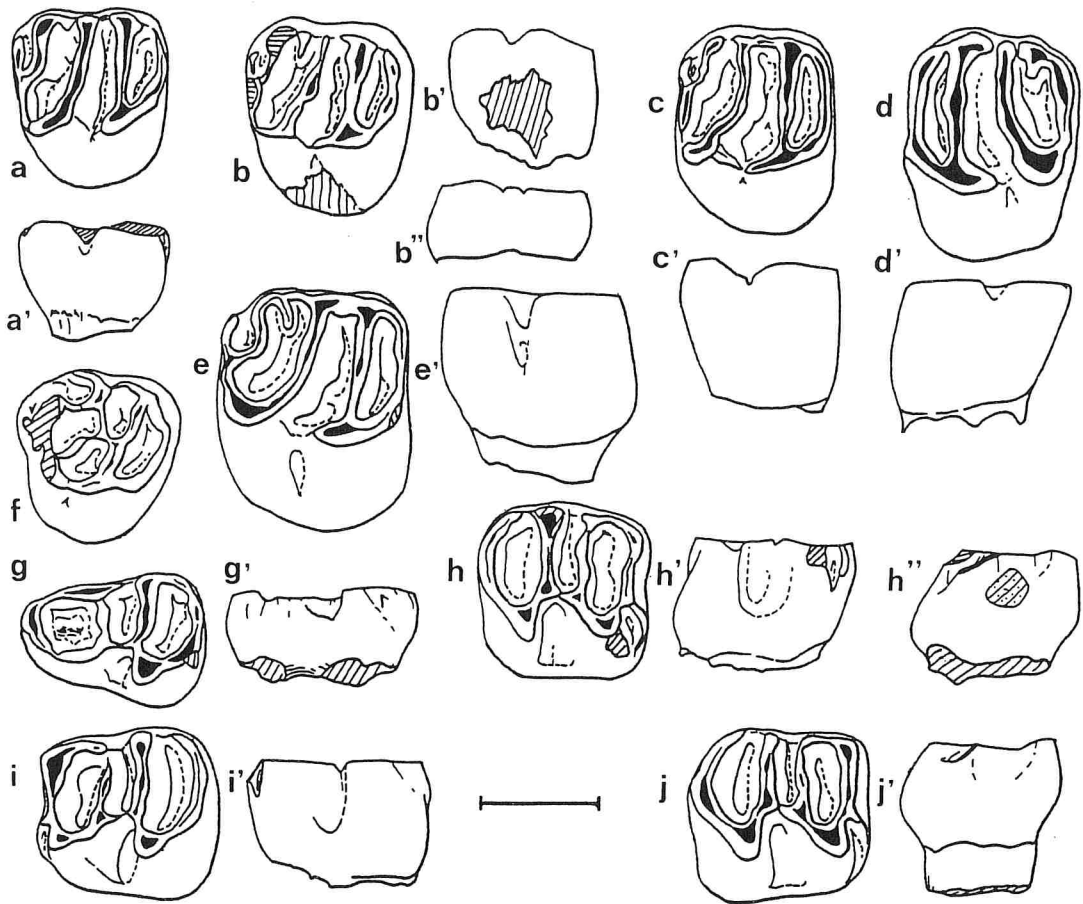


Figure 8.— *Ectropomys monacensis* nov. sp., Monac; a: MOA 21, D<sup>4</sup> dex., vue occlusale; a': id., vue linguale; b: MOA 22, P<sup>4</sup> dex., vue occlusale; b': id., vue linguale; b'': id., vue labiale; c: MOA 24, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; c': id., vue linguale; d: MOA 27, M<sup>1-2</sup> sin., vue occlusale; d': id., vue linguale; e: MOA 26, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; e': id., vue linguale; f: MOA 28, M<sup>3</sup> dex., vue occlusale; g: MOA 29, D<sub>4</sub> sin; vue occlusale; g': id., vue labiale; h: MOA 31, M<sub>1-2</sub> dex. (holotype), vue occlusale; h': id., vue labiale; h'': id., vue antérieure; i: MOA 32, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; i': id., vue labiale; j: MOA 33, M<sub>1-2</sub> dex., vue occlusale; j': id., vue antérieure. L' échelle représente 1mm.

MOA 33: 1,49 x 1,37 x 0,95; 0,64

MOA 34: 1,51 x 1,38 x 0,90; 0,60

MOA 35: 1,48 x 1,37 x 0,95; 0,64

MOA 36: fragment

## Description

### • D<sub>4</sub>

Du fait de la faible élévation de la couronne comparativement aux molaires, la dent MOA 29 est attribuée à une dent de lait. Elle est longue et étroite relativement aux molaires. Elle diffère de la P<sub>4</sub> d'*Ectropomys exiguus* par le développement complet du mésolophide qui rejoint l'entolophide marginal et par l'extrémité antérieure du lobe antérieur constitué par un tubercule unique. La crête longitudinale est bien marquée. Le

dernier synclinide est fermé par le prolongement lingual du cingulum postérieur rejoignant l'entoconide. Le fond du synclinal antérieur porte un renflement médian; l'ensemble des crêtes qui l'entourent le surplombe verticalement.

• M<sub>1-2</sub>

Les dimensions des M<sub>1-2</sub> d'*Ectropomys monacensis* correspondent aux plus petits spécimens d'*Ectropomys exiguus* de San Cugat. Elles apparaissent plus clairement lophodontes, avec l'épaisseur des lophides plus constante et plus faible du haut en bas de la couronne, et le mésolophide aussi élevé que les autres crêtes transversales. Le mésolophide est encore quelquefois interrompu ou abaissé à sa jonction avec l'ectolophide, mais plus fréquemment complet. Les synclinides, de forme plus régulière avec un fond plus plat, sont quelque peu plus profonds que chez *Ectropomys exiguus*, ce qui confère à l'ectolophide une allure plus verticale. Il n'y a pas trace d'antérosynclinide, ni antéroconide. Le cingulum antérieur est réduit à une branche labiale fortement inclinée, bordant l'antésinuside.

DENTURE SUPERIEURE

Mensurations (L x l x H; H/L)

D <sup>4</sup> :	MOA 20: 1,33 x 1,46 x 0,73; 0,55 MOA 21: 1,30 x 1,43 x 0,89; 0,68
P <sup>4</sup> :	MOA 22: 1,37 x 1,57 x 1,03; 0,75
M <sup>1-2</sup> :	MOA 23: 1,44 x 1,63 x 1,27; 0,88 MOA 25: 1,48 x 1,65 x 1,02; 0,69 MOA 24: 1,27 x 1,54 x 1,13; 0,89 MOA 26: 1,54 x 1,75 x 1,30; 0,84
M <sup>3</sup> :	MOA 28: 1,30 x 1,38 x 1,02; 0,78;

Description

Les dents supérieures apparaissent clairement plus petites que celles d'*Ectropomys exiguus* y compris celles de la population de San Cugat. L'ectolophe et dans une moindre mesure l'endolophe, sont élevés sur toutes les catégories de dents. Il semble que ces dents soient un peu plus hypsodontes que celles d'*Ectropomys exiguus*; malheureusement aucune dent vierge ne permet de vérifier cette impression. Le protolophe, transverse, ne présente pas de renflement particulier. Le mésolophe est oblique et se prolonge après une très légère angulation en un long bras antérieur de l'hypocône. Sur un spécimen, le synclinal IV de M<sup>1-2</sup> disparaît et le bras postérieur du métacône (métalophule II) est fusionné avec le cingulum postérieur. Généralement, le métalophule II subsiste et le synclinal IV qui le suit est réduit à un puisetlet arrondi. Sur trois des cinq M<sup>1-2</sup>, et sur la P<sup>4</sup>, la doublure antérieure du métacône forme un clair court métalophule I parallèle au métalophule II, comme c'était le cas sur seulement une dent de San Cugat. Quelques crestules occupent le synclinal III de l'une des M<sup>1-2</sup> et plusieurs crêtes accessoires longitudinales forment un réseau sur le lobe postérieur de la M<sup>3</sup>.

