

NOUVELLES ESPECES DE *DENDROMUS* (RONGEURS, MUROIDEA)
À LANGEBAANWEG (PLIOCENE, AFRIQUE DU SUD)
CONSEQUENCES STRATIGRAPHIQUES ET PALEOECOLOGIQUES

par

Christiane DENYS *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Summary	154
Introduction	154
Contexte faunique et stratigraphique – Travaux antérieurs	155
Matériel et méthodes	157
Etude systématique	158
<i>Dendromus darti</i> nov. sp.	159
<i>Dendromus averyi</i> nov. sp.	163
Comparaison avec les <i>Dendromus</i> actuels de la région du Cap	164
Comparaison de <i>D. darti</i> avec <i>D. averyi</i>	164
Comparaison avec les espèces actuelles du Cap	164
Comparaison <i>D. melanotis</i> - <i>D. darti</i>	165
Comparaison <i>D. mesomelas</i> - <i>D. averyi</i>	165
Comparaison avec les <i>Dendromus</i> fossiles d'Afrique du Sud et de l'Est	167
Comparaison avec <i>Dendromus</i> des sites de Makapansgat et Sterkfontein	167
Makapansgat	167
Sterkfontein Type Site	168
Comparaison avec <i>Dendromus</i> sp. de Laetoli	168
Tendances évolutives dans le genre <i>Dendromus</i> – Implications stratigraphiques	169
Implications paléoécologiques	170
Conclusion	171
Remerciements	172
Références bibliographiques	172
Légende de la planche	176

* URA 327 CNRS, Lab. Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution, Case courrier 64, Université Montpellier II, Pl. E. Bataillon, 34095 Montpellier cédex 5, France.

Mots-clés: Dendromurinae, Rongeurs, Afrique du Sud, Pliocène, Stratigraphie, Paléoécologie.

Key-words: Dendromurinae, Rodents, South Africa, Pliocene, Stratigraphy, Paleoecology.

RESUME

Deux nouvelles espèces de *Dendromus* (rongeurs, Muroidea) sont décrites du site pliocène de Langebaanweg en Afrique du Sud. La première espèce *D. darti* nov. sp. est bunodonte et son équivalent le plus proche serait l'actuel *D. melanotis* du Cap; *D. averyi* nov. sp. est plus lophodonte et se rapproche des *D. mesomelas* actuels. Comparés à *Dendromus* sp. de Laetoli (Pliocène, Tanzanie) ils montrent tous deux des degrés évolutifs plus primitifs. Ceci confirme que l'âge de Langebaanweg est nettement plus ancien que Laetoli (niveau des Laetolil Beds, 3,7 Ma) et la parenté de certains rongeurs ainsi que l'existence d'espèces communes avec les niveaux les plus anciens de Makapansgat implique un âge compris entre 4 et 5 Ma. A Langebaanweg, l'association *Dendromus-Mystromys* indiquerait un milieu de "grassland" avec des passées de forêt claire, voire des marécages.

SUMMARY

New *Dendromus* species (Rodentia, Muroidea) from Langebaanweg (Pliocene, South Africa). Stratigraphical and paleoecological consequences. Two new species of *Dendromus* are described from the Langebaanweg site which precises the evolutionary trend among this genus in South Africa and gives further paleoenvironmental indications. Two evolutionary stages are described: *D. darti* nov. sp. shows low-crowned molars with bunodont cusps and its more closest relative would be *D. melanotis* from the Cape region. On the contrary, *D. averyi* nov. sp. is more lophodont and is better related with the modern *D. melanotis*. Both species are at a less evolved stage than the *Dendromus* sp. from Laetolil Beds at Laetoli. The Langebaanweg deposits cannot still be dated by biostratigraphy but they clearly cannot be older than the basis of Pliocene times. The association of *Dendromus* and *Mystromys* in the same levels indicates a grassland environment with woodland patches as well as probable swamps.

INTRODUCTION

La systématique des rongeurs des sites plio-pléistocènes d'Afrique de l'Est commence à être bien connue alors que ce n'est pas encore le cas pour les sites d'Afrique du Sud qui ont pourtant livré d'impressionnantes quantités de rongeurs fossiles (Denys 1990c). Parmi ces derniers, le très riche gisement de Langebaanweg (Afrique du Sud, région du Cap) a livré plus de 2 000 restes crânio-dentaires identifiés de rongeurs. L'intérêt de ce site réside dans son âge ancien, puisqu'il est estimé entre 4,5 et 6 Ma selon Hendey (1981). C'est également l'un des rares gisements néogènes d'Afrique à avoir livré des dépôts marins et continentaux intercalés.

L'étude systématique de quelques uns des rongeurs de ce site est en cours, elle a déjà permis de décrire plusieurs espèces nouvelles, dont les plus anciens représentants de plusieurs genres modernes de la région du Cap (Denys 1990a, b, 1991, sous presse). L'étude préliminaire de la représentation des différentes familles de rongeurs a permis également de donner quelques conclusions concernant la paléoécologie et la paléobiogéographie de ce site (Denys 1990c). Par contre, peu de précisions concernant l'âge relatif de ce site n'ont pu être tirées de l'étude des rongeurs, faute d'éléments de comparaison avec des sites bien datés, notamment ceux de l'Afrique orientale.

En effet, jusqu'à présent aucune des nouvelles espèces de rongeurs décrites à Langebaanweg ne montrait de relations phylogénétiques précises avec une espèce quelconque des sites bien connus d'Afrique orientale. Or, pour la première fois, il semble que le genre *Dendromus*, qui est caractérisé par des espèces actuelles à grande répartition géographique, soit représenté à la fois à Laetoli (Pliocène moyen, Tanzanie) et à Langebaanweg.

La description des dents et l'interprétation des relations de parenté des molaires de Langebaanweg attribuées au genre *Dendromus* devrait donc permettre de préciser l'âge de ce site.

En même temps, la présence de représentant du genre *Dendromus* présente un intérêt pour la reconstitution paléoenvironnementale.

CONTEXTE FAUNIQUE ET STRATIGRAPHIQUE TRAVAUX ANTERIEURS

Situé dans la région du Cap (Afrique du Sud), le site de Langebaanweg a livré le plus riche assemblage de vertébrés terrestres et marins encadrant la limite mio-pliocène pour l'Afrique du Sud. La plupart des restes fossiles ainsi que la stratigraphie du gisement ont été décrits dans une monographie consacrée au site par Henzey (1981). Les dépôts fossilifères sont intercalés dans la "Varswater Formation" selon Dingle *et al* (1983) et proviennent plus particulièrement d'une zone appelée 'E' Quarry. La succession que l'on trouve à 'E' Quarry est subdivisée en trois unités lithologiques. A la base, le Gravel Member (GM) daté du Miocène terminal, puis viennent le "Quartzose Sand Member" (noté QSM), et le "Pelletal Phosphorit Member" (PPM). Constitués de sables et de graviers riches en phosphates, ces dépôts d'origine fluviatile ont livré un grand nombre de rongeurs associés à des grands mammifères.

Les dépôts du PPM seraient un peu plus récents que ceux de QSM, mais la présence de remaniements n'est pas exclue d'autant que les fossiles proviennent de poches phosphatées dont les relations avec le reste de la stratigraphie ne sont pas clairement établies (Henzey 1981). Selon ce dernier auteur (*o.c.*: 32), les membres QSM et PPM représentent des unités lithostratigraphiques et non chronostratigraphiques. L'intervalle de temps entre les deux niveaux n'est pas connu, d'après le degré évolutif des faunes il serait assez court selon Henzey (1981).

Le sommet de la Varswater Formation est recouvert par des calcaires marins qui ont été interprétés comme représentant la grande transgression de la base du Pliocène (Dingle *et al.* 1983). Cependant, la corrélation avec ce dernier épisode n'est pas certaine en raison de l'existence de plusieurs lignes de rivage ne correspondant pas avec des changements plus globaux du niveau des mers. Cependant, d'après les faunes et les correspondances avec les cycles marins, il semblerait, que les dépôts de QSM et de PPM datent de la phase la plus précoce de la transgression pliocène (Henzey 1981).

La liste faunique des 230 taxons (vertébrés et invertébrés) décrits dans les niveaux de la Varswater formation est donnée par Henzey (1981). Une bonne partie des grands

mammifères sont endémiques de la région du Cap et ne permettent pas de faire des corrélations avec d'autres gisements (Hendey 1981, Pickford 1988). De plus, beaucoup de groupes de mammifères n'ont pas encore fait l'objet de travaux de systématique approfondis. Les restes polliniques (Coetze, non publié) et certains oiseaux de la famille des passereaux indiquent que la végétation sclérophyle (fynbos) qui caractérise actuellement la région du Cap était déjà installée (McLachlan & Liversidge 1978). Les carnivores ont été étudiés par Hendey (1972, 1977, 1978a, b, 1980), De Muizon & Hendey (1980). Hooijer (1972, 1976) a étudié les périssodactyles de Langebaanweg. Pour les carnivores qui comprennent un mélange d'endémiques et d'éléments asiatiques, Hendey conclut qu'ils indiquent un âge autour de 4-5 Ma. Les Giraffidae ont été étudiés par Harris (1976) et Churcher (1978). Les proboscidiens n'ont pas été tous étudiés, mais Maglio & Hendey (1970), Coppens *et al.* (1978) donnent quelques résultats préliminaires. Dans le cas des Bovidae, Gentry (1974, 1978, 1980) conclut à un âge d'environ 6 Ma. Pour Thomas (1980), les Bovidae de Lukeino (environ 6 Ma, Kenya) ne paraissent pas plus proches de ceux de Lothagam (8-6 Ma, Kenya) que de ceux de Langebaanweg. Il rejette l'hypothèse d'une ancienneté supérieure à 6 Ma pour Langebaanweg en raison de l'existence dans ce site de Bovidae modernes, de la ressemblance des gazelles avec celles de Makapansgat et de l'allure plus moderne des Reduncinae. Les suidés de Langebaanweg indiquent que le site de Langebaanweg est plus ancien que Makapansgat (Afrique du Sud) (Harris & White 1979). Selon ces derniers auteurs, Langebaanweg serait contemporain des sites est-africains de Ekora, Lothagam I et plus ancien que Kanapoi (environ 4 Ma selon Behrensmeyer, 1976). Enfin, les suidés de Lukeino seraient à un stade évolutif plus primitif que ceux de Langebaanweg (Harris & White 1979).

