

**DONNEES ET HYPOTHESES
SUR LA RADIATION INITIALE DES RONGEURS**

par

Jean-Louis HARTENBERGER*

SOMMAIRE

	page
Résumé, Abstract	286
Introduction	286
I. — Origine des Rongeurs	287
1/ Les Ischyromyidés sont-ils connus en Asie ?	287
2/ <i>Heomys orientalis</i> LI est-il un Rodentia ?	289
3/ Rapport des Rodentia avec les autres ordres	291
II. — Diversification des Rodentia	292
1/ Les Ischyromyidés et leurs descendants	293
2/ Protoptychidae, <i>Prolapsus</i> (famille indét.) et <i>Guanajuatomys</i> (famille indét.)	295
3/ Cricétidés et Zapodidés	296
4/ Théridomyidés	297
5/ Cténodactylidés	297
6/ Phiomorphes	298
7/ Conclusions générales	300
8/ Bibliographie	300

*Laboratoire d'Evolution des Vertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier cedex.

RESUME

Les niveaux du Tertiaire ancien d'Asie ont livré de nouveaux fossiles qui permettent de nouvelles interprétations à propos de la radiation initiale des Rongeurs. Le problème de l'origine des Rongeurs est en premier lieu abordé : considéré comme un groupe frère des Lagomorpha, on peut en rechercher les ancêtres parmi les Mixodontia. On rappelle ensuite les données récentes sur l'origine des groupes de Rongeurs modernes. Un schéma général de cette diversification est proposé.

ABSTRACT

About the early radiation of Rodents, we have now from the early tertiary of Asia, a new fossil record, and we can do new interpretations. First the problem of the origin of Rodents is studied : considered as a sister group of Lagomorpha, it is possible to find their ancestors between the Mixodontia. Second the new facts about the origin of modern groups of Rodents are reviewed. A general scheme of this diversification can be proposed.

INTRODUCTION

On considère à l'heure actuelle que tous les groupes modernes de Rongeurs sont les descendants d'un groupe souche unique, les Protrogomorpha. Cette hypothèse, que l'on doit essentiellement à A.E. Wood et qu'il a exposée à diverses reprises (1962, 1965), se fonde pour l'essentiel sur les trouvailles de Rongeurs fossiles faites dans l'Eocène inférieur d'Amérique du Nord et d'Europe. D'après ce registre fossile il a été possible de relever chez ce groupe ancestral de Rongeurs fossiles les principaux caractères anatomiques suivants :

- Une incisive supérieure et une inférieure avec émail de type paucisérial.
- Position en ciseau de ces incisives et grand développement d'une diastème.
- Formule de la denture jugale : $\frac{P3/P4/M1-3/}{P/4 M/1-3}$
- Structure zygomassétérique de type protrogomorphe.
- Circulation carotidienne au niveau de l'oreille moyenne de type primitif (cf. Walhert 1974).

On voit donc que les Rongeurs les plus anciens possèdent les traits principaux du groupe et qu'en particulier l'appareil masticateur de type Rongeur est connu dès l'Eocène inférieur. Si l'on se préoccupe maintenant d'essayer de discerner d'où est issu ce type Rongeur, dans quel groupe zoologique primitif il a le plus de chances de s'enraciner, le problème est plus complexe. Jusqu'à ces dernières années deux principales hypothèses avaient été proposées. Pour A.E. Wood (1962, 1977) et McKenna (1961), c'est en Amérique du Nord que se situerait le centre de dispersion du groupe et c'est au voisinage de certains primates primitifs qu'il faudrait rechercher son origine. Nous avons exposé par ailleurs (Hartenberger, 1977) qu'il était plus vraisemblable de considérer Rodentia et Lagomorpha comme deux groupes frères ; c'est la région asiatique qui, dans

cette hypothèse, serait le centre de dispersion de ces deux ensembles. F.S. Szalay (1977) arrive à des conclusions voisines dans sa tentative de systématique de l'ensemble des Eutheria.

Brièvement résumé, tel était l'état de la question, et l'on n'aura pas été sans remarquer que les hypothèses étaient relativement ambitieuses, en regard du registre fossile assez pauvre : en particulier l'Asie n'avait livré jusqu'à ces dernières années que bien peu de données. Mais de nouveaux fossiles ont été découverts dans le Tertiaire ancien d'Asie, et ce dans de nombreuses régions (Pakistan, Indes, Kazakshtan, Mongolie, Chine). La confrontation de ces données, au travers des publications afférentes et grâce à des observations personnelles, me conduisent à réexaminer les problèmes, et à construire de nouvelles hypothèses à la fois à propos de l'origine des Rongeurs, et à propos de l'histoire de leur radiation au cours de l'Eocène, qui conduit à leur diversification en plusieurs sous-ordres.

Cette revue de la question me permettra d'une part de conforter mon hypothèse sur l'origine des Rodentia, d'autre part d'envisager sous un jour nouveau le problème de la diversification du groupe, dans laquelle les Protrogomorpha *sensu* Wood ne semblent pas avoir joué le rôle central qu'on leur attribue généralement.

Il m'est agréable, à l'occasion de son jubilé, de dédier ce travail à M. Lavocat, l'un des pionniers et des plus grands artisans des recherches sur les Rongeurs fossiles en Europe.

I. — ORIGINE DES RONGEURS

Outre l'analyse des caractères anatomiques que l'on peut faire (Hartenberger, 1977) il convient de répondre à un certain nombre de questions : problèmes de répartition du groupe au début de son histoire, problèmes de son enracinement au sein des groupes plus primitifs. Dans les deux cas, les problèmes de biochronologie et de corrélations ont une importance certaine que l'on ne peut escamoter.

1/ LES ISCHYROMYIDES SONT-ILS CONNUS EN ASIE ?

Le groupe central des Protrogomorphes est celui des Ischyromyidés (=Paramyidés, cf. Black, 1968). Il est donc important de connaître leur répartition au tout début de l'histoire des Rongeurs. *Paramys*, type ancestral du groupe, a été signalé en Amérique du Nord et en Europe (Wood 1962, Michaux 1968). La première question que nous allons poser est celle de la présence éventuelle de ce groupe dans les niveaux du Tertiaire inférieur d'Asie.

Le travail récent de N.S. Shevyreva (1976) constitue une revue des Rongeurs éocènes d'Asie qui conclut à la présence des Ischyromyidés et Sciuravidés (descendants des premiers) dans la région asiatique. Comme l'a déjà fait remarquer A.E. Wood (1977), il convient en fait de rapprocher ces genres asiatiques des Cténodactylidés : *Tamquamys*,

Saykanomys, *Petrokoslovia*, *Yuomys* sont des Cténodactylidés primitifs, au même titre que *Birbalomys* de l'Eocène moyen des Indes (Sahni et Khare, 1973) et que les formes de la même période attribuées par Hussain *et al.* (1978) aux Chappatimyidae.

