

NOUVELLE INTERPRETATION DE L'EVOLUTION
DU GENRE *MEGACRICETODON* AU COURS DU MIOCENE

par

Jean-Pierre AGUILAR*

SOMMAIRE

	page
Résumé	356
Introduction	356
Historique	357
Rappels chronologiques et stratigraphiques	358
Systematique	359
<i>Megacricetodon gersii</i> nov. sp.	360
<i>Megacricetodon germanicus</i> nov. sp.	360
Histoire phylogénique du genre <i>Megacricetodon</i>	361
Conclusion	362
Bibliographie	363
Tableau	364

*L.A. 299, Evolution des Vertébrés, U.S.T.L. Montpellier II, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

Palaeovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat : 355-364)
(Accepté le 7 Juin 1979, publié le 31 Octobre 1980)

RESUME

La découverte de nouveaux gisements à micromammifères dans le Miocène du Sud de la France et d'Espagne montre que, s'il n'est plus possible d'accepter dans son intégralité le schéma phylétique de Fahlbusch du genre *Megacricetodon*, il existe toutefois des segments de lignées à l'intérieur de provinces géographiques différentes (Péninsule Ibérique, France, Europe Centrale), avec lesquels on peut établir une biochronologie locale, segments qu'il est aussi possible de placer les uns par rapport aux autres, en utilisant les corrélations que l'on peut reconnaître entre certains niveaux repères des mammalogistes et l'échelle stratigraphique marine.

En utilisant ces données nouvelles, et d'après l'étude de la première molaire inférieure, nous proposons le schéma évolutif suivant, pour les espèces de grande taille :

1 — au début du Burdigalien supérieur, une espèce commune, *M. collongensis*, issue de la forme ancestrale *M. primitivus*, est présente, de la Péninsule Ibérique à l'Europe Centrale. Son évolution est mal connue en Espagne, par contre cette lignée s'éteindrait en France, au Burdigalien terminal avec le stade *M. gersii* nov. sp. de Sansan et de Luc-sur-Orbieu.

2 — au cours de la régression post-burdigalienne, reconnue en Languedoc et dans la Péninsule Ibérique apparaîtrait une espèce immigrante, *M. crusafonti* qui, dans cette dernière province, évolue pour donner *M. ibericus* de Nombrevilla.

L'espèce *M. gregarius* de La Grive M et de La Grenatière dériverait de cette forme immigrante, en ayant une évolution différente

3 — en Suisse, Bavière et Europe centrale, la lignée *M. primitivus* - *M. collongensis* va s'individualiser, dès le Burdigalien supérieur ou terminal, et donner naissance à la lignée *M. bavaricus* qui s'éteindra avec le stade *M. germanicus* nov. sp. du gisement anté - *Hipparion* de Anwil. Cette dernière espèce a été trouvée pour la première fois en France, dans le gisement de Collet Redon.

INTRODUCTION

Le genre *Megacricetodon*, représenté à nos jours par 12 espèces, connaît au cours du Miocène une large répartition géographique, de la Péninsule Ibérique à l'Europe Centrale. Le schéma évolutif proposé par Fahlbusch en 1964 sert encore de référence, mais, si la lignée définie en Bavière semble bien établie, par contre celle d'Europe Occidentale, *M. collongensis* - *M. crusafonti* - *M. gregarius* est peut-être plus complexe comme l'a suggéré Sesse en 1977.

Les corrélations nouvelles que nous avons proposées par l'intermédiaire des gisements du Sud de la France ainsi que celles établies en Europe, apportent des précisions sur la position relative de certains gisements.

Ces faits nouveaux et les difficultés rencontrées dans la détermination des populations provenant de certains stations ibériques et françaises, nous ont amené à réviser l'étude de ce genre en reprenant l'observation de la première molaire inférieure qui, à la différence des autres molaires, subit les modifications morphologiques les plus notables. Dans ce travail, nous n'étudierons pas les espèces de petite taille car le matériel est encore trop insuffisant.