Les interprétations paléoécologiques et paléobiogéographiques tirées de l'étude des faunes de vertébrés sont dues à Hendey (1981). Le climat était déjà devenu tempéré et la végétation était déjà constituée de savane à forêt claire et hautes herbes. Le fynbos (sorte de maquis caractéristique actuellement de la végétation du Cap) se développait pour la première fois.

Un changement dans les proportions de divers taxons de Bovidae semble se produire entre QSM et PPM, il a été interprété en termes de dégradation climatique (passage à un milieu plus ouvert de QSM à PPM) par Hendey (1981). Selon cet auteur, un biais taphonomique ne peut être exclu, la rivière ayant pu avoir un effet important sur la composition de l'assemblage du Bed PPM 3AS.

En ce qui concerne les rongeurs, Pocock (1974) a signalé initialement la présence de *Mus* sp. à Langebaanweg QSM. Cette détermination a été corrigée en *Acomys* sp. (Pocock 1987). En 1976, ce dernier auteur fournit la première liste faunique de rongeurs de Langebaanweg uniquement pour les faunes du QSM. Celles-ci lui avaient permis de décrire un nouveau taxon qu'il supposait être l'intermédiaire entre Murinae et Otomyinae: *Euryotomys pelomyoides*. Denys *et al.* (1987) ont révisé ce taxon et ont conclu à une possible évolution parallèle de ce muridé avec les Otomyinae. Dans la description des faunes plio-pléistocènes des grottes à australopithèques, Pocock (1987) crée le genre *Stenodontomys* pour des spécimens attribués initialement à des petits Cricetidae du genre *Mystromys* (*M. darti* LAVOCAT) et les place dans la sous-famille des Petromyscinae. Selon cet auteur, *Stenodontomys darti* ne se trouve qu'à

Makapansgat (niveaux MRCIS) tandis qu'à Langebaanweg on trouve une espèce différente: *Stenodontomys saldanhae*.

En reprenant l'étude de tous les restes de Langebaanweg j'ai pu décrire les faunes des unités QSM et PPM 3AS et 3AN. Ces assemblages ont livré les plus vieux représentants actuellement connus d'*Aethomys*, d'*Acomys* (Denys 1990a, b), de *Mystromys* (Denys 1991), de *Bathyergus*, et de *Cryptomys* (Denys sous presse). Certaines des espèces décrites sont assez proches des formes actuelles d'Afrique australe, notamment pour *Acomys mabele* DENYS, 1990 et pour *Aethomys modernis* DENYS, 1990. Denys (1990c) décrit deux lignées de *Mystromys* dont une menant à *M. hausleitneri*. Ce dernier est très abondant dans tous les sites plio-pléistocènes des grottes à australopithèques d'Afrique du Sud. La présence à Langebaanweg d'au moins 10 genres modernes de la région du Cap permet de conclure à l'endémisme ancien de cette région (Denys 1990c). De plus, la présence de genres modernes, l'existence d'au moins deux taxons communs avec les niveaux les plus anciens de Makapansgat abondent dans le sens des conclusions de Thomas (1980) concernant l'âge assez récent des faunes de Langebaanweg (entre 4 et 5 Ma). Une petite variation dans les proportions des familles de rongeurs entre QSM et PPM 3AS a été mise en évidence. Elle pourrait trahir des conditions environnementales légèrement plus fermées au PPM 3AS qu'au QSM à moins qu'elle ne reflète une différence d'origine taphonomique (Denys 1990c), et notamment l'existence d'un tri par l'eau lors du dépôt des fossiles, voire même des remaniements.

MATERIEL ET METHODES

Les rongeurs étudiés dans ce travail proviennent à la fois du Quartzose Sand Member et du Pelletal Phosphorit Member (QSM et PPM). Le Pelletal Phosphorit Member est constitué de deux assemblages: PPM 3AN et PPM 3AS. Ce sont deux chenaux fluviaux étroits qui témoignent des méandres de la paléorivière de Langebaanweg.

Les rongeurs de Langebaanweg ont été prêtés par le Dr. Q.B. Hendey. Ils appartiennent aux collections de Paléontologie du South African Museum du Cap.

La nomenclature utilisée pour décrire les molaires de Dendromurinae est empruntée à Denys *et al.* (1992). La classification adoptée pour les Muroidea est celle de Carleton & Musser (1984).

Les sites ayant livré du matériel de comparaison sont appelés par les abréviations habituelles qui figurent dans la littérature:

Makapansgat (3,7 à 2,5 Ma):	MRCIS: Rodent Corner in situ EXQRM: Exit Quarry Red Mud MLWD: Limework Dumps
Sterkfontein (2,5-1 Ma):	Sterkfontein Type Site (STS) Sterkfontein Extension Site (SE).

Le matériel de comparaison actuel provient soit du Transvaal Museum (abréviation: TM), soit du South African Museum (SAM), soit du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN).

ETUDE SYSTEMATIQUE

Super-famille **MUROIDEA** MILLER & GIDLEY 1918

Sous-famille **DENDROMURINAE** ALSTON, 1876

Genre **DENDROMUS** SMITH, 1829

Le genre *Dendromus* fait partie de la sous-famille des dendromurins, muroïdes d'Afrique tropicale, caractérisés par leur petite taille et leur capacité à grimper sur les arbres ou les hautes herbes de la savane. Ces rongeurs sont pour certains caractérisés par un régime alimentaire à dominante insectivore. Du point de vue systématique le genre *Dendromus* a fait l'objet d'assez peu de travaux. Les critères de déterminations sont externes. Bohman (1942) fait l'inventaire des espèces et sous-espèces décrites et trouve 52 formes. Dans une révision morphologique il rassemble ces formes en trois groupes d'espèces principaux *D. pumilio*, *D. mesomelas*, *D. melanotis*. Une révision par Carleton & Terry (*in* Honacki *et al.* 1982), garde ces trois groupes tout en aboutissant à la définition de 7 espèces dont 4 reconnues en Afrique du Sud. Selon ces auteurs la taxonomie de ce genre demande toujours révision.

A l'état fossile, le genre *Dendromus* est connu dans le site pliocène de Laetoli (Tanzanie) (Laetoli beds, 3,7-3,5 Ma, Denys 1987), à Olduvai Beds I & II (Jaeger

Espèce	Site	Age estimé	Référence
AFRIQUE DU SUD			
<i>Dendromus</i> sp.	Namibie	3?	Senut <i>et al.</i> (1992)
<i>Dendromus</i> sp.	Ngamiland	3,2 – 2,6	Mein & Pickford (1988)
<i>Dendromus antiquus</i>	Taung	2 – 1	Broom & Schepers (1946)
<i>Dendromus cf. mesomelas</i>	Makapansgat	3,6 – 2	De Graaff (1960)
	STS	2,5	
<i>Dendromus</i> sp.	SE5	1,7	Brain (1981)
<i>Dendromus</i> sp.	KA, KB	1 – 2	Pocock (1987)
<i>Dendromus antiquus</i>	SK1	?	Brain (1981)
AFRIQUE DE L'EST			
<i>Dendromus</i> sp. 1 & 2	Olduvai Bed I	1,7	Lavocat (1965)
<i>Dendromus</i> sp.	Olduvai Bed II	1,1	Jaeger (1979)
<i>Dendromus</i> sp.	West Natron	1,7 – 1	Denys (1987a)
<i>Dendromus</i> sp.	Laetoli Beds	3,7	Denys (1987b)

Tableau 1.— Distribution temporelle des *Dendromus* plio-pléistocènes d'Afrique orientale et australe.

1979) et dans les grottes à australopithèques d'Afrique du Sud (Makapansgat et Sterkfontein, de Graaff 1960, Pocock 1987) (tabl. 1). De Graaff (1960) attribuait les spécimens de Sterkfontein Type Site (noté STS), de Makapansgat Limework Dumps (MLWD) et Makapansgat Rodent Corner (MRC) à *D. cf. mesomelas*. Dans ces mêmes sites ainsi qu'à Kromdraai, Swartkrans, Brain (1981) et Pocock (1987) signalent *Dendromus* sp. Un autre *Dendromus* sp. est dans la liste faunique du site karstique de Gcwihaba (Ngamiland, Botswana, environ 3,3 Ma; Pickford & Mein 1988). *Dendromus* sp. est signalé dans les listes fauniques des sites namibiens plio-pléistocènes récemment découverts par Senut *et al.* (1992). A Langebaanweg, le genre *Dendromus* a été cité dans la première liste faunique de Pocock (1976) pour le QSM. La présence de ce genre dans le dépôt de PPM a été signalée par Denys (1990c) qui confirme la détermination pour le QSM. A Langebaanweg, le genre *Dendromus* représente 9,4% de l'ensemble des rongeurs des dépôts de QSM et 0,4% dans le dépôt de PPM 3AS. Il est absent du dépôt de PPM 3AN.