Seuls resteraient alors à ranger parmi les Ischyromyidés quelques fossiles isolés dont nous allons faire la revue.

a/ « *Microparamys* » *lingchaensis* LI, 1979.

Le spécimen est une mandibule unique. A ses côtés a été trouvé un ensemble faunique qui signe l'Eocène inférieur : un Coryphodontidae nouveau ; *Propachynolophus hengyangensis* YOUNG ; un Didymoconidae nouveau et un Eurymylidae nouveau (cf. à son propos le paragraphe consacré à ce groupe). A notre avis, il s'agirait du gisement à Rongeur le plus ancien de Chine, encore qu'il soit difficile de faire des corrélations précises étant donné la nouveauté de cette faune. Mais il est fort probable que ce gisement est d'un âge très voisin et même plus ancien que celui qui a livré *Tamquamys tantillus* SHEVYREVA en Union Soviétique. L'observation minutieuse des figurations disponibles nous conduit à plusieurs remarques : la P/4 est remarquablement petite ; un hypoconulide net existe à la M/1 et à la M/2 ; l'ectolophide ne relie que mésostylide et hypoconide, et n'est pas développé antérieurement. Cet ensemble de caractères nous paraît plus compatible à un rattachement aux Cténodactylidés primitifs (type *Saykanomys*) qu'aux Ischyromyidés. Il est évident que l'observation des dents supérieures seules permettra de trancher. Mais nous voulons insister ici sur le fait qu'il ne s'agit certainement pas d'une forme que l'on peut rattacher à *Microparamys*, non plus qu'elle peut l'être aux Ischyromyidés.

L'observation de la figuration de la mandibule telle qu'elle est donnée (pl. II, fig. 16) ne permet pas d'affirmer d'ailleurs qu'il s'agit d'une mandibule de Rongeur : le contour rectiligne du diastème (est-ce un défaut de figuration ?) en particulier laisse quelque doute à ce propos. La description de la région symphysaire et de l'incisive devrait éclairer davantage. En tous les cas cette mandibule rappelle beaucoup celle attribuée à *Heomys*, beaucoup plus que celles des Rodentia de l'Eocène inférieur.

b/ Deux autres spécimens ont été rapportés avec doute à des Ischyromyidés par M. Dawson (1964, p. 4) et Li (1963, p. 155). De fait, ces deux fossiles étant très fragmentaires, aucune attribution familiale précise ne peut être faite : il s'agit de Rodentia indéterminés.

c/ Sahni et Srivastava (1976) ont attribué avec doute à *Franimys* une P4/ isolée. Ayant revu l'ensemble du matériel des Indes il nous apparaît maintenant que cette P4/ appartient à une forme dont le reste de la denture est caractéristique des Cténodactylidés primitifs.

d/ *Tamquamys tantillus* SHEVYREVA, 1971.

Trouvé dans « l'éocène inférieur - base de l'éocène moyen » du vallon de Zaïssan, *Tamquamys tantillus* est l'un des rongeurs d'Asie les plus primitifs jamais décrits. On

constate que tous les caractères de Cténodactylidés primitifs y sont déjà présents : grand foramen infraorbitaire, position de l'hypocône par rapport au protocône, hypoconulide très développé. L'absence de crêtes transverses, la taille et le développement de la P4/, la position de l'arc zygomatique, le moindre développement de l'hypocône et l'absence d'ectolophide le distinguent de *Saykanomys*. Ainsi l'un des Rongeurs les plus anciens décrits en Asie, si ce n'est le plus ancien, est réferrable aux Cténodactylidés et non pas aux Ischyromyidés tels qu'on les connaît en Amérique du Nord et en Europe¹. Cela implique donc que très tôt dans l'histoire de la radiation des Rodentia, il y a eu ségrégation en au moins deux groupes, correspondant l'un au stock euraméricain (Ischyromyidés), l'autre asiatique aux Cténodactylidés.

2/ *HEOMYS ORIENTALIS* LI EST-IL UN RODENTIA ?

Grâce à l'amabilité du Dr Li qui nous en a communiqué un moulage, il nous a été possible d'étudier ce spécimen. Avant de passer à l'examen des caractères de ce fossile, nous rappellerons les données biostratigraphiques qui permettent d'en préciser l'âge.

a/ Age du gisement.

Cinq autres mammifères ont été découverts aux côtés de *Heomys orientalis* dans la localité V.P. 71017 : un Deltatheriidae (*Hyracolestes ermineus* MATTHEW et GRANGER), un Notoungulata (*Synostylops promissus* TANG et YAN), un Pantodonta (*Archaeolambda tabiensis* HUANG), un Anagalidae et un Eurymilidae (*Mimotona wana* LI). Comme le précisent les auteurs de ces découvertes, il est difficile d'avoir une indication précise sur l'âge du gisement en se fondant sur ces fossiles. *H. ermineus* connu dans la faune de Gashato et dans celle de Nemegt est un animal « biostratigraphically indeterminate » comme le font remarquer Szalay et McKenna (1971). La meilleure indication stratigraphique est sans doute celle fournie par *Archaeolambda tabiensis*, Pantodonte moins évolué que *A. planicanina* de Nemegt et dont il pourrait être l'ancêtre. L'association de *Heomys orientalis* et d'un Pantodonte primitif plaide en faveur d'un âge Paléocène supérieur.

Dans les environs de ce gisement plusieurs autres localités ont été découvertes par les chercheurs chinois et d'après leur expérience de terrain et les faunes récoltées, ceux-ci attribuent cet ensemble de gisements au Paléocène. Ils précisent que la localité V.P. 71017 (à *Heomys*) pourrait être parallélisé avec le Torrejon d'Amérique du Nord.

Dans l'état actuel des connaissances, il est un peu illusoire de faire des corrélations très précises entre faunes de régions aussi éloignées. Mais il semble qu'attribuer un âge Paléocène supérieur (entre - 60 et - 55 M environ), c'est-à-dire nettement antérieur aux gisements à Rongeurs les plus anciens d'Amérique du Nord et d'Europe, (et plus ancien aussi que Gashato) ne souffre pas contestation.

1. Il en est de même de formes aussi anciennes (Eocène inférieur) que notre collègue D. Dashzeveg a eu la gentillesse de nous montrer, provenant de nouveaux gisements de Mongolie.

Gingerich et McKenna (1980), dans une brève revue des problèmes de corrélation possibles entre faunes asiatiques et nord-américaines, attribuent un âge « Clarkforkian » aux faunes asiatiques à *Archaeolambda*, soulignant la difficulté qu'il y a à porter une appréciation. Leurs conclusions sont donc peu éloignées des nôtres.

b/ Principaux caractères de *Heomys orientalis*

Li Chuan Kuei, premier descripteur du fossile, a fait état des caractères de rongeur que l'on pouvait constater :

- long diastème (2 fois plus court à la mandibule qu'au maxillaire) ;
- une incisive inférieure et une supérieure avec émail pauciserial ;
- formule dentaire réduite.