HISTORIQUE

L'espèce-type du genre, *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB, 1925) de La Grive M, est surtout caractérisée par la division de l'antéroconide de M/1 sur 80 % du matériel ; cette division peut être considérée comme une bilobation car elle affecte la quasi-totalité de la hauteur de la couronne. Mein (1958) signale à Vieux-Collonges une nouvelle espèce du genre : *Megacricetodon collongensis*. Freudenthal (1963) retrouve cette dernière espèce dans plusieurs gisements espagnols et décrit deux espèces nouvelles dont l'une, *Megacricetodon primitivus* de Valtorres et Valdemoros IA, serait l'ancêtre de *M. collongensis* et l'autre, *M. crusafonti* de Manchones, représenterait un stade intermédiaire entre *M. collongensis* et *M. gregarius* ; il remarque en outre qu'une partie du matériel de Sansan attribuée à *Megacricetodon minor* doit appartenir à *M. crusafonti*. Il en déduit un schéma phylétique où *M. primitivus* est l'ancêtre de *M. collongensis* qui donne lui-même naissance à deux espèces : la première *M. minor*, de petite taille, conserve un schéma dentaire assez simple, la seconde, *M. crusafonti*, de plus grande taille, au dessin dentaire plus complexe, conduit à *M. gregarius*.

Fahlbusch décrit, en 1964, dans la molasse supérieure bavaroise, deux sous-espèces de *M. gregarius* : *M. gregarius bavaricus* et *M. gregarius* aff. *bavaricus* qui constitueraient un rameau différent de celui représenté par *M. crusafonti* - *M. gregarius*, puisqu'il se serait différencié à partir de *M. collongensis*. Les deux sous-espèces bavaroises ont été élevées au rang d'espèces par Mein et Freudenthal, 1971 ; ces deux auteurs n'ont pas modifié l'interprétation première de Fahlbusch.

Cicha, Fahlbusch et Fejfar (1972), Fejfar (1974), signalent *M. cf. collongensis* dans les gisements tchécoslovaques de Dolnice 3, Franzesbad et Orechov, ce dernier étant mis en corrélation avec une formation marine.

Megacricetodon crusafonti a été reconnu en Espagne, à Escobosa de Calatanazor (Sesse 1977), au Portugal à Povia de Santarem, Choes et Pero Filho (Antunes et Mein, 1977) ainsi qu'en France, à Sansan (Baudelot 1972) à Luc-sur-Orbieu, Leucate Butte I (Aguilar et Magné 1978 ; Aguilar 1980) et Veyran (Aguilar 1980).

Megacricetodon gregarius est également reconnu en France à La Grenatière (Aguilar et Magné 1977 ; Aguilar 1980), en Suisse à Anwil (Engesser 1972) et en Allemagne à Ohningen (Tobien 1977).

Megacricetodon aff. *bavaricus* a été signalé pour la première fois en France dans le gisement de Collet Redon (Aguilar et Clauzon 1979).

Il est à noter que seule, Sesse 1977 a modifié l'interprétation de Fahlbusch. En effet, à Escobosa de Calatanazor, *M. crusafonti* présente un stade intermédiaire entre l'espèce-type de Manchones et *Megacricetodon ibericus* de Nombrevilla. Ses caractères morphologiques, plus évolués que ceux de *M. gregarius* de La Grive M, mais sa taille plus petite, conduisent l'auteur à isoler l'espèce de La Grive M de la lignée *M. collongensis* - *M. crusafonti* - *M. ibericus*.

Dans un travail récent (Aguilar 1980), nous montrons que nos populations languedociennes de *M. crusafonti* sont identiques à celle de Sansan, mais présentent par contre des différences morphologiques assez importantes avec l'espèce-type de Manchones, concernant notamment la structure de l'antéroconide de la première molaire inférieure. Ces populations françaises nettement moins évoluées que celles de La Grive M et de La Grenatière ont été toutefois considérées comme représentant un stade intermédiaire entre ces dernières et l'espèce de Vieux-Collonges en tenant compte du schéma phylétique de Fahlbusch, car lors de la rédaction de cette note, nous ne possédions pas tous les éléments nécessaires.

En résumé, si l'on tient compte de la lignée endémique de l'Europe Centrale, il apparaît que les études paléontologiques laissent reconnaître plusieurs tronçons de lignées réparties dans des provinces géographiques distinctes. Ils permettent toujours une biochronologie relative locale, mais se révèlent en revanche gênants pour une biochronologie à l'échelle européenne. Ce sont les corrélations établies entre échelles marine et continentale qui vont nous permettre de situer les uns par rapport aux autres ces fragments de lignées et ainsi, il sera possible de reconstituer la phylogénie de ce genre.