Les dents fossiles de Langebaanweg ont été attribuées au genre *Dendromus* en raison de l'existence d'un sillon médian séparant t2-t3 et t5-t6 sur la M¹, différence fondamentale qui permet de les séparer des dents du genre *Steatomys*. Ces molaires sont également très différentes de celles de *Malacothrix*, autre Dendromurinae de la région du Cap, car elles ne présentent pas une M₁ aussi allongée. La morphologie et les dimensions des dents montrent l'existence de deux espèces différentes à Langebaanweg.

Dendromus darti nov. sp.

La plus abondante des deux espèces de *Dendromus* rencontrées à Langebaanweg est *D. darti* nov. sp. qui possède des molaires de petite taille.

Holotype: SAM-PQ L24134, fragment de maxillaire droit avec M¹-M² (pl. 1, fig. 1) de QSM East Stream square 1, 'E' Quarry, Langebaanweg (Région du Cap, Afrique du Sud).

Paratype: SAM-PQ L29351 QSM East Stream Dumps, fragment de maxillaire droit avec M¹ (pl. 1, fig. 2).

Hypodigme:

Unité QSM (Quartzose Sand Member):

SAM-PQ L25891 fragment de maxillaire droit avec M¹ (pl. 1, fig. 3).

SAM-PQ L25891 mandibule gauche avec M₁.

SAM-PQ L25891 mandibule gauche avec M₁-M₂ (pl. 1, fig. 6).

SAM-PQ L24187 fragment de maxillaire gauche avec M¹ (pl. 1, fig. 4).

SAM-PQ L24364 mandibule gauche avec M₁-M₂ (pl. 1, fig. 5).

Unité PPM (Pelletal Phosphorit Member), Bed 3AS:

SAM-PQ L43213 M¹ droite (fig. 1.6).

SAM-PQ L43107 M₁ gauche (fig. 1.14).

Répartition: QSM et PPM 3AS, absent de PPM 3AN.

Derivatio nominis: en l'honneur du Professeur R. Dart qui a exploité les gisements des

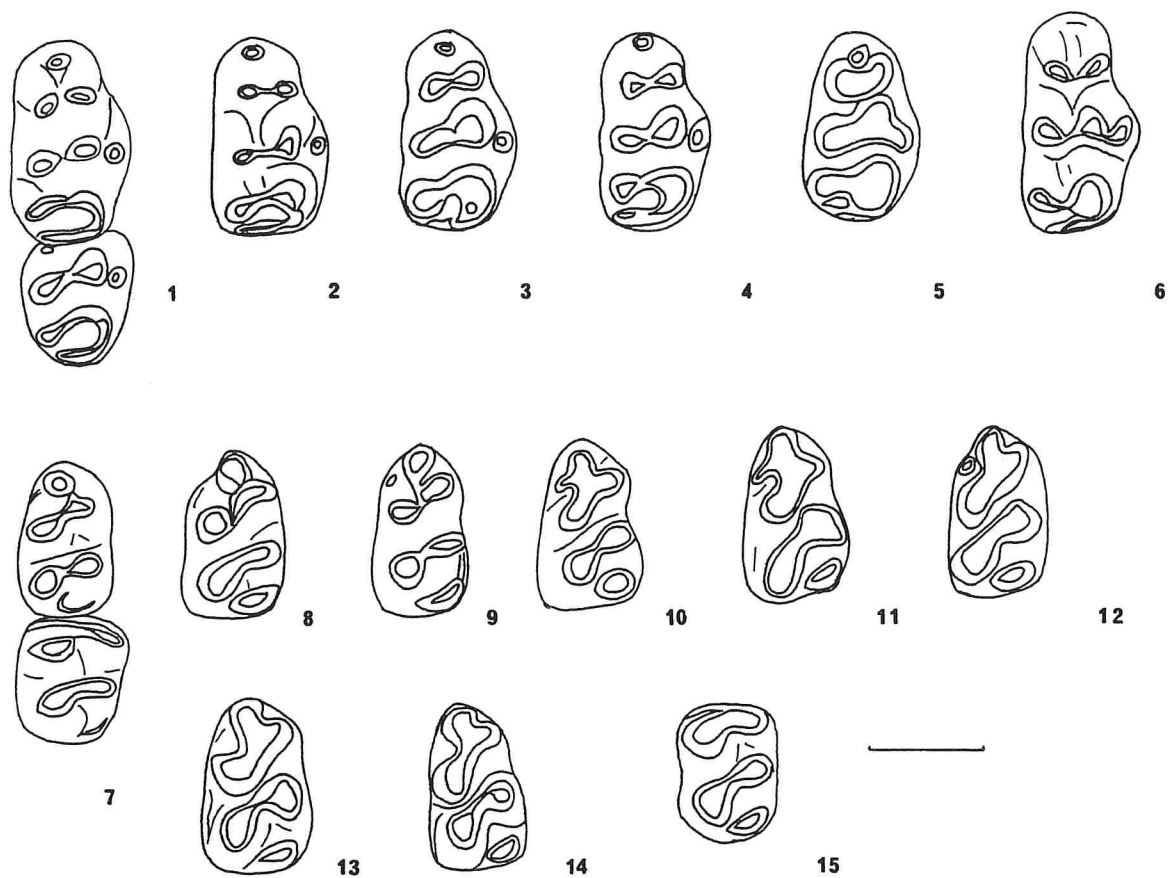


Figure 1.— Variation morphologique des molaires de *Dendromus darti* nov. sp. Molaires supérieures: QSM – 1: M¹-M² gauches (L24134); 2: M¹ gauche (L25891); 3: M¹ gauche (L25891); 4: M¹ gauche (L25891); 5: M¹ gauche (L24134). PPM 3AS – 6: M¹ gauche (L43213). Molaires inférieures: QSM – 7: M₁-M₂ gauches (L24363); 8 et 9: M₁ gauches (L24134); 10 et 11: M₁ gauches (L25891); 12: M₁ gauche (L24012). PPM 3AS – 13: M₁ gauche (L42987); 14: M₁ gauche (L43107); 15: M₂ gauche (L42570).

grottes à australopithèques et à le premier reconnu l'ancienneté de ces derniers.

Diagnose: cuspides basses, bien individualisées, crêtes transverses reliant les tubercules très faiblement développées. Petite taille des molaires. Fovéa distale large, grand Cp occupant presque tout l'arrière de la M¹, t8 moyennement développé et placé au niveau du t9. Différent des *Dendromus* actuels par l'existence d'un Cp et d'une fovéa distale beaucoup plus longs et larges, t4 beaucoup plus bas, jamais relié au t5, t8 à peine plus grand que t5.

Dimensions des molaires: tabl. 2.

Description

• M¹:

Le prélobe de la M¹ est constitué de deux tubercules d'égale importance peu inclinés vers l'arrière, disposés à la même hauteur par rapport à l'axe antéro-postérieur

Mol.	N	Longueur				Largeur			
		Moyenne	Min.	Max.	ET	Moyenne	Min.	Max.	ET
<i>Dendromus darti</i>									
M ¹	9	1,68	1,64	1,72	0,03	0,98	0,92	1,04	0,04
M ²	3	1,09	1,04	1,12	0,04	0,95	0,92	0,96	0,02
M ₁	18	1,43	1,32	1,52	0,06	0,84	0,75	0,96	0,06
M ₂	9	1,13	1,04	1,22	0,06	0,92	0,88	0,98	0,04
<i>Dendromus averyi</i> QSM									
M ¹	2		1,82	1,84			1,04		
M ₁	2		1,80	1,84			1,13		
<i>Dendromus cf. darti</i> PPM 3AS									
M ¹	1		1,96				1,06		
M ₁	2		1,43	1,51			0,83	0,84	
<i>Dendromus</i> sp. Laetolil Beds-Laetoli									
M ₁	1		1,60				0,85		
<i>Dendromus</i> sp. MRCIS									
M ¹	16	1,66	1,59	1,69		0,98	0,88	1,04	
M ₁	7	1,36	1,25	1,46		0,86	0,79	0,92	
<i>Dendromus mesomelas</i> SAM + MNHN									
M ¹	3		1,90	2,03			0,68	1,00	
M ²	3		0,93	0,99			0,77	0,78	
M ₁	3		1,33	1,42			0,83	0,87	
M ₂	3		1,04	1,47			0,84	0,87	
<i>Dendromus melanotis</i> SAM + MNHN									
M ¹	4		1,59	2,04			0,88	1,02	
M ²	2		0,91	0,99			0,80	0,84	
M ₁	2		1,26	1,48			0,82	0,85	
M ₂	2		0,89	1,00			0,83	0,88	

Tableau 2.— Dimensions des molaires des deux nouvelles espèces de *Dendromus* de Langebaanweg comparées à celles des espèces actuelles correspondantes de la région du Cap ou des espèces fossiles des sites voisins.

de la dent, bien séparés l'un de l'autre par une vallée médiane profonde. A l'extrémité antérieure de la dent, à l'avant de la vallée du prélobe on distingue un petit tubercule accessoire cingulaire bien développé. Les trois tubercules du premier lobe sont bien individualisés. Le t4 très bas, arrondi, est disposé contre le bord externe du t5 sans lui être relié. Sa base est située légèrement en arrière de celle du t5. Le t6 est pratiquement orienté transversalement et est séparé du t5 par la vallée longitudinale typique du genre *Dendromus*. Cette vallée, bien qu'interrompue par les faibles liaisons transverses entre tubercules centraux et externes va d'un bout à l'autre de la dent. Le deuxième lobe comprend un t8 transverse qui occupe toute la moitié linguale de la partie postérieure de

la dent et un t9 transverse, aussi développé que le t6. Le cingulum postérieur, très développé, est relié au t8, délimitant dans toute la largeur arrière de la molaire une vallée distale ou fovéa de grande taille. Cette dent n'a pas de marge cingulaire développé, elle possède au moins trois racines, une antérieure, une postérieure et une linguale médiane (fig. 1; pl. 1, fig. 1 à 4).