*Ectropomys gliriformis* (DE BRUIJN, SONDAAR & SANDERS, 1979)

**Synonymie:** *Pseudoltinomys gliriformis* DE BRUIJN, SONDAAR & SANDERS, 1979.

**Holotype:** M<sup>1-2</sup> dex., Bi 31.

**Localité-type et âge:** Biniamar (Majorque); Eocène supérieur (MP 19-20?).

**Diagnose originale:** cf. De Bruijn, Sondaar & Sanders, 1979, p. 3-4.

**Diagnose modifiée:** plus grande espèce du genre *Ectropomys* (M<sup>1-2</sup>: L moy. x l moy.: 2,03 x 1,86); développement de l'hypsodontie, de la lophodontie et du synclinal IV comme chez *Ectropomys exiguus*; diffère morphologiquement de cette espèce essentiellement par le développement plus important des crêtes supplémentaires sur les dents supérieures et notamment de la doublure antérieure du métacône; diffère d'*Ectropomys monacensis* par la moindre lophodontie, l'endolophe et l'ectolophe moins élevés, le synclinal IV plus développé et la présence de l'antérosynclinide.

**Description** (cf. De Bruijn *et al.*, 1979, p. 3 à 5 et fig. 3 et 4)

Cette espèce, initialement attribuée au genre *Pseudoltinomys* par ses auteurs, montre clairement toutes les caractéristiques d'*Ectropomys*. L'antéroconide est encadré par deux encoches (antésinuside et antérosynclinide). Il n'y a pas trace de crête longitudinale aux molaires supérieures. L'orientation du mésolophe est plus oblique que chez *Pseudoltinomys*, comme chez *Ectropomys*. Enfin la crête de doublure antérieure du métacône, si caractéristique d'*Ectropomys*, est accentuée.

A la différence des M<sub>3</sub> d'*Ectropomys exiguus* et *monacensis*, celle de l'espèce *gliriformis* montre la même structure que les M<sub>1-2</sub>, c'est à dire pas d'interruption marquée de la crête et présence, en plus de l'antésinuside, de l'encoche linguale antérosynclinide. Il faut cependant noter que pour aucune des espèces on ne connaît l'exacte variation de la M<sub>3</sub> étant donné le peu de matériel (1 dent à Herrlingen 6, 3 dents à San Cugat, 1 dent à Ehrenstein 1, 1 dent à Biniamar).

## DISCUSSION

Si *Oltinomys* appartient toujours à une lignée isolée, représentée dans les deux niveaux de l'Eocène supérieur du Quercy, ce genre partage avec *Ectropomys* un ensemble de caractères particuliers dérivés. Il s'agit, pour les dents supérieures, de la perte du métaconule alors qu'un vestige de protoconule subsiste, du développement d'une doublure antérieure du métacône et d'un mésolophe généralement complet, ainsi que de la réalisation d'un petit synclinal IV par jonction du métalophe vers l'arrière sur le postérolophe. Les molaires inférieures sont dans les deux genres clairement lophodontes, avec une crête longitudinale généralement marquée, des synclinides larges, ainsi qu'un antéroconide tendant à s'aplatir en cingulum antérieur, délimitant un antésinuside, et dans la plupart des espèces, un antérosynclinide.

L'évolution du genre *Ectropomys* semble suivre deux voies différentes, suivant l'origine géographique des populations étudiées. En Allemagne du Sud et en Angleterre

l'espèce *Ectropomys exiguus* demeure de taille relativement constante, seule l'hypsodontie semble s'accroître quelque peu.

#### REMYINAE HARTENBERGER, 1973

Parmi les Remyinae, nous regroupons le genre *Remys* THALER, et le genre *Pairomys* THALER, dans sa nouvelle acceptation. Comme nous l'avons vu, les dents supérieures de San Cugat, référées par Thaler à *Pairomys*, doivent être attribuées à *Ectropomys*. Les dents inférieures figurées par Thaler, parmi lesquelles le type de *Pairomys* a été défini, correspondent seules à ce genre. Le nouveau matériel récolté à Miñana et Mazateron, bien que peu abondant, permet de comprendre la genèse de la morphologie de *Pairomys* et d'établir ses relations de parenté avec *Remys*.

**Définition des Remyinae:** dents de lait et prémolaires à schéma primitif: très petites par rapport aux molaires (par exemple, *Remys minimus* du Bretou:  $LP^4/LM^1 = 0,77$ ;  $LP_4/LM_2 = 0,78$ ), avec conules individualisés et métalophe rattaché au protocône et non à l'hypocône. Denture inférieure à schéma simple: sinuside confluent avec le synclinide III; les anticlinides 2-3, et 4-5 formant deux V accolés plus ou moins comprimés; mésolophide absent; hypoconulide présent mais faiblement développé; denture supérieure à sinus interne court; ectolophe présent chez les formes évoluées; métaconule développé; foramen infra-orbitaire vaste, avec forte gouttière; mandibule sciurognathe.

#### SYSTEMATIQUE

##### *REMY* THALER, 1966

**Espèce-type:** *Remys garimondi* THALER, 1966.

**Localité-type:** Fons 1 (Gard), MP 17 (Eocène supérieur basal).

**Diagnose émondée du genre:** Remyinae brachyodonte à faiblement hypsodonte; différant de *Pairomys* par la présence du bras lingual de l'hypoconide, en continuité ou non avec l'entolophide.

##### *Remys minimus* HARTENBERGER, 1973

**Holotype:** M<sup>1-2</sup> gauche, RBN 3225.

**Localité-type:** Robiac-Nord (Gard), MP 16.

**Autres localités:** Fons 4 (Gard) et le Bretou (N.C. Quercy), MP 16.

**Diagnose originale** (Hartenberger, 1973, p. 53): plus petit que *Remys garimondi*.

**Diagnose modifiée:** *Remys* très faiblement hypsodonte; prémolaires de taille nettement

plus petite que celle des molaires; ectolophe absent; mésolophe faible, pas toujours présent; synclinal I normalement développé du fait de la liaison du protolophe avec le protocône; taille et hypsodontie inférieures à celles de *Remys garimondi* (L x l x H, du type = 1,17 x 1,06 x 0,76); interruption médiane de l'entolophide occasionnelle sur la M<sub>1</sub>.