RAPPELS CHRONOLOGIQUES ET STRATIGRAPHIQUES

Les corrélations directes et indirectes établies entre l'échelle stratigraphique marine et certains niveaux repères mammalogiques, dans le Sud de la France, au Portugal et en Europe Centrale, ont permis d'attribuer à certains niveaux repères une position stratigraphique plus précise :

— Vieux-Collonges a été préalablement attribué à la zone N6 qui correspond au début du Burdigalien supérieur, sur un critère de renouvellement faunique (Aguilar 1979). L'existence du gisement d'Orechov à *M. cf. collongensis* qui a été mis en corrélation avec le début de la zone N6 (Cicha *et al.*, 1972) et que les rongeurs placent avant Vieux-Collonges, confirme notre attribution première (Aguilar 1979).

— Sansan est mis en corrélation avec la zone N7 ou la partie inférieure de la zone N8 par l'intermédiaire des gisements marins de Leucate Butte I et de Luc-sur-Orbieu.

— Manchones est attribué par Antunes et Mein (1977) au moins à la zone N11 par l'intermédiaire du gisement continental de Povoia de Santarem (Portugal), situé sur des niveaux à huîtres qui correspondraient au maximum de la transgression miocène dans la région de Lisbonne (N9 - N14).

Il est à remarquer que ces deux dernières attributions sont en désaccord avec la biozonation de Mein 1976-1977 selon laquelle Sansan et Manchones appartiennent à la même unité mammalienne : M N6.

— Le niveau de La Grive M est attribué au Serravallien inférieur, sans plus de précision par l'intermédiaire du gisement laguno-lacustre de La Grenatière.

— Plus récemment, nous avons attribué aux niveaux de Collet Redon, Oggenhof et

Ohningen un âge compris entre 14 et 13 M.A. (Aguilar et Clauzon 1979).

— Anwil est considéré comme le dernier niveau repère anté-*Hipparion*, Nombrevilla, le premier avec *Hipparion*.

— Le gisement de Franzensbad (Tchécoslovaquie) avec *M. cf. collongensis* est attribué au Karpatien, ce qui correspond dans la zonation des foraminifères néogènes à la zone N7 de Blow. Le gisement de Langenmoosen considéré comme légèrement plus récent peut être attribué à la zone N7 ou à la partie inférieure de la zone N8.

— Les niveaux de Rosshaupten et Jettingen, plus récents que Langenmoosen et plus anciens que Oggenhof (Fahlbusch 1964) ont une position arbitraire ; il en est de même pour le gisement de Escobosa de Calatanazor, situé entre Manchones et Nombrevilla (Sesse 1977).

— Valtorres, niveau le plus ancien à ce jour, ayant livré la forme ancestrale *M. primitivus* a été attribué au sommet de la zone N5 mais pourrait être attribué au début de la zone N6 où un grand renouvellement faunique est observé.

— Dans la région de Lisbonne, Antunes et Mein (1971), Antunes, Ginsburg *et al.* (1973) signalent et décrivent des faunes de mammifères provenant de niveaux continentaux dénommés R1, R2, R3 et R4, interstratifiés dans le Miocène marin.

Le niveau R3 est Burdigalien car il est compris entre deux épisodes marins attribués à la zone N8 (présence de *G. sicanus* et absence d'Orbuline). Selon les auteurs, la macrofaune indiquerait un âge comparable à La Romieu, Baigneaux et Chevilly alors que les micromammifères indiqueraient un âge plus récent.

Le niveau R4 compris entre deux niveaux marins attribués à la zone N8 déjà citée et au sommet de la zone N9 est considéré comme Langhien. Ces auteurs estiment que la macrofaune recueillie est plus ancienne que celle de Sansan et fondent leur conclusion sur la présence de *Cainotherium* (qui a disparu à Sansan) et le cachet général de la faune de macromammifères « malgré de notables ressemblances faunistiques ».

L'absence de micromammifères dans ce niveau ne nous permet pas d'infirmier ou de confirmer cette hypothèse. Par contre, nous pensons que le niveau R3 est proche de celui de Sansan, car d'une part les rongeurs indiquent un âge plus récent que La Romieu et d'autre part, les corrélations établies au Portugal et en Languedoc ne sont pas incompatibles puisque Sansan est attribué à la partie supérieure de N7 ou à la base de la zone N8 (Aguilar 1978 et 1979).