L'aspect du fossile est à première vue très troublant et ce n'est qu'en deuxième examen que l'on s'aperçoit que deux caractères interdisent de le ranger parmi les Rodentia :

— sur le plan de l'anatomie de l'avant-crâne il apparaît que la rangée dentaire supérieure n'est pas exactement à la verticale de la cavité orbitaire, comme c'est le cas chez tous les Rodentia. Le ramus inférieur de l'arc zygomatique est très épais, sa base occupant une largeur correspondant à la largeur de P3/-M1/. Le plateau zygomatique est incliné à 45° et d'allure peu différente de celui de *Palaeosciurus* (hors l'absence de tubercule massétérique) mais le ramus est ici beaucoup plus épais. Le foramen infraorbitaire est assez ouvert. En vue latérale les incisives pourraient être qualifiées d'opisthodontes ;

— sur le plan de la morphologie dentaire on voit d'emblée que le dessin dentaire est assez éloigné du dessin dentaire des Rodentia de l'Eocène inférieur. Les dents d'*Heomys* ont en particulier un caractère hypsodonte marqué. Mais l'on peut aussi se demander dans quelle mesure ce caractère progressif a modifié le dessin primitif du plan des ancêtres d'*Heomys* : le caractère hypsodonte se manifeste essentiellement par un développement de l'ensemble protocône-hypocône. On note aux dents inférieures une élévation de la dent, chez qui par ailleurs le paraconide a disparu.

c/ Conclusion sur *Heomys orientalis*.

Ce fossile présente de nombreux caractères autapomorphes que l'on n'avait jusque là rencontrés que chez les Rodentia ou les Lagomorpha (cf. Hartenberger, 1977). Seule la denture est assez différente des Rodentia de l'Eocène inférieur.

L. Sych (1971) avait proposé de ranger *Eurymilus* au sein du nouvel ordre des Mixodontia, alors que l'on ne soupçonnait pas encore la diversité atteinte par ce groupe en Asie au début du Cénozoïque. On peut proposer de ranger dans cet ensemble, outre *Eurymilus*, les formes récemment décrites par divers auteurs : *Mimotona*, *Rhombomylus*, *Gomphos*, *Matutinia*, *Hypsimitus* et bien sûr *Heomys*. Cet ensemble connaît une radiation adaptative remarquable en Asie et il faut noter que toutes les formes connues montrent une nette tendance à l'hypsodontie.

Le caractère hypsodonte chez des animaux de la taille d'*Heomys* ou *Eurymilus* ne se manifeste au Paléocène que dans la région asiatique. Il y a là une caractéristique singulière des faunes asiatiques par rapport à celles d'Amérique du Nord et d'Europe : il faut certainement y voir le reflet d'un contexte paléoécologique original. Mais mieux comprendre les compositions fauniques et l'écologie de ces faunes passe par un inventaire plus complet des formes qu'il ne l'est à l'heure actuelle.

Toujours est-il que ce caractère adaptatif est présent chez tous les Mixodontia du Paléocène alors que les Rodentia primitifs de l'Eocène basal sont tous brachyodontes, que ce soient les Ischyromyidés nord américains ou les Cténodactylidés asiatiques.

F.S. Szalay (1977) a présenté récemment une hypothèse phylogénétique de l'ensemble des Eutheria (*o.c.*, fig. 1) et c'est à la partie qui concerne les groupes dits monophylétiques Rodentia, Anagalida, Mixodontia, Macroscelidea, Duplicidentata, que nous suggérerons quelques amendements.

3/ RAPPORT DES RODENTIA AVEC LES AUTRES ORDRES

F.S. Szalay (1977) a proposé récemment une classification des Eutheria dans lesquels la cohorte des Glires regroupe les ordres des Leptictimorpha, des Rodentia et des Lagomorpha. Ce dernier ensemble regroupe les sous-ordres des Anagalida, Mixodontia, Macroscelidae, Duplicidentata, et il considère que les Zalambdalestidae et les Didymiconidae sont des Lagomorpha incertae sedis.

Pour S. Kielan (1979) les Zalambdalestidae sont un groupe qui a une originalité certaine et que l'on ne peut pas inclure aux Lagomorpha.

De notre côté, les relations phylogénétiques possibles entre ces différents ensembles sont schématisés à la figure 1 ; elles diffèrent légèrement du schéma proposé par F.S. Szalay (*o.c.*, fig. 1). Mais, à notre avis, le problème que pose l'ensemble des Rodentia ne se situe pas au niveau des rapports avec d'autres groupes de mammifères mais réside dans une question interne au groupe : quel est son degré de monophylétisme ? En effet, étant donné les résultats que l'on a à l'heure actuelle qui permettent de dire que dès les premiers moments de son histoire deux groupes, au moins, ont coexisté, l'un en Asie, l'autre en Amérique du Nord et en Europe, on peut se poser cette question, étant entendu que cet ensemble est manifestement issu des Mixodontia. Mais n'y a-t-il pas eu plusieurs groupes souches, très tôt séparés, qui ont assuré dans des régions biogéographiques différentes, la diversification de cet ensemble des Rodentia. Si les fossiles ne permettent pas de répondre directement à cette question, il nous paraît intéressant d'essayer de la résoudre indirectement en analysant les données actuelles sur la radiation éocène des groupes modernes de Rongeurs, groupes presque tous individualisés dès l'Eocène supérieur.