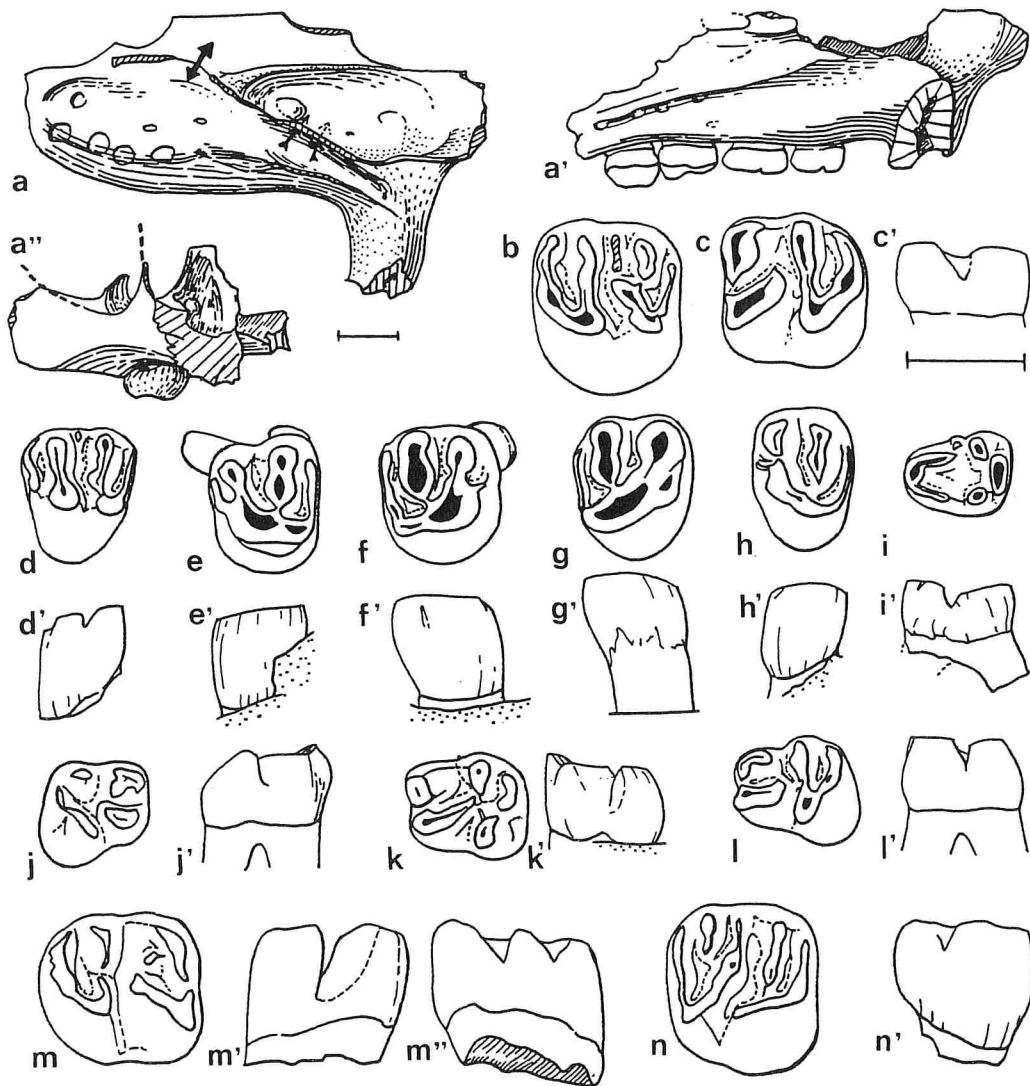


Figure 9.— *Remys minimus* HARTENBERGER, 1973, du Breton: (a-i, k), Robiac (J' et I) et Malpérié (n-o); a: BRT 183, maxillaire droit vu par dessus; a': id., vue latérale; a'': id., vue frontale; b: BRT 277, M<sup>1-2</sup>, sin., vue occlusale; c: BRT 273, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; c': id., vue labiale; d: BRT 279, D<sup>4</sup> sin., vue occlusale; d': id., vue linguale; e: BRT 184, P<sup>4</sup> sin., vue occlusale; e': id., vue linguale; f: BRT 183, P<sup>4</sup> dex., vue occlusale; f': id., vue linguale; g: BRT 276, P<sup>4</sup> dex., vue occlusale; g': id., vue linguale; h: BRT 280, P<sup>4</sup> sin., vue occlusale; h': id., vue linguale; i: BRT 269, D<sub>4</sub> dex., vue occlusale; i': id., vue labiale; j: RBN 3227, P<sub>4</sub> dex., vue occlusale; j': id., vue labiale; k: BRT 186, P<sub>4</sub> sin., vue occlusale; k': id., vue labiale; l: RBN 3230, P<sub>4</sub> sin., vue buccale; l': id., vue labiale;

*Remys garimondi* THALER, 1966, Malpérié; MAL 606, m: M<sub>1-2</sub> dex., vue occlusale; m': id., vue labiale; m'': id., vue linguale; n: MAL 99, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; n': id., vue antérieure. L'échelle représente 1 mm.

## Description

Hartenberger (1988) a décrit le très beau matériel du Bretou. Quelques observations complémentaires peuvent être faites concernant d'une part les prémolaires et dents de lait, et d'autre part la morphologie du maxillaire.

La dent se trouvant en compagnie de  $M^1$  sur un fragment de maxillaire et considérée par cet auteur comme  $D^4$  est probablement une  $P^4$ , et l'apparent alvéole qui la précède est peut être le vestige d'un alvéole de la  $D^4$ . En effet, cette dent ne montre pas de différence structurale fondamentale avec les autres prémolaires de la même population. Elle semble constituer, avec ses éléments bien individualisés l'un des extrêmes de la variation morphologique de cette catégorie de dents (fig. 9d). Comme elle est très fraîche, protocône et hypocône sont séparés par une courte encoche; l'antérophe et le synclinal I sont bien développés. La figure 9h montre l'autre extrême, avec protocône et hypocône indistincts, et les antérophe et synclinal I réduits à leur plus simple expression.

Dans ces conditions, la  $D^4$  attribuée avec doute à ?*Remys* (Hartenberger, *o.c.*, pl. 1, fig. 5), peut être raisonnablement considérée comme étant la  $D^4$  de *Remys minimus*. L'auteur souligne les caractères primitifs de cette dent, plus marqués encore que sur les prémolaires de *Remys minimus*, à savoir le décalage lingual de l'hypocône et la saillie du métaconule. On retrouve cette accentuation des caractères primitifs sur la dent antérieure également aux dents inférieures. Une prémolaire peu usée, sur la mandible BRT 186, et une  $D_4$  isolée, montrent un hypoconulide plus massif, et plus isolé, que sur les molaires. Par ailleurs, sur la  $D_4$ , très courte, les tubercules présents sont plus arrondis que sur la  $P_4$ , comme c'est le cas également sur la  $D^4$  supérieure.

En ce qui concerne la morphologie du maxillaire, la présence d'une gouttière infra-orbitaire (g.i.o.) très marquée, bordée par une aile externe très élevée, n'est pas liée à l'hypsodontie. Au contraire même, cette gouttière a tendance à se raccourcir et à s'effacer chez les Theridomyinae ou les Issidoromyinae, lorsque le volume occupé par la couronne des dents hypsodontes augmente, provoquant une surélévation vers le plan sagittal du toit des molaires. Chez *Remys*, ce toit est plutôt plat, comme chez les formes brachyodontes. La cavité sinusaire est vaste chez *Remys*.

La position des forams alvéolaires antérieurs, sous l'arête de bordure interne de la g.i.o., est très postérieure alors qu'elle est médiane à plus antérieure chez les Theridomyinae, Issidoromyinae et Pseudosciurinae que nous avons pu observer.

### *Remys garimondi* THALER, 1966

**Holotype:**  $M^{1-2}$  droite, FS1-82.

**Localité-type:** Fons 1 (Gard), MP 17.

**Autres localités:** Fons 4 (Gard), Malpérié (N.C., Quercy), MP 17 (Eocène supérieur).

**Diagnose:** *Remys* de taille et hypsodontie supérieures à celles de *Remys minimus* (L x l x H du type: 1,38 x 1,34 x 0,95\*). Interruption médiane de l'entolophide constante.

## Description

Il est difficile de juger de l'hypsodontie de la  $M_{1-2}$  inférieure type, celle-ci étant roulée et usée. Son rapport H/L (0,69) est cependant supérieur à celui de la dent type de *Remys minimus* (0,65), alors que celle-ci est très peu usée. De plus, sa taille, supérieure à celles de *Remys minimus* de Robiac et du Bretou, et de même ordre que celle des dents de Fons 4 et Malpérié, incline à considérer *Remys garimondi* comme représentant le même stade évolutif que celui de ces deux dernières localités (fig. 9m-n). *Remys garimondi* de MP 17 serait ainsi le descendant de *Remys minimus* de MP 16.

Les quelques dents de la population de Malpérié montrent une taille et une hypsodontie un peu supérieures à celles du Bretou. L'ectolophe est plus élevé aux molaires supérieures, notamment au niveau du mésostyle. Aux molaires inférieures, l'interruption de l'entolophide est constante sur les dents peu usées.

## Discussion

Thaler attribuait (avec doute) une molaire supérieure de Fons 1 à cette espèce. La morphologie de cette dent est très différente de celle de *Remys minimus*. Le mésolophe est un vrai mésolophe, issu de la pointe antérieure du bras antérieur de l'hypocône, sans liaison avec le métalophe par le biais du métaconule, comme c'est le cas chez *Remys minimus*. Contrairement à cette espèce, le métalophe de la dent de Fons 1 est en contact avec le postérolophe. Enfin, le sinus est plus profond que celui de *Remys*. Sinus et synclinal III communiquent mais, si l'on considère le relief du fond du synclinal III, il apparaît deux rehauts, l'un au niveau de l'endolophe, l'autre, plus marqué, au niveau de la crête longitudinale. Tous ces caractères rapprochent cette dent d'*Elfomys* plutôt que de *Remys*.

### *PAIROMYS* THALER, 1966

**Espèce-type:** *Pairomys crusafonti* THALER, 1966.

**Localité-type:** Colluspina près de San Cugat de Gavadons (Espagne), MP 19 (Eocène terminal).

**Diagnose élargie du genre:** Remyinae hypsodonte différant du genre *Remys* essentiellement par l'absence du bras lingual de l'hypoconide.