En conclusion, l'ordre de succession chronologique des sites, dont nous avons étudié les *Megacricetodon*, est donné dans le tableau 1.

SYSTEMATIQUE

Cet étalonnage nouveau du Miocène inférieur et moyen ainsi que l'étude morphométrique des nouvelles populations recueillies nous amènent à reconsidérer certaines attributions spécifiques. Deux espèces nouvelles sont proposées : *Megacricetodon gersii* et *Megacricetodon germanicus*.

Megacricetodon gersii nov. sp.

- 1972 - *Megacricetodon crusafonti* (FREUDENTHAL, 1963), Baudelot, p. 282, pl. XIII, fig. 10-11 ; pl. XIV, fig. 1-2.
 1978 - *Megacricetodon crusafonti* (FREUDENTHAL, 1963), Aguilar et Magné, p. 804.
 1980 - *Megacricetodon crusafonti* (FREUDENTHAL, 1963), Aguilar, à paraître.

Holotype : Fragment de mandibule M1-M2 (Sa 11.208) figurée par S. Baudelot, 1972, pl. XIV, fig. 1.

Gisement-type : Sansan.

Répartition : Sansan, Luc-sur-Orbieu, Leucate, Butte I, Veyran.

Diagnose : Légèrement plus petit que *M. crusafonti* de Manchones et que *M. bavaricus* de Langenmoosen. Antéroconide des M1 inférieures simple ou dédoublé par un sillon antérieur superficiel qui ne dépasse pas la moitié de la hauteur de la couronne.

DISCUSSION

Cette espèce, attribuée au préalable à *Megacricetodon crusafonti*, diffère de cette dernière par la taille mais surtout par l'antéroconide de M/1. En effet, parmi quelques exemplaires que nous avons observés de la localité-type de Manchones, l'antéroconide est simple, fissuré ou presque fibide. Dans ce dernier cas, le sillon antérieur est profond et relativement large, caractère qui va s'accroître chez les populations plus récentes de Escobosa de Calatanazor et de Nombrevilla. A Sansan et à Luc-sur-Orbieu, l'antéroconide n'est fissuré que par un sillon superficiel tel qu'il existe déjà chez la forme plus ancienne de Vieux-Collonges, *Megacricetodon collongensis*. Cette différence morphologique est à notre avis importante pour justifier la distinction des deux espèces *Megacricetodon crusafonti* et *Megacricetodon gersii*.

Megacricetodon germanicus nov. sp.

- Pars. 1964 - *Democricetodon (Megacricetodon) gregarius* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, 1964, p. 59, fig. 41-46 ; pl. 6, fig. 1-21.
 Pars. 1971 - *Megacricetodon* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, 1964, Mein et Freudenthal, p. 7.
 1972 - *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB, 1925), Engesser, p. 251, fig. 97, 98/1, 99/1-2 ; pl. 3, fig. c.
 1977 - *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB, 1925), Tobien, p. 362, fig. 1.
 1979 - *Megacricetodon* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, 1964, Aguilar et Clauzon, p. 329, pl. 1, fig. 1-3.

Holotype : M/1 (Al. 323) figurée par B. Engesser 1972, p. 253, fig. 99/2.

Gisement-type : Anwil.

Répartition : Anwil, Oggenhof, Ohningen, Collet Redon.

Diagnose : Légèrement plus grand que *Megacricetodon gregarius* de La Grive M. Antéroconide de la première molaire inférieure simple ou dédoublé par un sillon antérieur

peu profond qui peut affecter toute la hauteur de la couronne. Les autres caractères morphologiques sont identiques à ceux de l'espèce *M. bavaricus*.

DISCUSSION

On note deux attributions spécifiques pour la population de Anwil (*M. gregarius*) et pour les populations de Oggenhof et de Collet Redon (*M. aff. bavaricus*) alors qu'elles présentent toutes trois des caractères morphométriques quasiment identiques. De taille sensiblement égale, on peut observer sur les M/1, un antéroconide simple ou dédoublé par un sillon antérieur superficiel comme on le retrouve dans la population plus ancienne de Langenmoosen. Cette structure de l'antéroconide est différente de celle de *M. gregarius* de La Grive M et de La Grenatière où ce dernier est nettement bifide, à l'exception du gisement-type où quelques exemplaires montrent un antéroconide simple.