- M²:

Cette molaire est large, elle a trois racines (dont deux antérieures, plus une postérieure large et transverse). Sur la M² on observe dans le coin antéro-externe de la dent, un fort t3 transverse. Sur le premier lobe, le t4 des dents peu usées est toujours isolé du t5 et ne s'y rattache que très tardivement. Les t5 et t6 gardent la même disposition que sur la M¹ ainsi que le font le t8 et le t9. Le t4 est ici en arrière des t5 et t6, donnant au premier lobe de cette molaire un aspect convexe vers l'avant. Le cingulum postérieur de la M², également très développé, est toujours visible même sur les dents les plus usées. Il n'y a pas trace de cingulum antéro-lingual et le t5 forme le bord antérieur de la dent (fig. 1).

- M₁:

Le prélobe de cette dent, comme chez tous les *Dendromus*, n'est constitué que d'un seul tubercule antérieur. Celui-ci est médian et arrondi et se poursuit par une crête cingulaire antéro-labiale courte, assez large qui descend peu sur la muraille antéro-labiale de la dent. L'antéroconide montre une importante variabilité de forme et un degré de liaison variable avec le premier lobe (fig. 1; pl. 1, fig. 5 et 6). Il est dans la plupart des cas rattaché au premier lobe par une liaison longitudinale médiane assez large. Le premier chevron est constitué de deux tubercules bien reliés entre eux et assez hauts, ils forment une lame oblique car le protoconide est situé en arrière du métaconide. L'hypoconide est le tubercule le plus volumineux de toute la dent, il est orienté longitudinalement. Le métaconide et l'entoconide sont assez petits, hauts et plus ou moins bien individualisés. Sur la marge cingulaire externe il y a trace, au pied de l'hypoconide, d'un petit renflement cingulaire longitudinal qui ne prend cependant jamais l'aspect d'un tubercule accessoire. Le cingulum postérieur est très large, il est situé dans l'angle postéro-interne de la dent. Les vallées séparant les chevrons sont obliques et on n'observe pas la trace de crêtes longitudinales entre les tubercules des derniers lobes. Cette dent possède deux racines (une antérieure et une postérieure).

- M₂:

Cette molaire montre un fort cingulum antéro-externe qui débute au milieu de la marge antérieure de la dent. Les tubercules des lobes sont disposés comme sur la M₁. Le cingulum postérieur est toujours important et aussi large que sur la M₁. Cette dent a deux racines.

- M₃:

Cette molaire n'est pas conservée, mais des alvéoles sur la mandibule indiquent l'existence d'une M₃ de petite taille avec une seule racine.

Dendromus averyi nov. sp.

Cette forme est peu représentée à Langebaanweg. Elle se différencie de *Dendromus darti* par une taille supérieure, un prélobe plus allongé, des tubercules mieux reliés entre eux, un t8 plus développé, un Cp moins large et une fovéa distale plus réduite.

Holotype: SAM-PQ L29350 M¹ supérieure gauche isolée provenant de QSM East Stream square 1, site de Langebaanweg, Région du Cap (Afrique du Sud) (pl. 1, fig. 7).

Hypodigme: SAM-PQ L25891 QSM mandibule gauche avec M₁ (pl. 1, fig. 8). SAM-PQ L24136 QSM mandibule gauche avec M₁-M₂ (pl. 1, fig. 9).

Derivatio nominis: Nommée d'après Dr. M.D. Avery et Dr. G. Avery qui s'occupent des collections de Paléontologie du Musée du Cap et par leur travail sur les faunes actuelles et holocènes contribuent à la connaissance de l'évolution paléoclimatique et paléobiogéographique de cette région.

Répartition: Varswater Formation, Langebaanweg, 'E' Quarry Quartzose Sand Member (QSM)

Diagnose: Molaires plus grandes que celles de *D. darti* nov. sp. Traces de liaisons longitudinales et transverses entre les tubercules, notamment la liaison t6-t9 est esquissée sur M¹. Cp peu développé, fovéa distale réduite à absente, gros t8, longitudinal, t9 moins développé que le t6. Tubercules moins hauts, moins crestiformes, que chez les *Dendromus* actuels, surtout ceux de la rangée externe et sillon longitudinal non rectiligne.

Dimensions des molaires: tabl. 2.

Description

• M¹:

Les deux tubercules du prélobe sont bien individualisés et placés au même niveau. La vallée longitudinale les séparant est large, dans l'alignement de celle qui sépare les tubercules t5 et t6 du lobe suivant. L'axe de cette vallée qui se continue sur le deuxième lobe est légèrement décalé par rapport à celui de la vallée située entre t8 et t9. On distingue sur cette molaire deux vallées ne formant donc pas le sillon entièrement rectiligne et continu caractérisant les *Dendromus* actuels. A l'avant du prélobe on observe un petit bourrelet cingulaire, mais pas de vrai tubercule accessoire. Le t4 est petit, bas, il n'est pas relié au t5 sur le spécimen-type. Le Cp est peu développé, il n'atteint pas le bord labial de la dent et la fovéa, très étroite est presque inexistante. On observe une racine antérieure et la trace d'une racine postérieure. Le degré d'usure de l'holotype est assez important, on observe des liaisons transverses entre les tubercules de la rangée externe et centrale. Une liaison t6-t9 est ébauchée et les tubercules externes sont plus hauts que les autres. Le t8 est volumineux il montre une facette d'usure orientée longitudinalement. Le t9 est transverse, comprimé antéro-postérieurement et plus petit que le t6. Le sillon séparant t8 de t9 est très large et la liaison transverse entre les deux tubercules est à peine visible (pl. 1, fig. 7).

• M₁:

L'antéroconide est large, le cingulum antéro-externe est court. Le premier chevron montre des tubercules bien décalés l'un par rapport à l'autre et il forment une lame disposée obliquement par rapport à l'axe antéro-postérieur de la dent. Le cingulum externe est assez développé. Les deux tubercules du deuxième lobe de la M₁ ne sont pas bien reliés entre eux (pl. 1, fig. 8 et 9).

• M₂:

Les M₂ sont représentées par deux spécimens assez usés qui ne montrent pas une disposition très différente de celle rencontrée pour les M₁. Le cingulum antéro-externe est très développé, les tubercules sont disposés en lames très obliques. Le Cp est moins développé que sur la M₁.

COMPARAISON AVEC LES *DENDROMUS* ACTUELS DE LA REGION DU CAP

Pour connaître la polarité des caractères observés chez les fossiles et rechercher les relations de parenté avec les formes actuelles, les formes de Langebaanweg ont été comparées entre elles, puis avec les représentants actuels du même genre en Afrique du Sud.

COMPARAISON DE *D. DARTI* AVEC *D. AVERYI*

Les molaires de *Dendromus darti* sont plus petites que celles de *D. averyi*. La variabilité est toutefois mal connue en raison du faible nombre d'individus représentés dans le site de Langebaanweg (tabl. 2).

Les deux espèces diffèrent essentiellement par les degrés d'élévation et de liaison des tubercules. Ainsi, *Dendromus darti* possède-t-il des tubercules plus bunodontes et plus bas que *D. averyi*. Cette différence s'accompagne d'autres traits distinctifs relatifs à la disposition des liaisons longitudinales et transverses entre les tubercules. Ces dernières sont moins importantes chez *D. darti* que chez *D. averyi*. La fovéa distale et le cingulum postérieur sont deux fois plus importants chez *D. darti* que chez *D. averyi*. Le t₈ est nettement moins volumineux chez *D. darti* que chez *D. averyi*. Le t₆ est plus grand, et il est situé plus en arrière du t₅ chez *D. averyi* que chez *D. darti*.

Ces deux nouvelles espèces de *Dendromus* de Langebaanweg partagent quelques caractères communs comme la disposition du t₄ qui est bas, mal relié au t₅, et l'existence d'une fovéa.

COMPARAISON AVEC LES ESPÈCES ACTUELLES DU CAP

Actuellement au Cap (Avery 1982, De Graaff 1981), on rencontre *D. melanotis*

SMITH, 1834 et *D. mesomelas* BRANTS, 1827. Ces deux formes se distinguent par leurs dimensions crâniennes et corporelles. La taille des dents diffère légèrement (tabl. 2). Mes observations du matériel des Musées du Cap et du Transvaal montrent que *D. melanotis* présente plutôt des tubercules bunodontes et sera donc comparé à *D. darti*, tandis que *D. mesomelas* dont les molaires, légèrement plus grandes, possèdent des tubercules plus lophodontes sera comparé avec *D. averyi*.