### *Pairomys crusafonti* THALER, 1966

**Holotype:** CSP6,  $M_3$  dex. (fig. 10n), Musée de Paléontologie, Sabadell.

**Localité-type et âge:** cf. ci-dessus.

**Diagnose:** cf. celle du genre.

**Mensurations (L x l):**

$M_{1-2}$ : CSP 13: 0,97 x 1,02  
CSP 7: 1,05 x 1,10

M<sub>3</sub> (type): CSP 6: 0,94 x 0,95

M<sup>1-2</sup>: CSP 14: 0,82 x 0,92 (très roulée dans sa moitié antérieure surtout)

### Description

Après avoir réassigné les dents supérieures de San Cugat décrites par Thaler (1966b) et Hartenberger (1973) au genre *Ectropomys*, il ne reste plus, dans le matériel original de *Pairomys crusafonti*, que trois molaires inférieures et une molaire supérieure. Les caractères des molaires inférieures ont été donnés dans la diagnose. L'unique M<sup>1-2</sup>, bien que très endommagée, montre une morphologie voisine de celle de la M<sup>1-2</sup> n° 3 de *Pairomys ibericus* nov. sp. de Mazateron décrit ci-après, avec un sinus quasiment inexistant du fait de la liaison (endolophe) des protocône et hypocône. Elle apparaît également bilophodonte, avec un synclinal central seul bien visible, et un petit îlot d'émail dans le lobe postérieur, réminiscence probable du synclinal IV.

### *Pairomys ibericus* nov. sp.

**Holotype:** MAZ-5, M<sub>1-2</sub> sin. (fig. 10f).

**Localité-type:** Mazateron (Espagne), Eocène supérieur (MP 17?).

**Autres localités:** Miñana (Espagne), Eocène supérieur (MP 17?).

**Diagnose:** diffère de *Pairomys crusafonti* par sa plus grande taille, ainsi que par le développement plus important des synclinides II et IV et le bras postérieur du protoconide plus long.

**Mensurations** (L x l x H; H/L):

Miñana:

M<sup>1-2</sup>: n° 19: 1,27 x 1,38 x 1,27\*; 1,00\*;  
n° 49: 1,22 x 1,71 x 0,95; 0,78  
n° 38: 1,16 x 1,59 x 0,98; 0,85

M<sub>3</sub>: n° 12: 1,40 x 1,32 x 1,27; 0,91

Mazateron:

P<sup>4</sup>: n° 2: 1,30 x 1,59 x 1,50; 1,22

M<sup>1-2</sup>: n° 1: 1,19 x 1,33 x 1,32; 1,11;  
n° 3: 1,19 x 1,57 x 0,95; 0,80

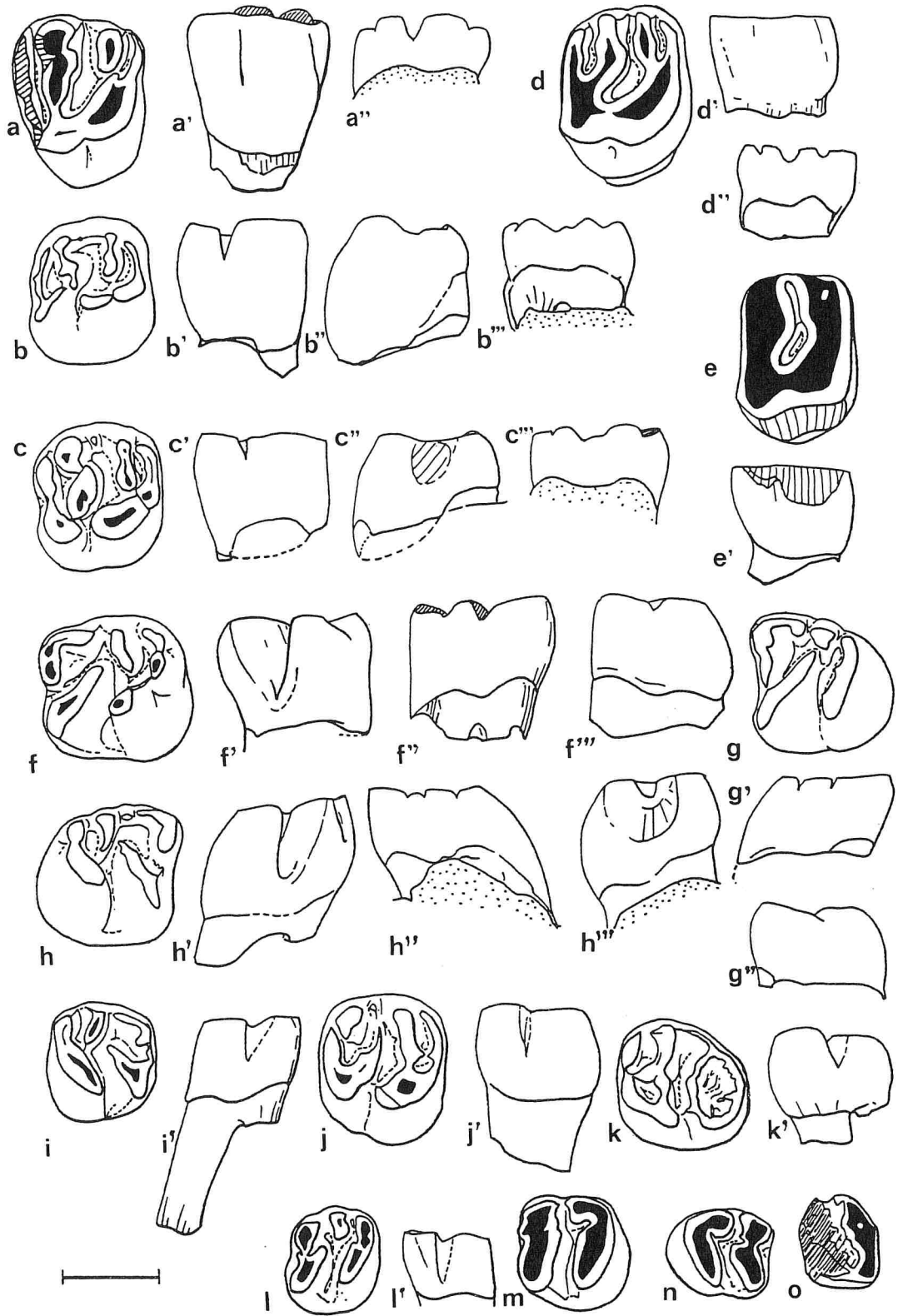
M<sub>1-2</sub>: n° 5: 1,46 x 1,40 x 1,30; 0,94 (type)

M<sub>3</sub>: n° 6: 1,38 x 1,32 x —; —

### Description

• P<sup>4</sup>

Une seule prémolaire supérieure, de Mazateron, montre un schéma très voisin de



celui de la P<sup>4</sup> de *Remys minimus*, sans augmentation de la molarisation. La seule différence notable réside dans l'accroissement très important de la taille, supérieur à l'accroissement de la taille des molaires.

• M<sup>1-2</sup>

La morphologie des deux molaires est voisine de celle de *Pairomys crusafonti*. En dehors de l'hypsodontie et de la taille supérieures à celles de *Remys*, les quelques molaires montrent la disparition du mésolophe et l'accentuation du métaconule. Ceci provoque la quasi disparition du synclinal III. L'ectolophe se développe et l'endolophe s'élève corrélativement à l'accroissement en hauteur de la face interne de la couronne. Ainsi, le synclinal central s'approfondit. Le protolophe s'oriente vers l'avant, pour se connecter avec l'antérolophe, ce qui réduit le synclinal I. La liaison oblique protocône/cingulum antérieur s'allonge et s'épaissit. Le mésostyle est présent ou absent.

• M<sub>1-2</sub>

Une dent très peu usée, de Mazateron, montre une structure encore très voisine de celle des espèces de *Remys*, avec l'hypoconulide renflé, et l'absence de mésolophide. Contrairement aux *Remys*, chez *P. ibericus* nov. sp. le bras lingual de l'hypoconide est absent, comme chez *P. crusafonti*. Par ailleurs l'entolophide s'incurve vers le postérolophide. Les crêtes obliques —protoconide et son bras postérieur d'une part, hypoconide et son bras postérieur d'autre part— s'accentuent. On note un approfondissement du sinuside et du synclinide central, ainsi qu'un relèvement relatif de l'entolophide par rapport à *Remys*.

• M<sub>3</sub>

Les caractères sont ceux de la M<sub>1-2</sub>, avec un fort raccourcissement de l'entolophide qui tend à disparaître, et un effacement de l'hypoconulide à l'extrémité linguale du cingulum postérieur.