Morphologiquement différente de *M. gregarius* et plus grande que *M. bavaricus*, nous proposons la nouvelle attribution spécifique *M. germanicus* nov. sp. pour la forme de Anwil, Oggenhof, Collet Redon ainsi que pour le maxillaire figuré par Tobien 1977 provenant du gisement contemporain de Ohningen.

Nous conserverons l'attribution initiale *M. aff. bavaricus* pour le matériel de Rosshaupten et de Jettingen dont la morphométrie est intermédiaire entre *M. bavaricus* et *M. germanicus* nov. sp.

HISTOIRE PHYLOGENIQUE DU GENRE *MEGACRICETODON*

A l'aide des conclusions stratigraphiques établies précédemment et de l'étude du matériel nouvellement récolté dans le Sud de la France, nous proposons pour le genre *Megacricetodon*, à l'exception des espèces de petite taille dont le matériel est peu abondant, le schéma phylétique suivant (tabl. 1) :

Megacricetodon primitivus, connu à Valtorres et Valdemoros IA, pourrait représenter le stock ancestral, car c'est à la fois la forme la plus ancienne et la forme la plus primitive.

Megacricetodon collongensis est connu en Espagne de Valdemoros IIIB à Las Planas IV, en France de Vieux-Collonges à La Romieu, et en Tchécoslovaquie de Orechov à Franzesbad. Les caractères morphologiques et les dimensions observées montrent qu'il s'agit probablement d'une même population ayant pour ancêtre *M. primitivus*.

Cette lignée se développe en Bavière et en Suisse durant tout le Miocène moyen ; elle est représentée par trois stades évolutifs : *M. bavaricus*, *M. aff. bavaricus*, *M. germanicus* nov. sp. Cette dernière espèce a été trouvée pour la première fois en France dans le gisement de Collet Redon laissant supposer que la mer rhodanienne ait servi de barrière géographique, mais il faut toutefois tenir compte que c'est le premier niveau repère français de cet âge-là.

En France, la lignée *M. primitivus* - *M. collongensis* se poursuit jusqu'au Burdigalien terminal avec notamment les stations de Sansan et de Luc-sur-Orbieu par l'espèce *M. gersii* nov. sp.

En Espagne, l'histoire de cette lignée dans le Miocène inférieur ne peut être précisée avec certitude par manque de données paléontologiques car la position relative que nous attribuons au gisement de Las Planas IV entraîne l'existence d'une lacune stratigraphique importante.

La régression post-burdigalienne, observée en France (Languedoc) et au Portugal, est caractérisée dans cette dernière province géographique par l'arrivée de macromammifères immigrants, parmi lesquels *Hispanotherium* (petit Rhinocéros de savane ou de steppe) se retrouve dans de nombreux gisements « Vindoboniens » de la Péninsule Ibérique. Nous pensons que l'espèce *M. crusafonti* de Manchones, nettement différente des espèces *M. collongensis* de Las Planas IV et *M. gersii* de Sansan, par l'antéroconide de M/1, pourrait appartenir à cette vague d'immigrants donnant naissance à la lignée ibérique *M. crusafonti* - *M. ibericus*.

Cette immigration a aussi atteint la France en donnant naissance à *M. gregarius* de La Grive M qui conserve des caractères morphologiques intermédiaires entre ceux de l'espèce *M. crusafonti* de Manchones et celle de Escobosa de Calatanazor, tout en acquérant une taille plus grande. A La Grenatière, qui pourrait être un peu plus récent que La Grive M, les spécimens présentent des dimensions identiques mais avec des caractères morphologiques plus évolués puisque la totalité des M/1 ont un entéroconide bifide. L'arrivée en France, à la même période, du genre *Fahlbuschia* considéré comme exclusivement espagnol durant tout le Miocène inférieur pourrait confirmer cette hypothèse.

CONCLUSION

La plus ancienne espèce du genre *Megacricetodon* reconnu à nos jours est *M. primitivus*. Si son lieu d'origine demeure encore inconnu, il apparaît que, peu après son arrivée en Europe au cours du Burdigalien, ce genre occupe une aire géographique considérable puisque la même espèce (*M. collongensis*) est reconnue en Espagne, en France et en Europe Centrale. Trois lignées évolutives vont se différencier durant le Miocène moyen, l'une issue de *M. collongensis* est principalement reconnue en Europe Centrale à l'exception du dernier stade évolutif. *M. germanicus* nov. sp. qui vient d'être trouvé en France, dans le gisement de Collet Redon, à l'Est du Rhône ; les deux autres lignées seraient issues d'une forme immigrante post-burdigalienne et connaissent une évolution parallèle en ce qui concerne la morphologie, par contre des différences apparaissent en ce qui concerne l'augmentation de la taille des dents, plus marquée dans la lignée française que dans la lignée ibérique.