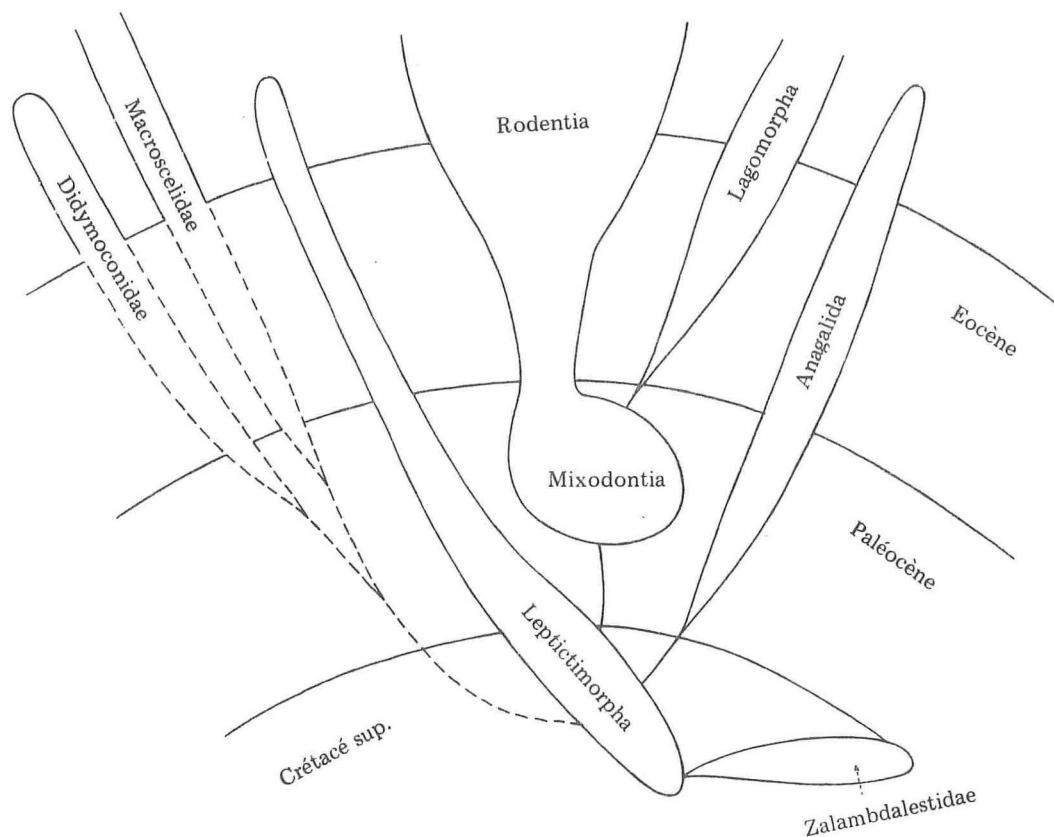


Fig. 1. — Relations des Rodentia avec les groupes de Mammifères les plus proches.

II. — DIVERSIFICATION DES RODENTIA

La plupart des groupes de Rongeurs modernes sont connus et identifiés dès l'Eocène supérieur. Mais, parmi eux, quelques-uns seulement peuvent être rapprochés sans discussion de formes précises, plus anciennes et plus primitives : bien des groupes modernes apparaissent brutalement dans le registre fossile, et il y a un saut évolutif important entre eux et les rongeurs plus primitifs vers lesquels tout naturellement on porte le regard, afin d'en rechercher les ancêtres possibles.

Deux raisons au moins peuvent être données à cela. La plus fréquemment évoquée constate que le registre fossile n'est que partiel et que les « formes de transition » n'ont que peu de chances d'être fossilisées. Il ne faut ni la surestimer ni la sous-estimer : il est vrai que bien des régions, bien des niveaux, parce qu'inexplorés, n'ont livré que peu ou pas de fossiles. La dernière décade, qui a vu un grand développement de notre connaissance des Rongeurs, parce qu'ils étaient systématiquement recherchés, montre bien que depuis l'œuvre magistrale de Stehlin et Schaub, des progrès considérables dans la compréhension de la phylogénie des Rongeurs ont été accomplis. Au cours de ces recherches nombre de « formes de transition » ont été débusquées. L'autre raison me semble être une conséquence que l'on pourrait qualifier de travers de la taxonomie (ou des taxonomistes !) : lorsqu'on est arrivé à identifier une forme souche plausible pour un groupe moderne donné, il est très fréquent que son statut taxonomique soit surévalué ; on lui confère souvent un rang systématique élevé, ce qui a pour conséquence de l'isoler. Au contraire, son statut de « chaînon manquant » devrait incliner à mieux intégrer la compréhension systématique du groupe, et matérialiser cette intégration par une systématique de rang peu élevé. Deux cas frappants peuvent être cités : la famille des Eutypomyidae groupe souche des Castoridés, et celle des Chappatimyidae qui sont des Cténodactylidés primitifs.

Dans la brève revue que nous présentons ci-dessous, et par delà ces difficultés, nous avons choisi de faire une revue de l'état des connaissances sur l'origine des principaux groupes de rongeurs. Le but en est d'essayer d'effacer les faux problèmes et préciser les questions qui peuvent être résolues grâce à une amélioration de notre connaissance du registre fossile. Trois groupes ne seront pas évoqués ici parce qu'ils sont connus beaucoup plus tardivement dans le registre fossile : Hystricidés, Anomaluridés, Pédetidés.

1/ LES ISCHYROMYIDES ET LEURS DESCENDANTS

Quelques groupes seulement trouvent leurs ancêtres chez les Ischyromyidés nord-américains ou européens. Ceci est parfois si évident que les formes de transition ont un statut familial difficile à fixer : on hésite à les placer dans la famille dont ils sont les ancêtres parce qu'ils n'en ont pas tous les caractères, et il est difficile de les considérer comme des Ischyromyidae tant leurs caractères évolués les en éloignent. On verra aussi, qu'à une exception près, les Gliridés, tous ont enrichi le registre fossile du territoire nord-américain.

a/ Sciuravidés

Les auteurs américains les considèrent comme les plus directs descendants des Ischyromyidés. Ce sont essentiellement leurs molaires quadrituberculaires et un foramen infra-orbitaire plus vaste qui les distinguent du groupe souche. Mais comme le remarque Wood (1965) les plus anciens sont difficilement distinguables des Ischyromyidés contemporains. Pour leur aire de répartition il ne semble pas qu'il soit justifié de l'étendre à la région asiatique : tous les prétendus Sciuravidés asiatiques sont en fait, comme on le verra, des Cténodactylidés.

On a souvent spéculé sur le devenir de ce groupe : différents auteurs ont envisagé d'y enracciner les Cricétidés, les Zapodidés, les Géomyidés. A notre avis, seul ce dernier groupe a toutes chances d'être le descendant direct des Sciuravidés. A ce titre *Griphomys* Wilson, considéré d'ailleurs suivant les auteurs comme un Sciuravidé ou un Géomyidé, est une forme qui peut assumer le titre de forme intermédiaire. Pour les Cricétidés et Zapodidés nous en parlerons ultérieurement.

b/ *Cylindrodontidés*

Les plus anciens ont été signalés dans l'Eocène moyen d'Amérique du Nord. Caractères craniens et dentaires montrent qu'ils sont étroitement apparentés aux Ischyromyidés et il semble bien que ce groupe de rongeurs fouisseurs, à dents hypsodontes pour les plus évolués, soit l'un des descendants les plus directs du stock ancestral nord-américain au point que Walhert (1974) considère cet ensemble comme une sous-famille des Ischyromyidae (*sensu* Wood).

Spurimus (Black, 1971) considéré par son auteur comme un Ischyromyidé évolué, doit être selon Wood rangé parmi les *Cylindrodontidés* dont il pourrait constituer la forme ancestrale. Ce point de vue semble très vraisemblable, mais l'on doit noter qu'il n'existe aucun reste crânien de *Spurimus* qui permette de confirmer ou infirmer de façon définitive ce point de vue.