***Pairomys* aff. *ibericus* nov. sp.**

(= *Remys* aff. *minimus* HARTENBERGER, in Peláez-Campomanes et al., 1989, 144 f)

Trois dents de Babilafuente (Espagne) ont été attribuées par Peláez-Campomanes

Figure 10.— *Pairomys ibericus* nov. sp., Mazateron (a, b, et e-g), Miñana (c, d et h), a: MAZ 2, P<sup>4</sup> dex., vue occlusale; a': id., vue linguale; a'': id., vue labiale; b: MAZ 1, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; b': id., vue linguale; b'': id., vue antérieure; b''': id., vue labiale; c: MIN 19 M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; c': id., vue linguale; c'': id., vue antérieure; c''': id., vue labiale; d: MIN 38, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; d': id., vue linguale; d'': id., vue labiale; e: MAZ 3, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; e': id., vue linguale; f: MAZ 5, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; f': id., vue linguale; f'': id., vue labiale; f''': id., vue antérieure; g: MAZ 6, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; g': id., vue linguale; g'': id., vue labiale; h: MIN 12, M<sub>1-2</sub> sin.; vue occlusale; h': id., vue labiale; h'': id., vue linguale; h''': id., vue antérieure.

*Pairomys* aff. *ibericus* nov. sp., Babilafuente, i: BF 1 M<sub>1</sub> dex., vue occlusale, i': id., vue labiale; j: BF 6, M<sup>1-2</sup> dex., vue occlusale; j': id., vue linguale; k: BF 2, M<sub>3</sub> sin., vue occlusale; k': id., vue linguale:

*Pairomys crusafonti* THALER, 1966, San Cugat, l: CSP 13, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; l': id., vue labiale; m: CSP 7, M<sub>1-2</sub> sin., vue occlusale; n: CSP 6, M<sub>3</sub> dex., TYPE, vue occlusale; o: CSP 14, M<sup>1-2</sup> sin., vue occlusale. L'échelle représente 1 mm.

*et al. (o.c.)* à *Remys* aff. *minimus*. La molaire inférieure montre cependant le schéma caractéristique de *Pairomys*, c'est-à-dire l'absence du bras lingual de l'hypoconide. La morphologie est plus primitive que celle de *Pairomys ibericus* nov. sp. En effet, l'antérolophide de la molaire inférieure est plus complet, et l'ectolophe de la molaire supérieure moins développé. Ces caractères seraient suffisants pour attribuer ce matériel à une nouvelle espèce. Cependant, compte tenu du faible nombre de dents, qui ne permet pas de connaître la variabilité de cette espèce, nous préférons pour l'instant ne pas créer de nouveau taxon.

Par ailleurs, la position stratigraphique de Babilafuente est mal connue et *Pairomys* aff. *ibericus* nov. sp. en est le seul fossile. La seule certitude que l'on puisse retirer de cette présence, c'est que l'âge du gisement est antérieur à celui de Mazateron et Miñana, qui renferment *Pairomys ibericus* nov. sp. Ces derniers renferment un *Pseudoltinomys* primitif de plus petite taille que *P. mamertensis*, ainsi que *Sciuroides pseudosiderolithicus*, ce qui tendrait à les situer à la fin de l'Eocène moyen, dans la fourchette MP 15–MP 16. L'âge de Babilafuente serait donc plus ancien, MP 14 peut-être.

#### Mensurations (L x l x H):

M <sub>1</sub> :	BF1: 1,02 x 0,93 x 0,83
M <sup>1-2</sup> :	BF6: 1,21 x 1,06 x 0,96
M <sup>3</sup> :	BF2: 1,23 x 1,00 x 0,86

#### DISCUSSION

Les deux genres *Pairomys* et *Remys* montrent une parenté morphologique indéniable qui autorise à les inclure dans la même sous-famille des Remyinae. Ils se différencient essentiellement par un caractère très marquant (absence ou présence du bras lingual de l'hypoconide). Dans chacun des deux genres, on peut constater une évolution morphologique depuis une forme primitive jusqu'à une ou deux formes dérivées.

Dans la lignée *Remys minimus* (MP 16)–*Remys garimondi* (MP 17), on observe une généralisation des ruptures de l'entolophide et de l'antéroconide, ainsi qu'un accroissement de la taille et de l'hypsodontie. Dans le genre *Pairomys*, on peut individualiser deux lignées. La première, menant à *P. ibericus* par accroissement de taille et d'hypsodontie, est documentée probablement à partir de MP 14 jusqu'à MP 16. La deuxième est connue seulement en MP 19 par *Pairomys crusafonti*. Cette dernière montre des caractères encore plus spécialisés que ceux d'*ibericus*, dans le sens de la bilophodontie. Il semble cependant exclu que *Pairomys crusafonti* dérive directement de *Pairomys ibericus* nov. sp., étant donné sa très petite taille. Par contre *Pairomys crusafonti* et *Pairomys ibericus* nov. sp. ont très vraisemblablement une origine commune, très peu éloignée de *Pairomys* aff. *ibericus* de Babilafuente.

Il reste à discuter de l'appartenance au groupe des Remyinae du genre *Bernardia* récemment décrit (Vianey-Liaud, 1991). Dans cette publication, l'appartenance du genre

aux Theridomyidae a été reconnue, mais des incertitudes demeuraient quant à ses relations au niveau subfamilial. Se fondant essentiellement sur la structure des molaires inférieures, l'hypothèse d'une relation avec les Remyinae fut considérée comme la moins mauvaise. Or l'étude de différentes espèces de *Remys* et celle de *Pairomys*, montrant des degrés d'hypsodontie différents, révèle que chez les Remyinae l'accroissement en hauteur de la couronne n'est pas lié à un enfoncement labial du sinus aux dents jugales supérieures, mais à une élévation de l'endoloppe. Il s'agit là d'une apomorphie qui sépare nettement les Remyinae des autres sous-familles des Theridomyidae réalisant des dents hypsodontes. Or, la crête longitudinale de *Bernardia* délimitant le sinus, bien que difficilement observable à cause de sa fugacité, montre que, dans ce genre, hypsodontie et enfoncement labial du sinus sont liés, comme c'est le cas chez les Theridomyinae, Issiodoromyinae ou Columbomyinae. Par ailleurs, l'attachement du métalophe chez *Pairomys ibericus* nov. sp. directement sur l'hypocône individualise l'équivalent d'un vaste synclinal IV, disposition totalement différente de celle que l'on observe chez *Bernardia* et chez tous les autres Theridomyidae, exceptés les plus primitifs (*Pseudosciurinae* et *Protadelomys*), et donc probablement plésiomorphe. De plus, chez *P. ibericus* nov. sp., la disparition du mésolophe ne permet plus la séparation d'un synclinal III et le synclinal médian peut être alors considéré comme une fusion des synclinaux II et III. Chez *Bernardia*, les synclinaux II et III sont bien séparés par le mésolophe, par contre le synclinal IV est quasiment inexistant. En effet, il n'y a pas de métalophe distinct du cingulum postérieur sur l'une des dents (LAV 1505) mais simplement une encoche entre métacône et cingulum postérieur. Sur LAV 1506, on a l'équivalent d'un court synclinal IV superficiel, résultant de la jonction d'un très court métalophe avec le cingulum postérieur. L'hypothèse la plus plausible est de considérer que ce mini-synclinal IV est la trace d'une telle liaison postérieure plus longue chez l'ancêtre de *Bernardia*. Ceci est le cas chez les Theridomyinae, Issiodoromyinae, Oltinomyinae et Columbomyinae. Il est pour l'instant difficile de rattacher *Bernardia* à l'une de ces quatre familles, ce genre présentant des ressemblances et des différences avec chacune d'entre elles. Par exemple, l'absence de crête longitudinale se produit chez les Theridomyinae (*Archaeomys*) et les Issiodoromyinae (*Elfomys*, *Pseudoltinomys*, *Issiodoromys*) mais *Bernardia* en diffère par l'épaisseur et/ou l'obliquité différente des crêtes, l'absence de l'antéroconide et le nombre de racines. Par ailleurs, on ne connaît encore rien de la denture antérieure de *Bernardia*. Dans ces conditions, il convient de laisser ce genre en position *incertae sedis* au sein des Theridomyidae.