En conséquence, le genre *Megacricetodon* dont l'évolution présente un intérêt stratigraphique certain à l'intérieur d'une province géographique définie, doit être utilisé avec précaution pour établir des corrélations entre provinces géographiques différentes.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR J.-P., 1979. — Principaux résultats biostratigraphiques de l'étude des rongeurs miocènes du Languedoc. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, t. 288 (D), p. 473-476, 1 tabl.
- AGUILAR J.-P., 1980. — Rongeurs du Miocène inférieur et moyen en Languedoc. Leur apport pour les corrélations marin-continental et la stratigraphie. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 9, fasc. 6, p. 155-203, 1 fig., 6 pl.
- AGUILAR J.-P. et MAGNE J., 1977. — Présence de rongeurs dans le Miocène marin et laguno-lacustré de La Grenatière (commune de Puisserguier - Hérault). *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 1, p. 27-28.
- AGUILAR J.-P. et MAGNE J., 1978. — Nouveaux gisements à rongeurs dans des formations marines miocènes du Languedoc méditerranéen. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, (7), t. XX, numéro 6, p. 803-805.
- AGUILAR J.-P. et CLAUZON G., 1979. — Un gisement à Mammifères dans la formation lacustre d'âge Miocène moyen du Collet Redon près de St-Cannat (Bouches-du-Rhône). Implications stratigraphiques. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 8, fasc. 5, p. 327-341, 2 fig., 1 pl.
- ANTUNES M., GINSBURG L. *et al.*, 1973. — Age des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire Moyenne (France). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, t. 277 (D), p. 2313-2316.
- ANTUNES M. et MEIN P., 1971. — Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène du Lisbonne IX - Rongeurs et Insectivores (Burdigalien inférieur et Helvétien inférieur). *Rev. Fac. Ci. Lisboa*, 2e sér. C. vol. 16, fasc. 2, p. 327-349, pl. I-IV, 1 fig.
- ANTUNES M. et MEIN P., 1977. — Contributions à la paléontologie du Miocène moyen continental du bassin du Tage ; III : Mammifères-Povoá de Santarem, Pero Filho et Choes (Secorio). Conclusions générales. *Ciencias de la Terra (UNL)*, Lisboa, numéro 3, p. 143-165, 1 tabl., 3 pl.
- ANTUNES M., VIRET J. et ZBYSZEWski G., 1972. — Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. X - Une conférence de J. Viret sur l'*Hispanotherium (Rhinocerotidae)*. Quelques données complémentaires ; autochtonie et endémisme. *Bol. Mus. Lab. Min. Geol. Fac. Ci.*, Lisboa, vol. 13 (1), p. 5-23, 5 fig., 2 pl.
- BAUDELLOT S., 1972. — Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). Thèse, Toulouse, numéro 496, 364 p., 89 fig., 31 tabl., 16 pl.
- CICHA I., FAHLBUSCH V. et FEJFAR O., 1972. — Die biostratigraphische korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen mitteleuropas. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, 140, 2 p. 129-145, 2 tabl.
- CICHA I., MARINESCU F., SENES J. *et al.*, 1975. — Biozonal division of the upper Tertiary basins of the West Carpathians. In the : Corrélation du Néogène de la Paratéthys centrale. *Geological Survey*, Prague, p. 12.
- ENGESSER B., 1972. — Die Obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Basseland). *Inaugu. Tatigh. Naturf. Ges.*, Basel, 363 p., 134 fig., 38 diag., 8 tabl., 5 pl. h.t.
- FAHLBUSCH V., 1964. — Die Cricetiden der Oberen Süsswassermolasse Bayerns. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., math-naturw. Kl.*, N.F., Munich, vol. 118, 136 p., 67 fig., 7 pl.
- FEJFAR O., 1974. — Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozans der Tschedoslowakei. *Paläontographica*, Abt. A., Stuttgart, 146, p. 100-180, 35 fig., 1 pl.
- FEJFAR O., 1975. — Miocene zones based on mammalia finds. In VI Congress of the RCMNS Czechoslovakia, Bratislava. *Geological Survey*, p. 75-81.
- FREUDENTHAL M., 1963. — Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mamm., Rodentia) mittelspaniens und ihre stratigraphische bedeutung. *Beaufortia*, Nederl., t. 10, numéro 109, p. 51-157, 38 fig., 1 pl.
- FREUDENTHAL M., 1968. — On the mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin. Part. IV : The genus *Megacricetodon*. *Kon. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam. Proc. sér. B., vol. 71, numéro 1, p. 57-72, 3 fig., 1 pl.
- MEIN P., 1958. — Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, fasc. V, 222 p., 171 text-fig., 1 pl.
- MEIN P. et FREUDENTHAL M., 1971. — Une nouvelle classification de Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du tertiaire de l'Europe. *Scripta Geologica*, Leiden, vol. 2, p. 1-137, 2 pl.
- RYAN W.B.F., CITA M-B. *et al.*, 1974. — A paleomagnetic assignment of Neogene stage boundaries and the development of isochronous datum planes between the Mediterranean, the Pacific and Indian Oceans in order to investigate the response of the world ocean to the mediterranean « salinity crisis ». *Riv. Ital. Paleont.*, Milan, vol. 80, numéro 4, p. 631-688, 12 fig., 7 tabl.
- SCHAUB S., 1925. — Die Hamsterartigen Nagetiere des tertiars un ihre Lebenden Verwandten. *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.*, Basel, vol. 45, p. 1-114, 5 pl.
- SCHAUB S., 1944. — Cricetodontiden der Spanischen Halbinsel. *Eclo. geol. Helvet.*, 37, 2 : p. 453-457.
- SESE BENITO C., 1977. — Los Cricetidos (Rodentia, Mammalia) de las fisuras del Mioceno medio de Escobosa de Calatanazor (Soria, Espana). *Trabajos sobre Neogeno-Quaternario*, Madrid, 8, p. 127-180, 16 fig., 1 pl.
- TOBIEN H., 1977. — Ein Gewöllrest mit *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oermiozän von Ohningen (Baden-Württemberg). *Ber. Naturf. Ges.*, Freiburg, 67, p. 359-369, 1 fig., 1 tabl.