Comparaison *D. melanotis* – *D. darti*

Les deux espèces ont en commun l'existence d'un Cp assez large et d'un tubercule accessoire du prélobe (encore appelé tma). Cependant le Cp, et surtout la fovéa, sont plus importants chez *D. darti*. Le t4 est aligné avec le t5 et assez vite relié à celui-ci chez *D. melanotis* alors qu'il est postérieur au t5 et nettement plus bas que lui chez *D. darti*. *D. melanotis* montre un gros t8 longitudinal, mal relié au t9, et séparé de ce dernier par une assez large vallée, ce qui n'est pas le cas chez *D. darti* où la vallée est plus étroite, le t8 encore oblique, pas très volumineux et bien relié au t9. Sur les M² la principale différence d'organisation entre *D. darti* et *D. melanotis* est due à la position plus antérieure du t4 chez *D. melanotis* qui confère au premier lobe de la M² un aspect moins convexe que chez le fossile.

Il existe une très grande variabilité dans la taille des molaires des *Dendromus* actuels (tabl. 2). Ainsi, les molaires des *D. melanotis* d'Afrique du Sud-Ouest sont plus grandes que celles du Cap. Entre *D. melanotis* et *D. mesomelas* du Cap, il ne semble par contre pas exister de grande différence de taille, sauf pour la longueur des M¹ (tabl. 2). *D. darti* nov. sp. de Langebaanweg possède des molaires légèrement plus petites ou de même taille que celles des *D. melanotis* actuels du Cap.

La disposition des molaires inférieures de *D. melanotis* rappelle celle de *D. darti*. On dénote quelques petites différences dans les liaisons entre les tubercules. Ainsi chez *Dendromus darti*, les tubercules du deuxième lobe ne sont pas reliés entre eux et la vallée longitudinale qui les sépare est large. Chez *D. melanotis* les tubercules sont bien reliés entre eux. Le cingulum antéro-externe est peu développé sur M₁, la M₂ est moins allongée chez *D. darti* que chez *D. melanotis*.

Comparaison *D. mesomelas* – *D. averyi*

Les M¹ des spécimens de ces deux espèces ne présentent pas de tma (ou tubercule accessoire du prélobe), ils ont juste une crête antérieure cingulaire. La disposition des tubercules est assez identique, sauf en ce qui concerne le t4 qui est relié au t5 et aligné avec ce dernier tubercule chez *D. mesomelas* mais pas chez *D. averyi*. La principale différence entre les deux espèces se situe au niveau de la liaison t6-t9 qui est à peine esquissée chez *D. averyi* et bien marquée chez *D. mesomelas* actuel. De même chez *D. averyi*, le t9 n'est pas au bord de la muraille postéro-externe de la dent, car le Cp, assez développé, se prolonge jusque derrière ce dernier. Chez *D. mesomelas*, le Cp s'arrête au milieu de la dent et c'est le t9 fort éloigné du t6 qui forme le bord postéro-externe de la dent. Le t8 est moyennement développé chez *D. averyi* et très fort chez *D. mesomelas* (fig. 2).

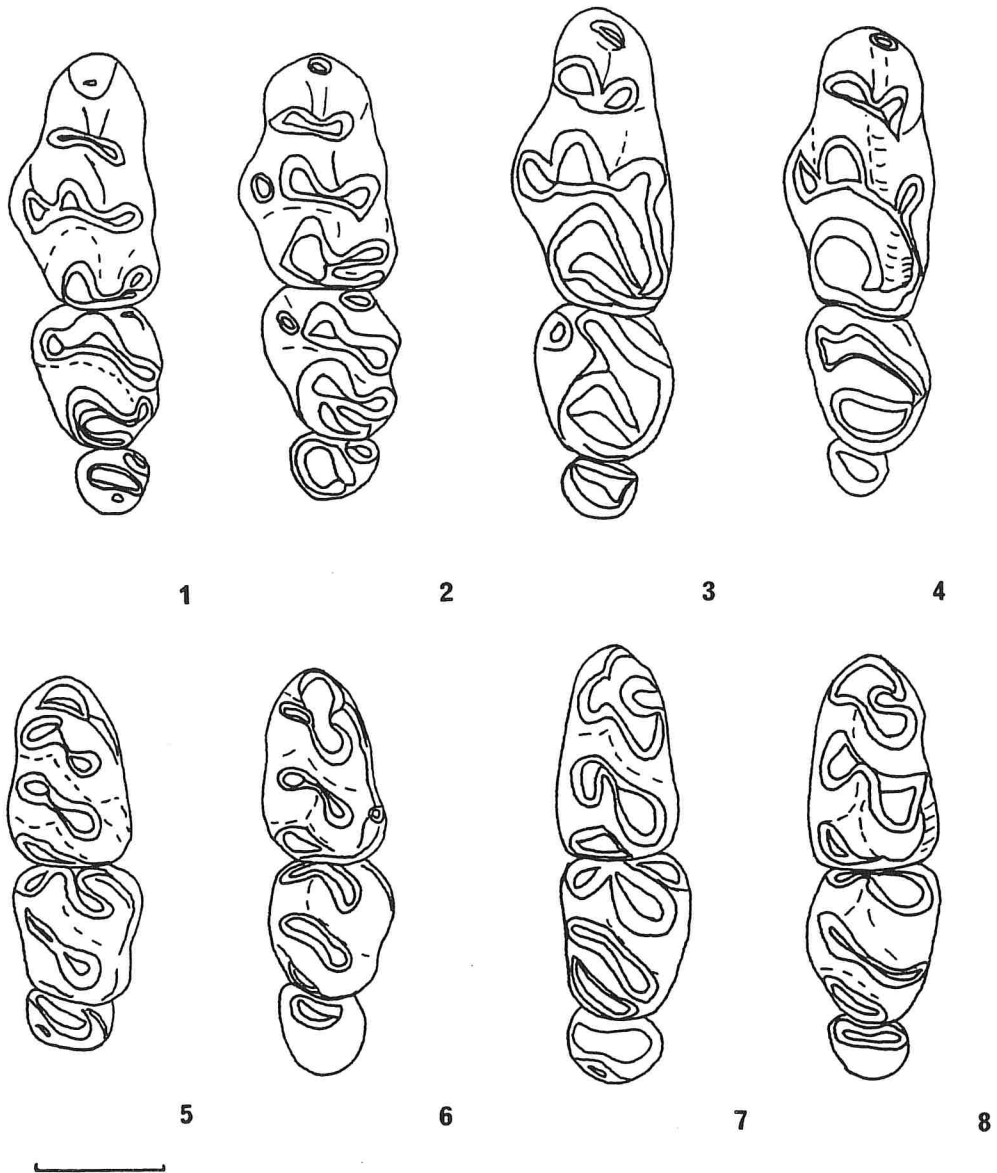


Figure 2.— Morphologie des dents de *Dendromus* actuels du Cap. 1 à 4: molaires supérieures; 5 à 8: molaires inférieures. 1 et 5: *D. melanotis* (ZM 15084); 2 et 6: *D. melanotis* (MNHN 1962-1167); 3 et 7: *D. mesomelas* (ZM 13525A); 4 et 8: *D. mesomelas* (MNHN 1908-513).

L'échantillon des molaires de *D. averyi* est faible, mais les dimensions de ces dernières semblent correspondre à celles des *D. mesomelas* du Cap.

Les deux espèces nouvelles de Langebaanweg semblent donc être déjà très différentes l'une de l'autre et appartenir à deux lignées évolutives distinctes conduisant chacune à des espèces actuelles. Ainsi, *D. darti* pourrait être l'ancêtre de l'actuel *D. melanotis* du Cap, tandis que *D. averyi* pourrait être très proche de l'actuel *D. mesomelas* de la même région.

COMPARAISON AVEC LES *DENDROMUS* FOSSILES D'AFRIQUE DU SUD ET DE L'EST

Après avoir déterminé les relations de parenté des *Dendromus* de Langebaanweg avec les formes actuelles d'Afrique australe, il convient de rechercher les caractères partagés avec les espèces des sites fossiles des grottes à australopithèques (Afrique du Sud) où avec des formes provenant de sites bien datés d'Afrique de l'Est.

La comparaison avec des formes d'âge plus récent que Langebaanweg devrait permettre de retrouver d'éventuels stades évolutifs intermédiaires aux lignées évoquées précédemment.

COMPARAISON AVEC *DENDROMUS* DES SITES DE MAKAPANGAT ET STERKFORTEIN

Etant donné les nombreux problèmes de datation des sites plio-pléistocènes d'Afrique du Sud et l'inconnu des relations entre sites à microvertébrés et à grands mammifères, il est assez difficile de comparer ces faunes avec celles de Langebaanweg. Néanmoins, nous prendrons comme référence les âges relatifs indiqués par les travaux sur les grands mammifères. Selon les estimations effectuées à partir des Bovidae (Vrba 1985), des Suidae (Harris & White 1979), du paléomagnétisme (McFadden 1980) ou de la sédimentologie (Partridge 1973), on peut considérer, en dépit des objections qui ont pu être faites (Maguire *et al.* 1985), que les faunes de Makapansgat datent du Pliocène moyen. Selon ces auteurs, les dépôts du membre 3, qui ont livré des genres communs avec ceux des Laetolil Beds, du membre SH à Hadar et de l'Omo Shungura Membre C en Ethiopie, dateraient de 3 Ma environ. Les rongeurs proviendraient, si l'on suit l'usage contestable du principe de superposition dans les karsts, soit de niveaux antérieurs (membres 1 et 2 [EXQRM, MLWD]), soit postérieurs (membre 4, MRCIS Rodent Corner). Si l'on envisage l'hypothèse alternative de l'existence de passées latérales de faciès dans cette grotte comme l'ont suggéré Maguire *et al.* (1985), on peut supposer que les sites à rongeurs sont tous contemporains et représentent des accumulations localisées dans différents coins du plancher de la grotte. L'analyse des lignées évolutives de rongeurs des sites plio-pléistocènes d'Afrique australe a, jusqu'ici, donné peu de résultats. Elle a cependant montré que les stades évolutifs de certains rongeurs étaient plus primitifs à Makapansgat qu'à Sterkfontein ou à Swartkrans et qu'il y avait probablement une petite différence d'âge entre deux niveaux de Makapansgat, à savoir MLWD et MRCIS (Denys 1990c).