Compte tenu de la singularité des prémolaires et dents de lait de *Remys*, l'appartenance des Remyinae aux Theridomyidae n'allait pas de soi, et leur position au sein de la famille était incertaine (Hartenberger 1971a, 1973). La découverte de restes crâniens et mandibulaires au Bretou (Hartenberger, 1988) a apporté quelques arguments supplémentaires pour leur inclusion au sein des Theridomyidae. Cependant, l'alliance de la sciurognathie à l'hystricomorphie, constatée alors chez *Remys*, n'est pas l'apanage de cette seule famille. L'évaluation approfondie des caractères dentaires spécifiques des Theridomyidae peut permettre d'aller plus loin dans la recherche des parentés des Remyinae.

Afin de repérer ces caractères propres aux Theridomyidae, nous avons établi un synopsis des schémas dentaires des différentes sous-familles (fig. 11). A la suite de cela nous avons d'abord comparé ces schémas à ceux de formes supposées hystricomorphes

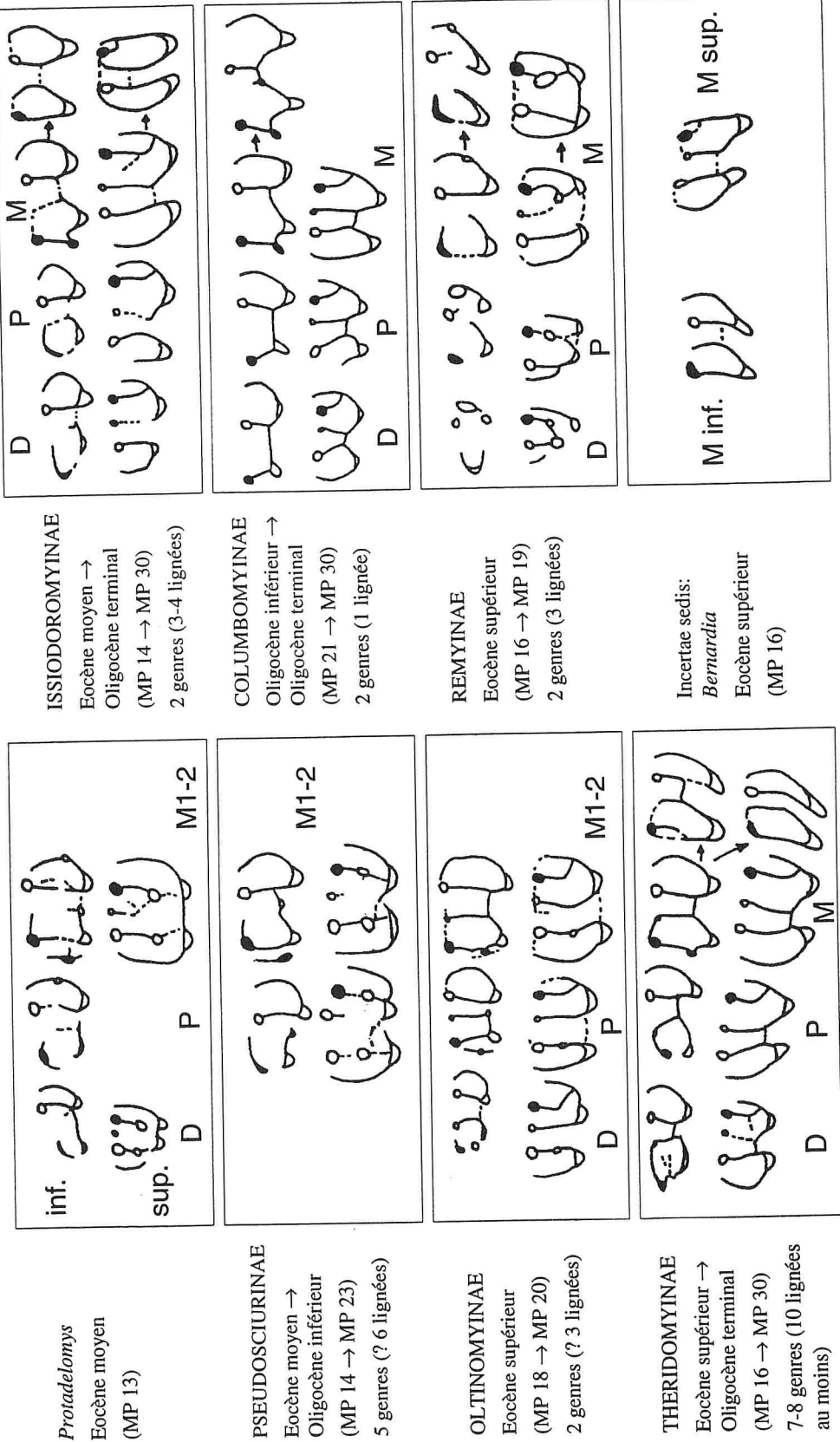


Figure 11.— Représentation schématique des plans dentaires des différentes sous-familles de Theridomyidae. Pour chacune, ce sont les schémas les plus primitifs qui sont figurés. Deux schémas dérivés sont donnés en sus pour la molaires inférieure de Theridomyinae. Un schéma dérivé est donné en sus pour la molaire inférieure et un pour la molaire supérieure des Issiodromyinae et des Remyinae. Pour les Columbomyinae un schéma dérivé est fourni pour la molaire inférieure seulement. Dans chaque cartouche, les dents inférieures sont en haut, les dents supérieures sont en bas. Les flèches se dirigent du schéma primitif vers le (ou les) schéma(s) dérivé(s).  
D = dents de lait; P = prémolaires; M, M1-2 = molaires.

et sciurognathes de l'Eocène, les Chapattimyidae asiatiques et les Anomaluridae nord-africains.

Les molaires supérieures des Theridomyidae s'individualisent et se distinguent des Chapattimyidae par 1) la réalisation précoce de la pentalophodontie, même si le mésolophe est parfois peu développé; 2) la liaison constante du métalophe sur au minimum le centre de l'hypocône voire sur le cingulum postérieur; 3) l'individualisation des protocône et hypocône. La région antérieure des molaires inférieures des Theridomyidae est fondamentalement différente de celle des Chapattimyidae anciens. Chez ces derniers un vestige de trigonide, un peu plus élevé que le talonide, est bordé postérieurement par un bras postérieur du protoconide de direction transverse qui tend à rejoindre le métaconide, pour constituer un métalophide. La crête longitudinale située plus bas à la même hauteur que l'ensemble des crêtes du talonide (postérolophide, entolophide) bute sur le flanc du protoconide; elle s'interrompt là, et ne rejoint pas le niveau de la surface du protoconide et de son bras postérieur transverse. Chez les Theridomyidae, le bras postérieur du protoconide est oblique et dirigé très postérieurement; il a la même élévation, avec le protoconide, que les crêtes du talonide (notamment, le postérolophide et, éventuellement, l'entolophide). L'interruption de la crête longitudinale (lorsqu'elle est individualisée) se situe toujours en avant de l'hypoconide et non du côté du protoconide. Lorsqu'il existe, le mésolophide est lié à la terminaison de cette crête oblique pour former un "mésolophide complexe, anguleux" (Vianey-Liaud, 1991). L'entolophide (= hypolophide) est très généralement rectiligne, ou présente une faible indentation à la jonction avec la crête longitudinale. L'hypoconulide est très réduit chez *Protadelomys*, à absent chez les autres genres. L'antéroconide, de petite taille, en position médiane à légèrement décalée labialement, est présent chez toutes les formes primitives de Theridomyidae. Il ne s'agit pas bien sûr d'un antéroconide proéminent, et dérivé, comme celui que l'on observe sur la M<sub>1</sub> des Cricetidae ou des Muridae, mais d'un petit conule antérieur, individualisé sur, ou à la place du cingulum antérieur. Il s'agit donc à ce titre probablement d'une structure primitive.

Les Anomaluridae des Nementchas montrent des spécialisations particulières (Jaeger *et al.*, 1985; Vianey-Liaud, 1991), auxquelles il faut ajouter l'interruption entre le protoconide et la crête occupant la position du bras postérieur oblique de ce protoconide chez les Theridomyidae, qui semblent les éloigner d'une parenté étroite avec cette famille.