Pauromys (Peterson, 1919) et *Mysops* (Leidy, 1871) sont deux formes primitives classiquement attribuées aux *Cylindrodontidae*. Il n'en est pas de même, à notre avis, de *Petrokslovia* (Shevyreva, 1972) forme du registre asiatique : l'anatomie crânienne des formes évoluées de ce groupe et les observations que nous avons pu faire sur une espèce primitive conduisent à l'attribuer aux Cténodactylidés.

c/ *Castoridés*

Une analyse cladistique des caractères anatomiques de *Eutypomys*, Matthew et des autres *Castoridés* plus modernes, a permis à Walhert (1977) d'établir que ces deux ensembles étaient très proches et qu'ils pouvaient être rassemblés au sein des *Castorimorphes*. Cet auteur rejoint en cela les opinions de A.E. Wood (1937). Bien qu'il ne soit pas possible de présenter un schéma phylétique très précis de l'ensemble des *Castorimorphes*, pour leur origine Wood (1974) a proposé *Janimus* DAWSON de l'Eocène supérieur.

d/ *Géomorphes*

L'ensemble des *Géomorphes* comprend, outre les Géomyidés et Hétéromyidés, les Eomyidés qui, dans l'état actuel des connaissances, sont les plus anciens représentants du groupe.

L'homogénéité de cet ensemble s'est confirmé au fil des découvertes depuis Scott (1895) qui semble avoir été le premier à faire cette hypothèse (*in* Walhert 1978) jusqu'aux études très récentes de Wood (1974) et Walhert (*o.c.*) confirmant par leurs études de morphologie dentaire et d'anatomie crânienne la cohérence de cet ensemble des *Géomorphes*.

Wilson (1940, 1949) a proposé *Griphomys* comme plus ancien représentant des Géomyidés, et cette hypothèse semble s'étayer au fil des découvertes (Lillegraven 1978). Le schéma dentaire de *Griphomys* évoque celui des Sciuravidés.

e/ Gliridés

Dès l'Eocène moyen en Europe on rencontre des Gliridés primitifs (*Eoglivavus* Hartenberger, 1971). L'hypothèse que ces formes s'enracinent au sein des Microparamyinae européens n'a souffert à ce jour aucune contradiction. Il est à remarquer cependant qu'aucun reste d'anatomie crânienne n'est venu à l'appui de cette démonstration. Par contre, récemment, Walhert (1978) n'apportant aucun matériel nouveau n'a pas craint de proposer un cladogramme dans lequel il place côte à côte Dipodoidea, Muroidea et les Myoxoidea (= Gliridés), dans l'ensemble Myomorpha, groupe frère selon cet auteur, des Geomorpha. Cette proposition ne peut pas être considérée comme fondée. En effet, pour lui, des Microparamyinéés sont à l'origine de ces différents groupes. Cependant, il oublie que si Microparamyinéés il y a, il est certain que les formes européennes et américaines sont séparées depuis une dizaine de millions d'années, lorsqu'un groupe européen donne naissance aux Gliridés.

f/ Premières conclusions

Comme on a pu le voir, un nombre limité de groupes peuvent être enracinés au sein des Ischyromyidés. A une exception près il s'agit de groupes nord-américains. Certains auteurs ont envisagé que d'autres groupes pouvaient avoir vu le jour en Amérique du Nord : mais leurs hypothèses sont suffisamment battues en brèche pour qu'il nous ait paru judicieux de les considérer à part.

2/ PROTOPTYCHIDAE, *PROLAPSUS* (FAMILLE INDET.) ET *GUANAJUATOMYS* (FAMILLE INDET.)

A propos de cette famille et de *Prolapsus* on rappellera brièvement ici le problème de l'origine des Caviomorphes d'Amérique du Sud. R. Lavocat (1971, 1973, 1974) et R. Hoffstetter (1972, 1976) ont accumulé un certain nombre d'observations et de constatations qui plaident en faveur d'une origine africaine des Caviomorphes. Leurs déductions se fondent essentiellement sur l'observation et l'étude minutieuse des faunes oligocènes d'Amérique du Sud et du Miocène d'Afrique orientale, ainsi que sur des observations faites sur les actuels. En face de ces arguments, A.E. Wood (1950, 1972, 1973, 1979) oppose l'idée que les Caviomorphes sont issus de formes ancestrales nord-américaines et, à l'appui de ses dires, il présente *Prolapsus sibilatoris* de l'Eocène moyen d'Amérique du Nord, qui a une mandibule hystricognathe, seul rongeur de cet âge présentant ce caractère. Les dents supérieures et le crâne de *Prolapsus* sont inconnus. On connaît aussi comme ancêtre possible des Caviomorphes en Amérique du Nord, *Protoptychus hatcheri* dont le crâne présente un vaste foramen infra-orbitaire qui assurait le passage de la partie médiane du masséter, et de profondes fosses ptérygoïdes. Quant à la mandibule, Walhert (o.c., p. 14) écrit qu'elle est presque hystricognathe alors que

A.E. Wood (1973, p. 29) estime qu'elle est sciurognathe : aucune description ou figuration précises ne permettent de trancher.

C.C. Black et J.J. Stephens (1973) ont décrit de leur côté *Guanajuatomys*, autre forme hystricognathe de l'Amérique du Nord, mais ils précisent que, par sa morphologie dentaire, il est exclu que ce soit là un ancêtre possible des Caviomorphes.

Ainsi le débat paraît-il à l'heure actuelle encore très ouvert avec, d'un côté, un faisceau d'arguments très solides en faveur de l'origine africaine des Caviomorphes et, de l'autre, outre quelques contre-arguments, la preuve manifeste que des modèles hystricognathes sont apparus au sein des faunes nord-américaines. La pauvreté du registre fossile éocène en Afrique et en Amérique du Sud ne permettent pas de trancher dans ce débat qui demande expressément, pour être alimenté à l'heure actuelle, la découverte de nouveaux fossiles.

3/ CRICETIDES ET ZAPODIDES

Le plus ancien Cricétidé indubitable a été signalé pour la première fois par Zdansky (1930) dans le gisement Eocène supérieur de River Section (Honan, Chine). Depuis, des confirmations quant à l'âge de ce gisement et des précisions quant à sa composition faunique ont été apportées : l'âge éocène supérieur « anté grande coupure » par référence au registre fossile européen s'est avéré hautement probable ; aux côtés de ce Cricétidé dans le même gisement, il existe un Zapodidae (Hartenberger *et al.*, 1976 et Li *et al.*, 1976).

Face à ces fossiles et quant à l'origine des Cricétidés, l'hypothèse la plus fréquemment avancée est celle défendue par Lindsay (1977), selon laquelle *Simimys* (Eocène supérieur d'Amérique du Nord) pourrait être à l'origine de cet ensemble des Cricétidés. Plusieurs objections peuvent être faites. Tout d'abord, envisager une origine nord-américaine pour un groupe dont le plus ancien représentant certain appartient au registre fossile asiatique paraît peu logique. D'autre part, les figurations du matériel dentaire attribué au genre *Simimys* et en particulier le dessin dentaire des M1/ supérieure et inférieure ne plaident pas en faveur d'une parenté proche avec les Cricétidés, que ce soit les *Eumys* comme le font remarquer Lillegraven et Wilson (1975), que ce soit les *Eucricetodon*. Resterait les arguments anatomiques (arc jugal) : la lecture attentive des notes afférentes et l'observation des figurations de spécimens attribués à *Simimys* ne permettent pas de conclure à une filiation possible entre Dipodidae et *Simimys* d'une part, et Cricétidé et *Simimys* d'autre part. Il reste que, par certains aspects, *Simimys* a pu atteindre le grade Cricétidé (morphologie des M2/, nombre de dents jugales) ou le grade Dipodidé (morphologie de l'arc orbitaire). Mais ceci est du domaine des convergences si courantes chez les Rongeurs.