Makapansgat

Les molaires de *Dendromus darti* (la plus petite des deux espèces) entrent dans la variabilité de celles de *Dendromus* sp. de Makapansgat Rodent Corner (MRC). Il y a peu de différences entre ces formes, la seule différence est l'existence d'un t4 relié plus vite au t5 à MRC qu'à Langebaanweg. De même à EXQRM, le t4 est déjà en position antérieure aligné transversalement avec le t5 comme chez les *Dendromus melanotis* actuels.

Sterkfontein Type Site (STS)

Les molaires de *Dendromus* sp. de STS sont plus grandes que celles de *D. darti* et plus petites que celles de *D. averyi*. Les tubercules des M_1 de *Dendromus* sp. de STS sont plus alternes et moins bunodontes que chez *D. darti* de Langebaanweg. Sur les M^1 du *Dendromus* sp. de STS, le t4 est important, bien relié au t5 au même niveau ainsi que sur la M^2 ce qui est un caractère moderne. Le Cp est plus étroit qu'à Langebaanweg.

COMPARAISON AVEC *DENDROMUS* SP. DE LAETOLI

L'intérêt du site de Laetoli est qu'il a fait l'objet de datations K/Ar et que l'âge des sites à microvertébrés des Laetolil Beds est compris entre 3,7 et 3,5 Ma (Leakey *et al.* 1976). La présence d'un *Dendromus* dans ces deux sites (jusqu'ici, le seul genre commun aux deux assemblages fauniques) offre une possibilité intéressante de corrélation stratigraphique entre les ensembles sud et est-africains.

Le site des Laetolil Beds n'a livré que deux molaires attribuables à *Dendromus* sp. (Denys 1987a). Les dimensions de ces dents (tabl. 2) sont légèrement plus grandes que celles de *D. darti* et que celles de *D. averyi* pour la M^1 , plus grandes que celle de *D. darti* pour la M_1 mais inférieures pour celles de *D. averyi*. La M^1 de Laetoli n'a pas les mêmes proportions que celles de Langebaanweg, elle est aussi longue et plus large que chez celles de *D. averyi* nov. sp. de Langebaanweg. Ceci s'explique par le fait que la M^1 de Laetoli possède une vallée longitudinale très large avec des tubercules assez écartés les uns des autres.

Par l'existence d'une crête bien établie qui relie le t6 au t9, d'un t9 longitudinal et très comprimé latéralement, mal relié au t8, le *Dendromus* sp. des Laetolil Beds est très moderne et se rapproche des *D. mesomelas* actuels. Le t8 de la forme de Laetoli n'est pas aussi important que chez *D. averyi* et il rappelle celui de *D. darti*, ce qui pourrait également être un caractère primitif pour la forme de Laetoli. Par contre, la disposition du cingulum postérieur et de la fovéa sont semblables chez *D. averyi* et *Dendromus* sp. de Laetoli.

A Laetoli le t4 est bas non connecté au t5, la connexion est réalisée chez les *Dendromus* actuels mais n'est jamais aussi forte que chez les Muridae. Chez *D. darti*, le t4 est relié au t5 très tardivement (stade d'usure avancé). Chez *D. averyi*, le faible nombre de spécimens ne permet pas de savoir à quel stade d'usure se produit cette liaison, néanmoins sur les spécimens disponibles, le t4 semble légèrement plus haut et moins bien séparé du t5 que chez *D. darti*. La disposition du prélobe, le t4, bas, bien isolé, sont des caractères partagés par *Dendromus* sp., *D. darti* et *D. averyi* et pourraient représenter des caractères plésiomorphes pour le genre.

TENDANCES EVOLUTIVES DANS LE GENRE *DENDROMUS* IMPLICATIONS STRATIGRAPHIQUES

Les polarités des caractères dentaires telles qu'elle ont été définies lors de précédentes analyses phylogénétiques au sein des Muroidea par Hutterer *et al.* (1988), Denys *et al.* (1992), établissent que *D. averyi* est plus dérivé que *D. darti*. Ce dernier possède en effet un Cp et une fovéa distale réduites ainsi qu'une disposition plus lophodonte.

Les deux *Dendromus* de Langebaanweg diffèrent des *Dendromus* actuels par des caractères qui pourraient être considérés comme primitifs en prenant compte l'âge ancien de ces spécimens. Ainsi A Langebaanweg, le t8 et le t9 des M¹ ne sont pas trop inégaux alors que chez les *Dendromus* actuels, le t8 prend de très fortes proportions et le t9 tend à devenir plutôt longitudinal et à se relier au t6 dans la plupart des espèces actuelles. Le Cp et la fovéa sont bien développés chez les *Dendromus* de Langebaanweg contrairement aux actuels. Le prélobe est très légèrement oblique, chez les deux espèces de Langebaanweg.

Il est donc possible maintenant de décrire deux lignées de *Dendromus* en Afrique tropicale au Pliocène et de rechercher les implications stratigraphiques éventuelles.

La première lignée évolutive envisagée entre *D. darti* et *D. melanotis* se caractérise par un groupe d'espèces de *Dendromus* aux molaires caractérisées par des tubercules bunodontes. Cette lignée est peu documentée pour l'instant et n'a pas dans l'état actuel des connaissances de valeur biostratigraphique.

En ce qui concerne la deuxième lignée, il existe des fossiles présentant des stades intermédiaires. On pourrait donc envisager une lignée évolutive partant de *D. averyi* qui donnerait naissance à *D. mesomelas* actuel avec pour intermédiaire les formes plus évoluées de Makapansgat et Sterkfontein Type Site ou de Laetoli. En effet, certains des caractères dérivés de *D. averyi* le rapprochent de *Dendromus* sp. de Laetoli, ce dernier est toutefois à un stade plus avancé que celui de Langebaanweg. Cette lignée se caractériserait par le développement des liaisons longitudinales entre t6-t9, l'agrandissement du sillon longitudinal entre les tubercules centraux et externes. Ce type de modification serait à mettre en rapport avec le développement d'un régime à tendance insectivore chez les Dendromurinae actuels.

A partir de la précédente lignée on peut essayer de faire quelques hypothèses biochronologiques. Tout d'abord, dans l'hypothèse où les vitesses d'évolution sont égales entre l'Afrique orientale et australe, et où les espèces des deux régions partagent un ancêtre commun proche, le site de Langebaanweg est légèrement plus ancien que Makapansgat et que Laetoli (de toute façon antérieur à 3,7 Ma mais pas postérieur à 5 Ma). Dans l'hypothèse alternative d'évolution hétérochrone de ce genre entre l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud (ce qui a pu être montré pour *Otomys* au Pléistocène inférieur [Denys 1989] ou pour d'autres lignées de rongeurs [Denys 1990c]), la lignée de Laetoli peut avoir évolué beaucoup plus vite que celle d'Afrique du Sud et le gisement de Langebaanweg peut être nettement plus vieux que ceux de Laetoli ou que de Makapansgat. En tenant compte du fait que certains *Dendromus* sp. de MRCIS sont très proches au niveau évolutif de *D. averyi* de Langebaanweg et compte tenu du fait de

l'existence de 5 autres genres communs entre ces deux sites (*Stenodontomys*, *Aethomys*, *Acomys*, *Mystromys*, *Cryptomys*) et d'au moins deux lignées communes, il semble que l'âge de 4,5 Ma annoncé par Hendeby (1981) et Thomas (1980) soit plus raisonnable que les 6 ou 7 Ma avancés par Gentry (1980).

IMPLICATIONS PALEOECOLOGIQUES

Il est intéressant de constater que dans le même dépôt de Langebaanweg (Quartzose Sand Member), au même site (même numéro de catalogue), on trouve ensemble deux espèces nouvelles de *Dendromus* qui illustrent chacune un stade évolutif différent. Cette légère diversification du genre, qui témoigne probablement d'une histoire évolutive ancienne, indique toutefois l'existence de conditions paléoécologiques favorables pour supporter deux espèces du même genre.

L'absence de *Steatomys* et de *Malacothrix* dans les dépôts de Langebaanweg pourrait indiquer un environnement non propice à ces derniers. Actuellement, *Steatomys* est présent en même temps que *Dendromus* au Cap (Avery 1982), les trois genres sont présents dans tous les sites plio-pléistocènes du Transvaal (Pocock 1987, Denys 1990c) et signalés dans les nouvelles faunes plio-pléistocènes de Namibie (Senut *et al.* 1992). Rappelons que *Steatomys* est exclusivement un rongeur de savane, tandis que *Malacothrix* vit dans les régions semi-désertiques du Botswana et en Namibie. *Dendromus* au contraire, est présent à la fois dans les savanes et les forêts-claires.