Comment se situent les Remyinae dans ce contexte? Sans nul doute ils présentent les quelques caractères spécifiques des Theridomyidae que nous avons pu dégager. *Remys* a des molaires supérieures pentalophodontes, avec le métalophe s'attachant sur l'hypocône, qui est nettement distinct du protocône. Le bras postérieur du protoconide est développé obliquement vers l'arrière au même niveau de hauteur que le postérolophide. L'entolophide est rectiligne. Dans ce cadre, les Remyinae s'intègrent bien au sein des Theridomyidae. Le plan dentaire des dents supérieures de *Remys* est peu différent de celui de *Protadelomys*. Ils diffèrent par deux spécialisations: la lophodontie, et la perte du protoconule chez *Remys*. Par contre, les dents de lait et prémolaires supérieures de *Remys* conservent deux caractères plus primitifs tels la position linguale de l'hypocône et la liaison du métaconule avec le protocône. On note

également un décalage dans l'acquisition de spécialisations ou la conservation de structures primitives aux dents inférieures. La simplification du lobe antérieur chez *Remys* s'accompagne de la préservation de petites  $P_4$  et  $D_4$  et d'un gros hypoconulide relativement à *Protadelomys*. Ce dernier montre un lobe antérieur plus primitif, avec un antéroconide nettement marqué, en position plutôt linguale.

## ORIGINE DES THERIDOMYIDAE

Si l'on ajoute la mosaïque des caractères primitifs relevés chez *Remys* et *Protadelomys*, le groupe ancestral des Theridomyidae devait montrer de petites prémolaires et dents de laits non molariformes, avec protoconule, métaconule et hypocône lingual pour les supérieures, et avec un hypoconulide pour les inférieures. Les molaires supérieures se caractériseraient, en plus, par le rapprochement des protocône et hypocône, liés par un endolophe bas, par un mésotyle développé, et une liaison du métaconule avec l'avant de l'hypocône. Les molaires inférieures devaient montrer un cingulum antérieur avec renflement submédian à légèrement lingual, et au moins une ébauche d'un bras postérieur oblique du protoconide partant d'un protoconide surélevé par rapport au talonide.

Comme nous l'avons vu, sur certains points (prémolaires et dents de lait), *Remys* présente des caractères plus primitifs que *Protadelomys*. Les deux rameaux donnant naissance à ces deux genres ont du se séparer très tôt, au début de l'Eocène moyen ou à la fin de l'Eocène inférieur. *Protadelomys* peut être considéré comme un ancêtre plausible pour certaines des sous-familles de Theridomyidae (Sciuroidinae, Pseudosciurinae, Theridomyinae, éventuellement Oltinomyinae). Pour d'autres sous-familles, les formes ancestrales et les aires de différenciation sont encore hypothétiques. Les Issiodoromyinae, avec *Elfomys*, sont à peine plus récents que *Protadelomys*, individualisés dès MP 14 en France (Hartenberger, 1990). Et que dire des Columbo-myinae avec *Sciurromys*, Theridomyidae spécialisé qui apparaît tel que au moment de l'immigration Oligocène de la Grande Coupure (MP 21)? Ainsi qu'il a déjà été discuté (Hartenberger, 1990; Vianey-Liaud, 1991), la possibilité d'aire de différenciation particulières des Theridomyidae en sus (ou au sein) de l'Europe Occidentale est une éventualité non négligeable. L'arrivée possible des *Elfomys*, mais plus probable des *Remys*, *Bernardia* et *Sciurromys*, à diverses époques représenterait le résultat d'immigrations successives à partir de ce (ces) territoire(s) encore indéterminé(s).

Si l'on cherche dans l'Eocène inférieur les groupes actuellement connus dont le plan dentaire se rapprocherait de l'archétype des Theridomyidae le choix n'est pas très large. Les Cocomyidae asiatiques ne montrent ni antéroconide, ni structure annonçant le développement vers l'arrière du bras postérieur du protoconide. Si les plus anciens Chapattimyidae montrent des caractères voisins de ce schéma primitif pour les dents antérieures ou pour l'hypoconulide, leurs molaires inférieures ne présentent pas trace de bras oblique postérieur du protoconide, ni de l'antéroconide tels qu'on les connaît chez les Theridomyidae. Ou bien l'antéroconide a déjà disparu chez les Chapattimyidae et les deux familles peuvent avoir un ancêtre commun qui en était pourvu dans l'Eocène

inférieur. L'aspect primitif du vestige de trigonide des Chapattimyidae ne plaide pas en faveur de cette hypothèse. Ils pourraient aussi avoir un ancêtre commun dépourvu d'un tel antéroconide, et son acquisition serait alors une apomorphie des Theridomyidae; ou bien ils sont issus de rameaux totalement indépendants. Par contre, les Ischyromyidae nord-américains et européens montrent un schéma dentaire plus adéquat avec leur couronne relativement basse et, pour les molaires inférieures, un renflement au niveau de l'antéroconide, et parfois aussi au niveau de l'hypoconulide, ainsi que le développement de la crête oblique du protoconide. Si les prémolaires des Ischyromyidae sont relativement longues en général, il faut noter que certaines espèces des genres *Apatosciurus* ou *Microparamys* par exemple, sont pourvues de petites prémolaires. L'hypothèse d'une origine des Theridomyidae à partir de certains Paramyidae envisagée il y a longtemps (Michaux, 1968; Hartenberger, 1971b) retrouverait ainsi une nouvelle jeunesse.

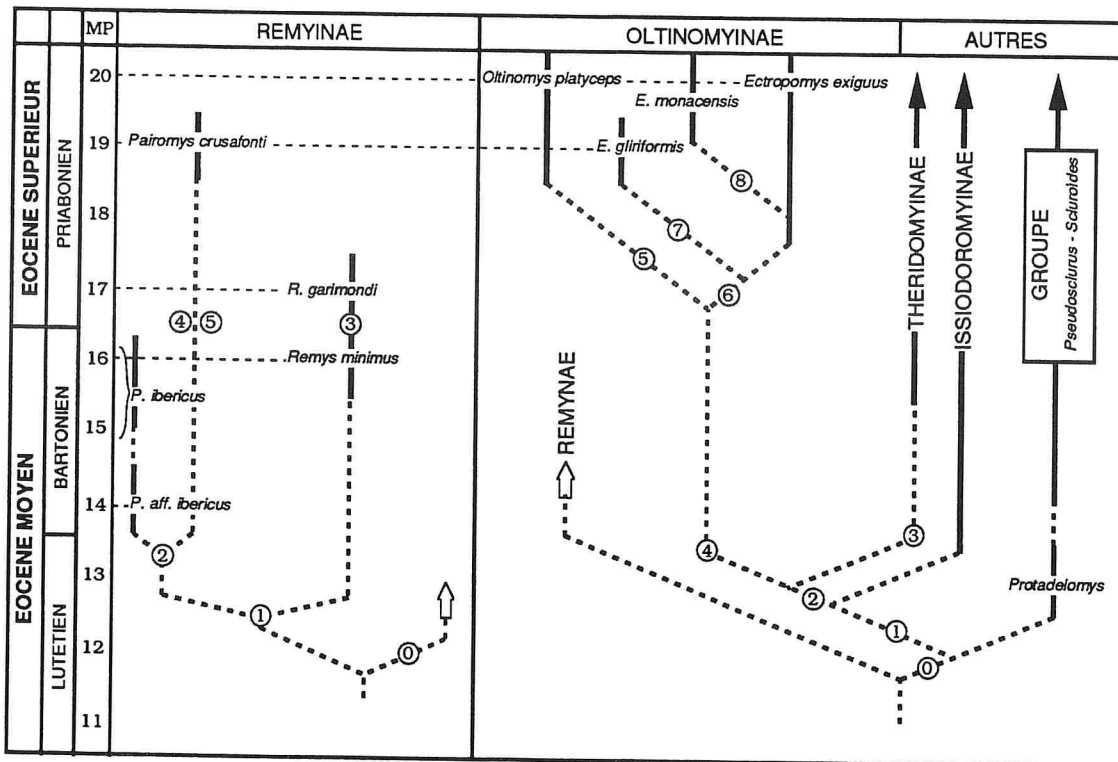


Figure 12.— Relations phylétiques supposées entre les différentes espèces de Remyinae d'une part, et d'Oltinomyinae d'autre part. Rapports entre ces deux sous-familles et les autres Theridomyidae éocènes. Quelques caractères permettant d'individualiser les différents rameaux sont indiqués par les numéros suivants:

Remyinae: 0 = perte de l'hypoconulide des prémolaires et dents de lait; la flèche renvoie à la partie droite de la figure; 1 = entolophide complet; 2 = perte du bras lingual de l'hypoconide; 3 = entolophide et antérolophide interrompus; 4 = bilophodontie; 5 = petite taille.