TABLEAU 1

Phylogénie du genre *Megacricetodon* à l'exception de la lignée de petite taille *M. minor*

- 1 — *M. primitivus* de Valtorres (d'après Freudenthal 1963, pl. 1, fig. 3).
- 2 — *M. cf. collongensis* de Orechov (non figuré, non mesuré).
- 3 — *M. collongensis* de Vieux-Collonges (d'après Fahlbusch 1964, p. 91, fig. 64 h-j).
- 4 — *M. collongensis* de Valdemorros III B (mesures Freudenthal 1963, non figuré).
- 5 — *M. collongensis* de Las Planas IV (mesures Freudenthal 1963, non figuré).
- 6 — *M. collongensis* de La Romieu (mesures Freudenthal 1963, non figuré).
- 7 — *M. aff. collongensis* de Franzensbad (mesures Fejfar 1974, non figuré).
- 8 — *M. bavaricus* de Langenmoosen (d'après Fahlbusch 1964, p. 54, fig. 34 a et j).
- 9 — *M. gersii* n. sp. de Sansan (collection Montpellier).
- 10 — *M. aff. bavaricus* de Rosshaupten (d'après Fahlbusch 1964, p. 61, fig. 41 a).
- 11 — *M. aff. bavaricus* de Jettingen (d'après Fahlbusch, non figuré).
- 12 — *M. crusafonti* de Manchones (collection Montpellier).
- 13 — *M. gregarius* de La Grive M (collection Montpellier).
- 14 — *M. germanicus* n. sp. de Oggenhof (d'après Fahlbusch 1964, p. 61, fig. 41 d, non mesuré).
- 15 — *M. germanicus* n. sp. de Collet Redon (d'après Aguilar et Clauzon 1979, pl. 1, fig. 1).
- 16 — *M. crusafonti* de Escobosa de Calatanazor (d'après Sesse 1977, pl. 1, fig. 1 a).
- 17 — *M. germanicus* n. sp. de Anwil (d'après Engesser 1972, pl. 3, fig. C).
- 18 — *M. ibericus* de Nombrevilla (d'après Freudenthal 1968, pl. 1, fig. 1).

→ Immigration