Les informations sur le mode de vie des Dendromurinae ne sont pas nombreuses. La nourriture principale de *Dendromus* est constituée de graines farineuses et partiellement d'insectes. Ils sont bons sauteurs et grimpeurs, et toutes les fois que le substrat le permet, ils évitent de vivre au sol (Dieterlen 1971). A Cedarberg (région du Cap), Rautenbach & Nel (1980) piègent *D. mesomelas* dans des hautes herbes et des zones marécageuses où ils représentent 2,1% des rongeurs. En Afrique du Sud-Ouest, Shortridge (1934) le signale aussi dans les herbes des marécages. Selon Misonne (1974) c'est une espèce semi-terrestre des zones de fourrés ("bush") et pour Rautenbach (1978), elle dépend d'éléments boisés. Selon Davis (1962), *D. mesomelas* est plus fréquent dans les zones herbacées ou "grassland" et peut même fréquenter la forêt-claire.

Dans la région du Cap, *D. melanotis* vit dans les zones herbeuses denses à proximité ou non d'arbres. Il grimpe aux herbes pour trouver des graines mais serait plus terrestre que *D. mesomelas*. On peut le trouver à haute altitude. Il fréquente les contrées marécageuses et les bords de rivière où l'on trouve des grandes herbes avec des buissons. Il se rencontre également dans les plaines d'inondation ainsi que certaines régions plus sèches du Botswana (Smithers 1971).

D. mystacalis serait la seule espèce réellement arboricole selon Rosevear (1969). Au Botswana, il vit dans les plaines d'inondation (Smithers 1971). Au Mozambique, on le trouve dans les formations herbeuses à *Hyparrhenia* sp. de 1-2 m de haut (Smithers & Lobao-Tello 1976).

Pour Kingdon (1974), *D. mesomelas* préférerait les habitats humides mais occupe

les zones plus sèches quand il est en compétition directe avec un autre *Dendromus*. Enfin, *D. mesomelas* associé avec *Mystromys* (décrit de Langebaanweg in Denys 1990c, 1991) indiquerait la présence d'arbres à proximité (Davis 1962: 63).

La présence de deux *Dendromus* et l'absence de *Steatomys* et *Malacothrix* dans ce site, semblent indiquer des conditions environnementales relativement fermées et humides, avec la présence probable de zones marécageuses, à Langebaanweg. Ceci rejoint les reconstitutions de Hendey (1981). Ce dernier a en effet montré l'existence de zones boisées, de petites mares à proximité de la rivière (forêt-riveraine) avec autour une végétation sclérophylle à buissons bas de type "fynbos," comme actuellement, avec une saisonnalité déjà installée. L'existence de la formation végétale caractéristique actuellement de cette région d'Afrique du Sud ou "fynbos" est confirmée dès 5 Ma par l'existence à l'état fossile du genre endémique du Cap, *Bathyergus*, qui représente le rongeur le plus abondant de l'assemblage de Langebaanweg.

CONCLUSION

La description de deux espèces nouvelles de *Dendromus* à Langebaanweg a des conséquences stratigraphiques et paléocologiques importantes. Elle établit la diversification du genre il y a 5 million d'années et l'individualisation de deux lignées menant aux espèces modernes. Ainsi, *D. darti* nov. sp., le plus bunodonte des deux, se rapproche-t-il de *D. melanotis* actuel tandis que *D. averyi* nov. sp., plus lophodonte, pourrait mener à *D. mesomelas* actuel. Les caractéristiques de ces deux nouvelles espèces plaident en faveur d'un âge pliocène inférieur pour les dépôts de Langebaanweg 'E' Quarry plutôt que Miocène supérieur. Les *Dendromus* sp. de Makapansgat peuvent constituer des stades évolutifs intermédiaires à la lignée *D. averyi*-*D. mesomelas*. *Dendromus* sp. des Laetolil Beds à Laetoli en Tanzanie est beaucoup plus avancé que *D. averyi*, ce qui confirme entièrement l'âge antérieur à 3,7 Ma de Langebaanweg.

La présence de deux *Dendromus* à Langebaanweg et l'absence de taxons de savanes sèches comme *Steatomys* et *Malacothrix* suggère l'existence d'un milieu fermé, voire même marécageux aux abords de la paléorivière confirmant ainsi Hendey (1981). La forte abondance des *Dendromus* qui constituent avec *Mystromys* les deux genres les plus abondants des faunes plio-pléistocènes d'Afrique du Sud (Brain 1981), leur faible représentation dans les niveaux pourtant bien documentés de Laetoli en Afrique de l'Est, leur absence dans les faunes très riches et bien connues de l'Omo et d'Hadar (Plio-Pléistocène d'Ethiopie) permettent de supposer que leur centre d'origine est bien l'Afrique du Sud comme le suggérait Dieterlen (1971). Ce dernier auteur suggérait en effet *D. melanotis* et *D. mesomelas* étaient les premiers arrivants en Afrique centrale et orientale et que *D. mystacalis* était probablement un immigrant plus récent. Dans l'état actuel des connaissances, la documentation fossile est en accord avec ces hypothèses. Cependant, les faunes de rongeurs ne sont pour l'instant pas très abondantes dans les sites de la base du Pliocène, que ce soit en Afrique australe ou orientale.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre d'une bourse de la Fondation Singer-Polignac et de l'URA 327 du CNRS. Je dois remercier Dr. Q.B. Hendey, Dr. M.D. et G. Avery, Dr. Hammerton-Drindrow du South African Museum (Cape Town, Afrique du Sud) ainsi que Dr. G. Bronner, Dr. C.K. Brain (Transvaal Museum) pour leur hospitalité. Je remercie également J. Michaux et le Dr. F. Dieterlen pour leur lecture attentive et leurs commentaires constructifs pour l'amélioration de ce manuscrit. Les clichés MEB ont été réalisés par Mr. Datas sur Geol 6300-F, les tirages sont de Mr. Pons (URA 327).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AVERY, D.M., 1982. — Micromammals as paleoenvironmental indicators and an interpretation of the late Quaternary in the southern Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, 85 (2): 1-374.
- BEHRENSMEYER, A.K., 1976. — Lothagam, Kanapoi and Ekora: A general summary of stratigraphy and fauna. In: Y. COPPENS, F.C. HOWELL, G.L. ISAAC & R.E.F. LEAKEY (Eds.), Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin: 163-172. (Chicago).
- BOHMANN, L., 1942. — Die Gattung *Dendromus* A. SMITH. *Zool. Anz.* 139, 3/4, 33-53.
- BRAIN, C.K., 1981. — The hunters or the hunted? An introduction to African caves taphonomy. University of Chicago Press, Chicago & London, 365 p.
- BROOM, R. & SCHEPERS, G.W.H., 1946. — The South African fossil ape-men, The Australopithecinae. *Mem. Transv. Mus.*, 2: 1-272.
- CARLETON, M.D. & MUSSER, G.G., 1984. — Chap. 11: Muroid rodents. In: S. ANDERSON & J. KNOX JONES (Eds.), Orders and families of recent mammals in the world: 289-379. J. Wiley & Sons.
- CHURCHER, C.S., 1978. — Giraffidae. In: V.J. MAGLIO & H.B.S. COOKE (Eds.), Evolution of African mammals: 509-535. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- COPPENS, Y., MAGLIO, V.J., MADDEN, C.T. & BEDEN, M., 1978. — Proboscidea. In: V.J. MAGLIO & H.B.S. COOKE (Eds.), Evolution of African mammals: 336-367. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- DAVIS, D.H.S., 1962. — Distribution patterns of southern African Muridae with notes on some of their fossil antecedents. *Ann. Cape Prov. Mus.*, 2: 56-76.
- DE GRAAFF, G., 1960. — A preliminary investigation into the mammalian microfauna in Pleistocene deposits of caves in the Transvaal system. *Palaeont. africana*, 7: 79-118.
- DE GRAAFF, G., 1981. — The rodents of southern Africa. Durban & Pretoria: Butterworths, 267 p.
- DE MUIZON, C. & HENDEY, Q.B., 1980. — Late Tertiary seals of the South Atlantic ocean. *Ann. S. Afr. Mus.*, 82: 91-128.
- DENYS, C., 1987a. — Part 6. Rodentia and Lagomorpha. Fossil rodents (other than Pedetidae) from Laetoli. In: M.D. LEAKEY & J.M. HARRIS (Eds.), Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania: 118-170. Oxford University Press, Oxford.
- DENYS, C., 1987b. — Micromammals from the West Natron Pleistocene deposits (Tanzania). Biostratigraphy and paleoecology. *Sci. Geol. Bull.*, 40 (1-2): 185-201.
- DENYS, C., 1989. — Phylogenetic affinities of the oldest East African *Otomys* (Rodentia, Mammalia) from Olduvai bed I (Pleistocene, Tanzania). *N. Jb. Geol. Paläont.*, Mh, 1989 (12): 705-725.
- DENYS, C., 1990a. — The oldest *Acomys* (Rodentia Muridae) from the lower Pliocene of South Africa