Il est plus plausible, en tout état de cause, d'envisager une origine asiatique pour un groupe dont les plus anciens représentants sont attestés en Asie.

Quant aux Zapodidae nous avons déjà dit que le plus ancien provenait du même gisement de River Section (Hartenberger *et al.*, 1976). Lindsay (1977) avait aussi envi-

sagé que *Simimys* pouvait être un ancêtre possible des Zapodidae, hypothèse relatée par Lillegraven et Wilson (1978). Comme pour les Cricétidés et pour les mêmes raisons il semble raisonnable d'exclure le territoire américain comme centre d'origine de ce groupe. Les ressemblances entre Zapodidés et Cricétidés permettent de penser qu'ils ont un ancêtre commun.

4/ THERIDOMYIDES

Protadelomys est le premier Théridomyidé indubitable du registre fossile européen. A l'apparition de ce groupe, la quasi-totalité des Ischyromyidés européens ont disparu : seuls *Plesiarctomys* et *Ailuravus*, formes de grande taille, persisteront lors de la radiation Théridomyidienne ainsi que les Gliridés descendants des microparamyins.

L'hypothèse que les Théridomyidés sont les descendants d'une souche européenne d'Ischyromyidae semble de premier abord la plus vraisemblable, mais aucun argument fossile n'est venu la confirmer à ce jour. Par ailleurs, les particularités anatomiques de ce groupe, entre autres le type très primitif de vascularisation de l'oreille moyenne (Lavocat 1965) plaident en faveur de son originalité. Nous avons nous-même envisagé qu'il pouvait s'agir d'un groupe d'origine « asiatique » qui aurait réussi une radiation en Europe au début de l'Eocène moyen, sans pour autant apporter aucun argument à cette hypothèse. Le problème de l'origine des Théridomyidés comme celui de nombreux autres groupes eurasiatiques ou africains (Cricétidés, Zapodidés, Phiomorphes) reste entier.

5/ CTENODACTYLIDES

Ce sont à ce jour les plus anciens Rodentia connus en Asie. *Tamquamys* et *Saykanomys* ont en effet été identifiés dans des niveaux de l'Eocène inférieur. Initialement ils avaient été rapportés aux Sciuravidae, mais les recherches ultérieures (A.E. Wood 1977) ont montré clairement leur appartenance aux Cténodactylidés. Leinders *et al.* (1978) se fondant sur la description de matériel de l'Eocène moyen du Pakistan, ont créé pour ces Cténodactylidés primitifs un taxon nouveau, les Chappatimyidae : il n'en demeure pas moins que tous les caractères familiaux du groupe sont nettement observables chez ces Rongeurs au stade évolutif près.

Il paraît difficile de faire dériver le schéma dentaire que l'on trouve chez les Cténodactylidés primitifs, de celui de n'importe quel autre groupe de Rongeurs contemporains (Ischyromyidae et Sciuravidae) : aux dents supérieures l'hypocône est nettement séparé du protocône et en continuité avec le cingulum postérieur et souvent occupe une position plus linguale que le protocône ; aux molaires inférieures le développement de l'hypoconulide très isolé et qui est une cuspside aussi importante que l'entoconide et l'hypoconide sont les caractères les plus frappants. A notre avis, il s'agit là d'un dessin dentaire original. Tout aussi original que le dessin dentaire de *Paramys*. Si on compare le dessin dentaire des dents supérieures de *Tamquamys* ou *Saykanomys*, avec celui de *Heomys*, on constate une assez grande ressemblance : l'hypocône en particulier y occupe

la même position et est très séparé du protocône. On peut penser qu'il s'agit là de la manifestation d'un caractère primitif. Toujours est-il que, sur ce point, Cténodactylidés primitifs et *Heomys* sont très proches et différent des Ischyromyidés, dont le schéma dentaire paraît être dérivé d'un autre type. Pour les dents inférieures, les M/1 et M/2 d'*Heomys* se rapprochent de celle des *Saykanomys*. Mais il faut noter chez *Heomys*, outre la présence d'une P3/, l'extension du talonide de la M3/.

Comme il a été dit précédemment, les Cténodactylidés possèdent un vaste f.i.o. Cet ensemble de faits inclinent à envisager qu'Ischyromyidés et Cténodactylidés ne dérivent pas les uns des autres. Il semble, dans l'état actuel des connaissances, que très tôt deux stocks de Rongeurs ont été isolés : l'un en Amérique du Nord et en Europe, l'autre en Asie. De plus, nous pensons que plusieurs groupes, comme nous l'avons indiqué précédemment, n'ont pas à ce jour trouvé d'ancêtres satisfaisants au sein des Paramyidés et Cténodactylidés déjà connus. Ce sont les Thériatomyidés, les Cricétydés et Zapodidés, les Phiomorphes et peut-être les Caviomorphes. C'est en Asie que doivent être recherchés, à notre avis, les formes ancestrales de ces groupes.

Cette discussion nous conduit à abandonner (peut-être provisoirement !) l'hypothèse de Wood envisageant un stock unique protrogomorphe ancêtre de tous les groupes modernes de Rongeurs. Il apparaît que les premiers temps du grade Rodentia ont vu la naissance de plusieurs groupes liés à une histoire biogéographique complexe, comme le montrent les découvertes récentes, qui renouvellent sans cesse les questions de migration et de mouvements fauniques.

6/ PHIOMORPHES

On ne peut, à l'heure actuelle, que conjecturer à propos de leur origine : ils apparaissent dans le Fayoum tels qu'en eux-mêmes. Ont-ils atteint très précocement l'Afrique ? Aucun gisement ne permet d'infirmer ou confirmer l'hypothèse. Pour Wood (1974) c'est un ancêtre de type *Reithroparamyinae*, originaire d'Asie du Sud-Est, qui aurait engendré le groupe. Mais nous avons dit précédemment qu'à ce jour aucun Ischyromyidé n'avait été trouvé dans le registre asiatique. Pour Hussain *et al.* (1978) les *Chapatimyidae* (= Cténodactylidés primitifs) pourraient en être les ancêtres : les arguments de morphologie dentaire sont faibles, voire inexistantes. Pour notre part, il ne nous semble pas déraisonnable de supposer qu'il a existé un groupe primitif dans l'ancien monde autre que celui des Cténodactylidés. Les ressemblances au niveau du dessin dentaire que l'on peut relever entre Zapodidés-Cricétydés, Phiomorphes (et Caviomorphes), Thériatomyidés, le laissent supposer,... en attendant de mieux connaître l'histoire paléontologique des régions asiatiques et africaines à l'Eocène.