Oltinomyinae et autres sous-familles: 0 = perte de l'hypoconulide des prémolaires et dents de lait; 1 = connexion métalophe-postérolophe; 2 = développement du mésolophide; 3 = développement des prémolaires et de la crête longitudinale; 4 = antésinuside et antérosynclinide; 5 = grande taille; 6 = élévation du mésolophe, endolophe moyennement élevé; 7 = accroissement notable de la taille; 8 = diminution de taille, perte de l'antérosynclinide; élévation des ectolophe et endolophe.

Il faut à présent faire une mention spéciale au matériel du gisement Eocène moyen de Santa Clara en Espagne (Peláez-Campomanes *et al.*, 1989), et rapporté par ses auteurs aux cf. Chapattimyidae (*o.c.*, pl. 1, fig. 1 à 6). Ces quelques dents peuvent elles être considérées dans la discussion sur les ancêtres possibles des Theridomyidae? Les molaires inférieures montrent soit un antéroconide, soit un antésinuside, ainsi qu'un bras oblique postérieur du protoconide relié à la crête longitudinale sans interruption, bras oblique et crête longitudinale étant de même élévation. Bien sûr, ces molaires inférieures ont un hypoconulide bien développé et les molaires supérieures montrent un hypocône décalé lingualement par rapport au protocône alors que la liaison du métaconule avec l'hypocône n'est pas réalisée.

Les caractères des molaires inférieures plaideraient ainsi pour un rapprochement des dents de Santa Clara du groupe ancestral des Theridomyidae. Ce groupe est-il issu des Ischyromyidae ou bien des Chapattimyidae? Les caractères du trigonide (antéroconide, bras oblique postérieur du protoconide, élévation égale des crêtes) plutôt spécialisés, penchent vers les premiers, les caractéristiques du métalophe et de l'hypocône (primitifs) et de l'hypoconulide (bien renflé = dérivé?) rappellent plutôt les seconds.

Le matériel actuellement connu est trop peu abondant pour trancher. Par ailleurs, si l'hypothèse Chapattimyidae était retenue, il faudrait argumenter de façon convaincante les épisodes d'échanges continentaux entre la péninsule ibérique et l'Asie à l'Eocène inférieur. Pour l'instant, les faunes éocènes européennes ne montrent pas trace de tels échanges, pas plus que les rares faunes d'Afrique du Nord (Vianey-Liaud *et al.*, 1994). Ce qui semble probable, c'est que la péninsule ibérique constitue bien une de ces aires de différenciation des Theridomyidae, et que les dents de Santa Clara sont parmi les plus anciens (Eocène inférieur) proches parents du groupe ancestral des Theridomyidae.

## CONCLUSION

A la suite de la présente étude, il apparaît clairement que les deux sous-familles des Remyinae et des Oltinomyinae constituent chacune un groupe très homogène. Elles appartiennent indubitablement à l'ensemble des Theridomyidae, mais en représentent deux rameaux aux tendances évolutives différentes. Paradoxalement si l'on se réfère à ce qui se passe dans la nature où les barrières favorisent la ségrégation des espèces, on doit à l'existence d'obstacles de divers ordres entre les différents auteurs, le croisement incongru de ces deux ensembles taxonomiques dans la littérature paléontologique. La concentration de nos efforts sur les données fondamentales, c'est à dire la consultation directe des fossiles originaux, et la découverte de nouveaux fossiles, ont permis de dissiper rapidement les malentendus. La figure 12 résume les hypothèses phylogénétiques proposées ici, au sein de chacune des sous-familles et montre la séparation précoce des Remyinae de l'ensemble des autres Theridomyidae. La réévaluation des caractères morphologiques dentaires des Theridomyidae a permis de consolider la position des Remyinae au sein de cette famille et, en même temps,

d'apporter quelques éléments sur le stock ancestral de l'ensemble du groupe. La trace probable d'immigrations successives depuis l'Eocène moyen jusqu'au début de l'Oligocène témoigne de l'existence d'autres aires de différenciation des Theridomyidae, sur un territoire plus vaste que leur territoire d'Europe Occidentale actuellement connu. Les quelques spécimens de l'Eocène inférieur de Santa Clara (Espagne) pourraient représenter les vestiges les plus anciens de ce stock, et indiquer l'importance de la péninsule ibérique comme aire de différenciation des Theridomyidae. Les données sont encore trop partielles et les fossiles trop peu nombreux pour actuellement décider si l'origine du groupe souche des Theridomyidae se situe parmi les Ischyromyidae ou au sein des Chapattimyidae.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANADON, P., VIANEY-LIAUD, M., CABRERA, L. & HARTENBERGER, J.-L., 1987. — Gisements à vertébrés du Paléogène de la zone orientale du bassin de l'Ebre et leur apport à la stratigraphie. *Paleontologia i Evolució*, Sabadell, 21: 117-131.
- BOSMA, A.A. & SCHMIDT-KITTLER, N., 1972.— *Ectropomys exiguus* n. gen., n. sp., member of the Oltinomyinae n. subfam. (Theridomyidae, Rodentia), from Paleogene deposits of the Isle of Wight (England) and southern Germany. *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., Proc. B*, Amsterdam, 75 (3): 181-192.
- BRUIJN, H. de, SONDAAR, P.Y. & SANDERS, A.C., 1979. — On a new species of *Pseudoltinomys* (Theridomyidae, Rodentia) from the Paleogene of Mallorca. *Proceed. Koninkl. Neder. Akad. Wetensch., Proc. B*, Amsterdam, 82 (1): 1-10.
- FILHOL, H., 1877. — Recherches sur les phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Ann. Soc. géol. France*, Paris, 8 (1): 1-340, 18 pl.
- HARTENBERGER, J.-L., 1971a. — La systématique des Theridomyoidea (Rodentia). *C. r. Acad. Sci. Paris*, (D), 273: 1917-1920.
- HARTENBERGER, J.-L. 1971b. — Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 4 (4): 98-135, 5 pl.
- HARTENBERGER, J.-L., 1973. — Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mém. Soc. géol. France*, Paris, n.s., 52 (1-5): 1-76, 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*, A, 205 (1-6): 103-112.
- HARTENBERGER, J.-L., 1990. — L'origine des Theridomyoidea (Mammalia, Rodentia): données nouvelles et hypothèses. *C. r. Acad. Sci.*, Paris, (2), 311: 1017-1023.
- JAEGER, J.-J., DENYS, C. & COIFFAIT, B., 1985. — New Phiomorpha and Anomaluridae from the Late Eocene of North-West Africa: phylogenetic implications. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis.*, NATO ASI series, A92. 567-588, Plenum Press, New York.
- MICHAUX, J., 1968. — Les Paramyidae (Rodentia) de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 1 (4): 135-193, 10 pl.
- PELÁEZ-CAMPOMANES, P., DE LA PEÑA, A. & LOPEZ-MARTINEZ, N., 1989. — Primeras faunas de micromamíferos del Paleogeno de la Cuenca del Duero. *Studia Geologica Salmanticensis*, 5: 135-

157, 3 pl.

- STEHLIN, H.G. & SCHAUB, S., 1951. — Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. *Schweiz. paläont. Abh.*, 67: 1-385.
- THALER, L. 1966a. — Les rongeurs fossiles du Bas Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, C, 17: 1-295, 27 pl.
- THALER, L., 1966b. — *Pairomys crusafonti* nov. gen., nov. sp., rongeur énigmatique de l'Oligocène inférieur d'Espagne. *C. r. som. Soc. géol. France*, Paris, 4: 164.
- VIANEY-LIAUD, M., 1974. — Les rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 6 (3-4): 197-241, 1 pl.
- VIANEY-LIAUD, M., 1991. — Un Theridomyidae (Mammalia, Rodentia) très hypsodonte dans l'Eocène supérieur (MP 16) du Quercy. Nouvel apport à l'évolution biogéographique des Theridomyoidea. *Geobios*, Lyon, Mém. spéc. 13: 79-88.
- VIANEY-LIAUD, M. & RINGEADE, M., 1993. — La radiation des Theridomyidae (Rodentia) hypsodontes à l'Eocène supérieur. *Geobios*, Lyon, 26: 455-495.
- VIANEY-LIAUD, M., JAEGER, J.-J., HARTENBERGER, J.-L. & MAHBOUBI, M., 1994. — Les rongeurs de l'Eocène d'Afrique Nord-Occidentale [Glib Zegdou (Algérie) et Chambi (Tunisie)]. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 23: 93-118.

Publication URA 327 n°94-021