- and the problem of its murid affinities. *Palaeontographica*, A, 210: 79-91.
- DENYS, C., 1990b. — Deux nouvelles espèces d'*Aethomys* (Rodentia, Muridae) à Langebaanweg (Pliocène, Afrique du Sud): Implications phylogénétiques et paléocéologiques. *Ann. Paléont.*, Paris, 76 (1): 41-69.
- DENYS, C., 1990c. — Implications paléocéologiques et paléobiogéographiques de l'étude de rongeurs plio-pléistocènes d'Afrique orientale et australe. *Mémoire de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université Pierre et Marie Curie*, Paris VI: 428 p.
- DENYS, C., 1991. — Un nouveau rongeur *Mystromys pocockei* sp. nov. (Cricetinae) du Pliocène inférieur de Langebaanweg (Région du Cap, Afrique du Sud). *C. r. Acad. Sci., Paris*, (2), 313: 1335-1341.
- DENYS, C., in press. — Phylogenetic implications of the existence of two modern bathyergids genera in the Pliocene site of Langebaanweg (Cape Province, South Africa). *Ann. Cape Museum*.
- DENYS, C., MICHAUX, J. & HENDEY, Q.B., 1987. — Les rongeurs (Mammalia) *Euryotomys* et *Otomys*: un exemple d'évolution parallèle en Afrique tropicale? *C. r. Acad. Sci., Paris*, (2), 305: 1389-1395.
- DENYS, C., MICHAUX, J., Petter, F., Aguilar, J.-P. & Jaeger, J.-J., 1992. — Molar morphology as a clue to the phylogenetic relationship of *Acomys*. *Isr. J. Zool.*, 38: 253-262.
- DIETERLEN, F., 1971. — Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie der Gattung *Dendromus* (Dendromurinae, Cricetidae, Rodentia), insbesondere ihrer zentral afrikanischen Formen. *Säugetierk. Mitt.*, 19: 91-132.
- DINGLE, R.V., SIESSER, W.G. & NEWTON, A.R., 1983. — Mesozoic and Tertiary geology of southern Africa. Rotterdam, Balkema.
- GENTRY, A.W., 1974. — A new genus and species of Pliocene Boselaphine (Bovidae, Mammalia) from South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 65: 145-188.
- GENTRY, A.W., 1978. — Bovidae. In: V.J. MAGLIO & H.B.S. COOKE (Eds.), *Evolution of African mammals*: 540-572. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- GENTRY, A.W., 1980. — Fossil Bovidae from Langebaanweg, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 79: 213-337.
- HARRIS, J.M., 1976. — Pliocene Giraffoidea (Mammalia, Artiodactyla) from the Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, 69: 325-353.
- HARRIS, J.M. & WHITE, T.D., 1979. — Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Trans. Am. phil. Soc.*, 69(2): 1-128.
- HENDEY, Q.B., 1972. — A Pliocene ursid from South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 59: 115-132.
- HENDEY, Q.B., 1977. — Fossil bear from South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 73: 112-116.
- HENDEY, Q.B., 1978a. — Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg, South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Ann. S. Afr. Mus.*, 76: 265-297.
- HENDEY, Q.B., 1978b. — Late Tertiary Mustelidae (Mammalia, Carnivora) from Langebaanweg, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 76: 329-357.
- HENDEY, Q.B., 1980. — *Agriotherium* (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg, South Africa and relationships of the genus. *Ann. S. Afr. Mus.*, 81: 1-109.
- HENDEY, Q.B., 1981. — Palaeoecology of the late Tertiary fossil occurrences in 'E' Quarry, Langebaanweg, South Africa and a re-interpretation of their geological context. *Ann. S. Afr. Mus.*, 84: 1-104.
- HONACKI, J.H., KINMAN, K.E. & KOEPL, J.W., 1982. — *Mammals species of the world*. Allen Press Inc. & The Association of Systematics collections, Lawrence, Kansas, 694 p.

- HOOIJER, D.A., 1972. — A late Pliocene rhinoceros from Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 59: 151-191.
- HOOIJER, D.A., 1976. — The late Pliocene Equidae of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Zool. Verh.*, 148: 1-39.
- HUTTERER, R., LOPEZ-MARTINEZ, N. & MICHAUX, J., 1988. — A new rodent from Quaternary deposits of the Canary islands and its relationships with Neogene and recent murids of Europe and Africa. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 18(4): 241-262.
- JAEGER, J.-J., 1979. — Les faunes de rongeurs et de lagomorphes du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique orientale. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7) 21 (3): 301-308.
- KINGDON, J., 1974. — East african mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. II, part B, Hares & rodents. Academic Press, London & New York: 343-703.
- LEAKEY, M.D., HAY, R.L., CURTIS, G.H., DRAKE, R.E., JACKES, M.K. & WHITE, T.D., 1976. — Fossil hominids from the laetolil Beds. *Nature*, 262: 460-466.
- MAGLIO, V.J. & HENDEY, Q.B., 1970. — New evidence relating to the supposed stegolophodont ancestry of the Elephantidae. *S. Afr. archaeol. Bull.*, 25: 85-87.
- MAGUIRE J.M., SHRENK, F. & STANISTREET, I.G., 1985. — The lithostratigraphy of the Makapansgat Limeworks Australopithecine site: some matters arising. *Ann. Geol. Survey. Africa*, 19: 37-52.
- McFADDEN, P.L., 1980. — An overview of the paleomagnetic chronology with special reference to the South African hominid sites. *Palaeont. africana*, 23: 35-40.
- McLACHLAN G.R. & LIVERSIDGE, R., 1978. — Robert birds of South Africa. Cape Town: The John Voelker Bird Book fund.
- MISONNE, X., 1974. — Order Rodentia. In: J. MEESTER & H.W. SETZER (Eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Part 6: 1-39. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- PARTRIDGE, T.C., 1973. — Geomorphological dating of caves opening at Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrans and Taung. *Nature*, 246: 75-79.
- PICKFORD, M., 1988. — Un étrange suidé nain du Néogène supérieur de Langebaanweg (Afrique du Sud). *Ann. Paleont.*, Paris, 74 (4): 229-250.
- PICKFORD, M. & MEIN, P., 1988. — The discovery of fossiliferous Plio-Pleistocene cave fillings in Ngamiland, Botswana. *C. r. Acad. Sci., Paris*, (2), 307: 1681-1686.
- POCOCK, T.N., 1974. — New mammal record for genus *Mus* for southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 70 (10): 315.
- POCOCK, T.N., 1976. — Pliocene mammalian microfauna from Langebaanweg: a new fossil genus linking the Otomyinae with the Murinae. *S. Afr. J. Sci.*, 72 (2): 58-60.
- POCOCK, T.N., 1987. — Plio-Pleistocene fossil mammalian microfauna of southern Africa. — A preliminary report including description of two new fossil murid genera (Mammalia: Rodentia). *Palaeont. africana*, 26 (7): 69-91.
- RAUTENBACH, I.L., 1978. — Ecological distribution of the mammals of the Transvaal (Vertebrata: Mammalia). *Ann. Transv. Mus.*, 31 (10): 131-156.
- RAUTENBACH, I.L. & NEL, J.A.J., 1980. — Mammal diversity and ecology in the Cedarberg wilderness area Cape Province. *Ann. Transv. Mus.*, 32 (5): 101-124.
- ROSEVEAR, D.R., 1969. — The rodents of West Africa. British Mus. Nat. Hist. Publ., London, 604 p.
- SENU, B., PICKFORD, M., MEIN, P., CONROY, G. & VAN COUVERING, J., 1992. — Discovery of 12 new Late Cenozoic fossiliferous sites in palaeokarsts of the Otavi Mountains, Namibia. *C. r. Acad. Sci., Paris*, (2), 314: 727-733.

- SHORTRIDGE, G.C., 1934. — The mammals of South-West Africa. William Heinemann, London, 437 p.
- SMITHERS, R.H.N., 1971. — The mammals of Botswana. *Mém. natn. Mus. Rhod.*, 4: 1-340.
- SMITHERS, R.H.N. & LOBAO-TELLO, J.L., 1976. — Checklist and atlas of the mammals of Mocambique. *Mem. nat. Mus. Rhod.*, 8: 1-184.
- THOMAS, H., 1980. — Les Bovidae du miocène supérieur des couches de Mpesida et de la formation de Lukeino (district de Baringo, Kenya). *In*: R.E. LEAKEY & B.A. OGOT (Eds.), Proc. 8th Panafr. Congress Préhist. Quat. Stud., Nairobi, 1977: 82-91.
- VRBA, E.S., 1985. — Early hominids in southern Africa: updated observations on chronological and ecological background. *In*: A.R. LISS (Ed.), Hominid evolution: past, present and future: 195-200.

LEGENDE DE LA PLANCHE

PLANCHE 1

Fig. 1 à 6: *Dendromus darti* nov. sp.

Fig. 1.— SAM-PQ L29351 Maxillaire droit avec M^1 – M^2 (holotype) (x 24,5).

Fig. 2.— SAM- PQ L25891 Maxillaire droit avec M^1 (paratype) (x 24).

Fig. 3.— SAM- PQ L2891 M^1 droite isolée (x 25).

Fig. 4.— SAM- PQ L24187 Mandibule gauche avec M_1 (x 24,5).

Fig. 5.— SAM- PQ L24364 Mandibule gauche avec M_1 2 (x 25).

Fig. 6.— SAM-PQ L25891 autre Mandibule gauche avec M_1 – M_2 (x 25).

Fig. 7 à 9: *Dendromus averyi* nov. sp.

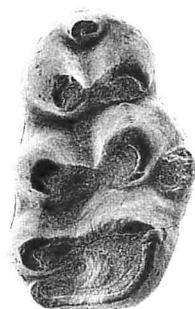
Fig. 7.— SAM-PQ L29350 M^1 gauche isolée (holotype) (x 26).

Fig. 8.— SAM-PQ L25891 M_1 gauche isolée (paratype) (x 27).

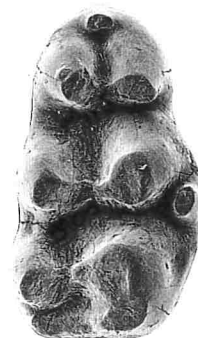
Fig. 9.— SAM-PQ L24136 Mandibule gauche avec M_1 – M_2 (x 25).



1



2



3



4



5



6



7



8



9