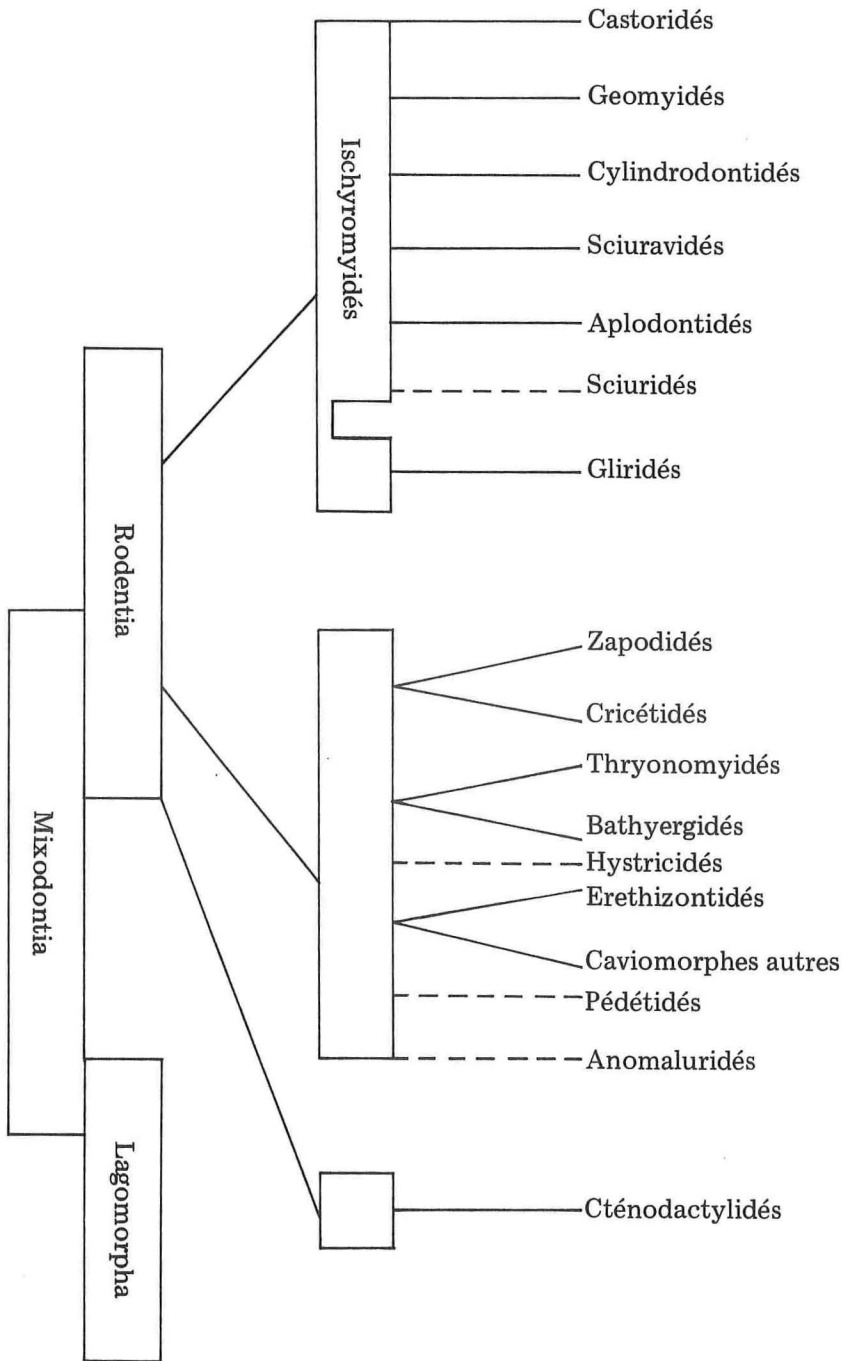


Figure 2. — Relations des principaux groupes de rongeurs modernes avec les 3 principaux ensembles souches.

7/ CONCLUSIONS GENERALES

Ce tour d'horizon des nouvelles données et questions posées permet de dresser le bilan suivant :

— Mixodontia, Duplicidentata, Rodentia, Macroscelidae et Anagalida dérivent d'un même stock.

— Certains Mixodontia du Paléocène présentent la plupart des caractères qui signent le grade Rodentia.

— C'est en Asie que se situe le centre d'origine principal des Rodentia.

— Les plus anciens Rodentia connus de la région asiatique sont tous réferrables aux Cténodactylidés.

— Ils sont pénécotemporains des Ischyromyidés présents en Amérique du Nord et en Europe.

— Un certain nombre de groupes n'ont pas trouvé à ce jour d'ancêtre plausible parmi les formes primitives déjà décrites. Il s'agit des Théridomyidés, Cricéidés, Zapodidés, Phiomorphes et Caviomorphes (et les Pédétidés, Anomaluridés, Hystricidés).

— Les Rodentia nous paraissent, à l'heure actuelle, beaucoup plus constituer un groupe pour le moins paraphylétique qu'un ensemble monophylétique tel que ce terme est défini dans les modèles cladistiques.

BIBLIOGRAPHIE

- BLACK C.C., 1968. — The Oligocene genus *Ischyromys* and discussion of the family Ischyromyidae. *Annals Carnegie Mus.*, 39 (18), p. 273-305.
- BLACK C.C. et STEPHENS J.J., 1973. — Rodents from the Paleogene at Guanajuato, Mexico. *Texas Tech. Univ. Mus., Occ. pap.*, 14, p. 1-10.
- DAWSON M.R., 1964. — Late Eocene (Mammalia) from Inner Mongolia. *Am. Mus. Novitates*, 2191, p. 1-15.
- HARTENBERGER J.-L., 1968. — Les Pseudosciuridae (Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Lissieu, Egerkingen. *Palaeovertebrata*, 3 (2), p. 27-61, 6 fig., 4 pl.
- HARTENBERGER J.-L., 1971. — Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. *Palaeovertebrata*, 4 (4), p. 97-135, 18 fig., 5 pl.
- HARTENBERGER J.-L., 1973. — Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe, leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, série C*, 132, p. 49-70, 8 fig.
- HARTENBERGER J.-L., 1975. — Evolution des Rongeurs primitifs de l'Ancien Monde. *Coll. int. CNRS* (218), Paris, p. 777-790, 1 pl.
- HARTENBERGER J.-L., 1977. — A propos de l'origine des Rongeurs *Géobios*, mém. spéc. 1, p. 183-193.
- HARTENBERGER J.-L., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M., 1975. — Les Mammifères de l'Eocène supérieur de Chine (gisement de River Section) ; leur place dans l'histoire des faunes eurasiatiques. *3e Réunion Annuelle Sciences de la Terre*, Montpellier (1975), p. 186.
- HOFFSTETTER R., 1972. — Origine et dispersion des Rongeurs hystricognathes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274, D, p. 2867-2870.
- HOFFSTETTER R., 1976. — Histoire des Mammifères et dérive des continents. *La Recherche*, 64, p. 124-138.
- HUSSAIN S.T., DE BRUIJN H. et LEINDERS J.M., 1978. — Middle Eocene Rodents from the Kala Chitta Range Punjab, Pakistan) I, II. *Proc. Koninkl. Neder. Akad. Wetenschappen*, Amsterdam, 81 (série B), p. 74-112, 8 fig., 7 pl.
- LAVOCAT R., 1971. — Affinités systématiques des Caviomorphes et des Phiomorphes. Origine africaine des Caviomorphes. *Ann. Acad. Brasil. Cienc.*, 43, p. 517-522.

- LAVOCAT R., 1973. — Les Rongeurs du Miocène d'Afrique orientale : I Miocène inférieur. *Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier*, Mémoire numéro 1, p. 1-284, 44 pl.
- LAVOCAT R., 1974. — What is an Hystricomorph. *Sim. Zool. Soc. London*, 34, The Biology of Hystricomorph rodents. *Academic Press*, p. 7-19.
- LAVOCAT R., 1976. — Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie : Rongeurs du Déséadien de Salla-Luzibay. *Palaeovertebrata*, 7 (3), p. 1-90, 7 fig., 7 pl.
- LI CHUAN KUEI, 1963. — Paramyids and Sciuravids from North China. *Vert. Palasiatica*, Peking, 7 (2), p. 151-160, 1 fig., 1 pl.
- LI CHUAN KUEI, 1977. — Paleocene Eurymiloids (Anagalida, Mammalia) of Qiansham, Anhui. *Vert. Palasiatica*, 1977, (4), p. 104-118, 2 pl.
- LILLEGRAVEN J.A., 1977. — Small rodents (Mammalia) from Eocene deposits of San Diego county, California. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 158 (4), p. 221-262, 32 fig.
- LILLEGRAVEN J.A. et WILSON R.W., 1975. — Analysis of *Simimys simplex*, and Eocene rodent (? Zapodidae). *Jour. Paleont.*, 44, p. 856-874.
- LINDSAY E., 1968. — Rodents from the Hartman Ranch local fauna. *Paleobios*, 6, p. 1-22.
- LINDSAY E., 1977. — *Simimys* and origin of the Cricetidae (Rodentia, Muroidea), *Géobios*, 10 (4), p. 597-623, 1 fig., 7 pl.
- MCKENNA M.C., 1961. — A note on the origin of rodents. *Am. Mus. Novitates*, 2037, p. 1-5, 1 fig.
- MICHAUX J., 1968. — Les Paramyidae de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris. *Palaeovertebrata*, 1 (4), p. 133-193, 3 fig., 10 pl.
- SAHNI A. et KHARE S.K., 1973. — Additional Eocene mammals from the Subathu formation of Jammu and Kashmir. *Jour. Palaeontolog. Soc. India*, 17, p. 31-49.
- SAHNI A. et SRIVASTAVA V.C., 1976. — Eocene rodents and associated reptiles from the Subathu formation of Northwestern India. *Jour. Paleontology*, 50, p. 922-928.
- SHEVYREVA N.S., 1976. — Paleogene rodents of Asia. *Acad. Sci. USSR, Proc. Paleont. Inst.*, vol. 158, p. 1-115, 7 pl. (en russe).
- SYCH L., 1971. — Mixodontia a new order of Mammals from the Paleocene of Mongolia. *Paleontol. Pol.*, Varsovie, 25, p. 147-158.
- SZALAY F.S., 1977. — Phylogenetic relationships and a classification of Eutherian Mammalia. *Major patterns in Vertebrate evolution*. Nato Advanced Study Institutes series (Life Sciences) Plenum press (New York), p. 315-374.
- SZALAY F.S. et MCKENNA M.C., 1971. — Beginnings of the Age of Mammals in Asia : the Late Paleocene Gashato fauna, Mongolia. *Amer. Bull. Nat. Hist. Bull.*, v. 144, p. 268-318.
- WALHERT J.H., 1973. — *Protoptychus*, a hystricomorphous rodent from the Late Eocene of North America. *Mus. Comp. Zool., Breviora*, 419, p. 1-14.
- WALHERT J.H., 1974. — The cranial foramina of Protrugomorphous rodents : an anatomical and phylogenetic study. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 146 (8), p. 363-410, 13 fig.
- WALHERT J.H., 1977. — Cranial foramina and relationships of *Eutypomys* (Rodentia, Eutypomyidae). *Amer. Mus. Nov.*, 2626, p. 1-8, 3 fig.
- WALHERT J.H., 1978. — Cranial foramina and relationships of the Eomyoidea (Rodentia, Geomorpha). Skull and upper teeth of *Kansasimys*. *Amer. Mus. Nov.*, 2645, p. 1-16, 8 fig.
- WILSON R.W., 1951. — Evolution of the early Tertiary rodents. *Evolution*, 5, p. 207-215.
- WOOD A.E., 1950. — Porcupines, paleogeography and parallelism. *Evolution*, 4, p. 87-98.
- WOOD A.E., 1962. — The Early Tertiary rodents of the family Paramyidae. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, 52 (1), p. 1-261, 91 fig., 70 tabl.
- WOOD A.E., 1965. — Grades and clades among rodents. *Evolution*, Lawrence (Kansas), 19 (1), p. 115-130, 4 fig.
- WOOD A.E., 1972. — An Eocene hystricognathous from Texas : its significance in interpretation of continental drift. *Science*, 175, p. 1250-1251.
- WOOD A.E., 1973. — Eocene rodents, Pruett formation, southwest Texas. Their pertinence to the origin of the South American Caviomorpha. *Texas Memorial Mus. (Pearce Sellards series)* 20, p. 1-41, 8 fig.
- WOOD A.E., 1974. — Early Tertiary vertebrate faunas Viejagroup Trans-Pecos, Texas : Rodentia. *Texas Memorial Mus., Bull.* 21, p. 1-112, 40 fig.

- WOOD A.E., 1974. — The evolution of the Old World and New World Hystricomorphs. *Symp. Zool. Soc. London*, 34, p. 21-60, 6 fig.
- WOOD A.E., 1976. — The Oligocene rodents *Ischyromys* and *Titanotheriomys* and the content of the family Ischyromyidae. *Roy. Ont. Mus. Athlon : essays on paleontology in honour of L.S. Russell*. Toronto, p. 244-277, 9 fig.
- WOOD A.E., 1977. — The Rodentia as clues to Cenozoic migrations between the Americas and Europe and Africa. *Proc. Symposium North Amer. Pal. Convention Lawrence, Kansas, West ed. Milwaukee Pub. Mus. special publ., biol. and geol.*, 2, p. 95-109.
- WOOD A.E., 1977. — The evolution of the rodent family Ctenodactylidae. *Jour. Paleont. Soc. India*, 20, p. 120-137.